

# Day 5 脳

講義内容：

10:00 ~ 11:10 **小脳の計算モデルと操作脳科学**

川人光男先生（ATR 脳情報研究所）

11:20 ~ 12:30 **意志決定と行動選択**

木村實先生（京都府立医科大学）

13:40 ~ 14:50 **ヒトの心理過程と脳**

藤井俊勝先生（東北大学）

15:00 ~ 16:10 **チンパンジーの知性と文化：**

**人間の心の霊長類的基盤**

松沢哲郎先生（京都大学霊長類研究所）

学生委員 木暮泰寛 比護貴史 佐藤大介

コーディネーター 宮下保司先生

## ～ Introduction ～

ヒトは常に世界の中にある存在であるが、逆に、世界を世界として認識しているのはヒトの脳であり、ゆえに世界はヒト自身の中にあると表現することも可能であろう。脳、とりわけ認知にかかわる高次機能は、いまだ謎に包まれ、現代の科学において、宇宙の起源と双璧をなす、大きな謎となっている。

今日、脳に関する研究は極めて幅広く、分子・遺伝子から個々の細胞、神経回路、さらにはシステムとしての脳まで、さまざまな着眼点がある。今回の基礎統合講義においては、マクロな視点を中心として講義をお願いした。講師の先生方は日本を代表する科学者であり、各専門分野からヒトの認知機能に鋭く切り込んでお話いただけるだろう。

1日という限られた時間では、脳科学のほんの一部を紹介することしかできないだろうが、脳科学の面白さに触れてもらえ、また、(できれば)ヒトはどのように世界を認識するのかという哲学的命題にまで少しでも踏み込んで考えてもらえるような講義を提供できればと思っている。

## 小脳の計算モデルと

### 操作脳科学

川人光男先生

ATR 脳情報研究所

10:00 ~ 11:10

#### ～御略歴～

昭和 51 年東大理物理卒。56 年阪大博士課程修了，同年助手，62 年同講師。昭和 63 年 (株)ATR に移る。平成 15 年より ATR 脳情報研究所所長，16 年より ATR フェロー。IEICE フェロー，および JST 国際共同研究『計算脳プロジェクト』研究総括兼任。平成 8～13 年『川人学習動態脳プロジェクト』総括責任者兼任。平成 6, 12, 14, 16, 19 年より金沢工業大学，奈良先端大連携講座，阪大生命機能研究科，生理学研究所，京都府立医大の客員教授。平成 18 年より富山県立大学の特任教授。計算論的神経科学の研究に従事。米澤賞，大阪科学賞，科学技術長官賞，塚原賞，時実賞，中日文化賞，志田林三郎賞，朝日賞などを受賞。著書に「脳の仕組み」，「脳の計算理論」等。HFSP Journal 編集委員，日本神経学会理事

#### ～前提知識～

後ろの添付文書参照

#### ～講義概要～

脳の研究には多種多様なアプローチがある。例を挙げれば，ヒトの損傷された脳の研究，動物脳の破壊実験，分子生物学的研究，さらには脳波や fMRI などを用いた非侵襲的計測などを挙げるができる。これらの手法を通して，「脳のある機能をどの場所が担当しているのか」あるいは，「ある機能を果たす上でどのような物質が作用しているのか」という疑問に対する解答が次々に示されてきた。

ところが，このような「場所」と「物質」に関する知見を積み重ねただけでは，脳機能の真の理解には繋がらないということが次第に明らかになってきた。このような状況を打開するために始まったのが，計算論的神経科学というアプローチである。

計算論的神経科学とは，脳の機能を情報処理に焦点を当てて理解しようとする試みである。その際，脳と同じ機能を果たす機械またはプログラムを作ることを目指し，それが可能になる程度まで，脳を深く知ることを目指している。

脳波計や fMRI などをもととする非侵襲的計測法は，脳の機能と活動部位との相関を調べるために利用されてきた。ところが最近，測定された脳活動から運動指令を読み取って，コンピュータやロボットを「考えただけで」操作しようとするブレイン・コンピュータ・インタフェースを開発する試みがなされるようになった。さらにこうして抽出された脳情報を実時間で操作して脳にフィードバックすることにより，脳の状態を変化させ，理論と実験の因果関係を証明しようとする新しい研究分野を「操作脳科学」とよぶ。

こうした研究の応用分野としては，新しいインターフェイス技術の開発，リハビリテーション機器の開発，脳機能を解明するツールの開発，エンターテイメントへの応用など，様々な分野が考えられる。これらを現実のものとするためには，脳の計算理論の詳細をより深く明らかにしていくことが必要であるということについて説明する。

#### ～研究内容・業績～

- 1) Kawato M: Internal models for motor control and trajectory planning. *Current Opinion in Neurobiology*, 9, 718-727 (1999).
- 2) Wolpert D, Kawato M: Multiple paired forward and inverse models for motor control. *Neural Networks*, 11, 1317-1329 (1998).
- 3) Shidara M, Kawano K, Gomi H, Kawato M: Inverse-dynamics model eye movement control by Purkinje cells in the cerebellum. *Nature*, 365, 50-52 (1993).
- 4) Gomi H, Kawato M: Equilibrium-point control hypothesis examined by measured arm-stiffness during multi-joint movement. *Science*, 272, 117-120 (1996).
- 5) Imamizu H, Miyauchi S, Tamada T, Sasaki Y, Takino R, Puetz B, Yoshioka T, Kawato M: Human cerebellar activity reflecting an acquired internal model of a novel tool. *Nature*, 403, 192-195 (2000).

6)Burdet E, Osu R, Franklin D, Milner T, Kawato M: The central nervous system stabilizes unstable dynamics by learning optimal impedance. *Nature*, 414, 446-449 (2001).

7)Osu R, Hirai S, Yoshioka T, Kawato M: Simultaneous learning and switching for two opposing viscous force fields. *Nature Neuroscience*, 7, 111-112 (2004).

8)Haruno M, Kuroda T, Doya K, Toyama K, Kimura M, Samejima K, Imamizu H, Kawato M: A neural correlate of reward-based behavioral learning in caudate nucleus: a functional magnetic resonance imaging study of a stochastic decision task, *Journal of Neuroscience*, 24, 1660-1665 (2004).

9)Schaal S, Sternad D, Osu R, Kawato M: Rhythmic arm movement is not discrete. *Nature Neuroscience*, 7, 1137-1144 (2004).

10)Imamizu H, Kuroda T, Yoshioka T, Kawato M: Functional magnetic resonance imaging examination of two modular architectures for switching multiple internal models, *Journal of Neuroscience*, 24, 1173-1181(2004).

11)Tanaka K, Khiroug L, Santamaria F, Doi T, Ogasawara H, Ellis-Davies G, Kawato M, Augustine GJ: Ca<sup>2+</sup> requirements for cerebellar long-term synaptic depression: role for a postsynaptic leaky integrator. *Neuron* 54, 787-800 (2007)

12) Kawato M: From " understanding the brain by creating the brain" toward manipulative neuroscience." *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, (2007)

13) Kawato M: "Cerebellum: Models" In Squire LR(Ed) *New Encyclopedia of Neuroscience* (2008)

### ～参考文献～

川人光男：ブレイン・マシン・インタフェースの計測と制御 . 計測と制御 , 46, 958-963 (2007)

Kawato M: Cerebellum: models. In Squire LR (Ed) *New Encyclopedia of Neuroscience*. Elsevier Science Ltd., UK, (2008)

### ～自己紹介～

趣味はのら猫の写真撮影とソフトボールで、現在 ATR 野球部の監督を務めています。

# 付録：川人先生講義資料

## 小脳の計算モデルと操作脳科学

### 1. 計算論的神経科学

脳の研究には多種多様なアプローチがある。例を挙げれば、ヒトの損傷された脳の研究、動物脳の破壊実験、分子生物学的研究、さらには脳波や fMRI などを用いた非侵襲的計測などを挙げることができる。これらの手法を通して、「脳のある機能をどの場所が担当しているのか」あるいは、「ある機能を果たす上でどのような物質が作用しているのか」という疑問に対する解答が次々に示されてきた。

ところが、このような「場所」と「物質」に関する知見を積み重ねただけでは、脳機能の真の理解には繋がらないということが次第に明らかになってきた。このような状況を打開するために始まったのが、計算論的神経科学というアプローチである。

計算論的神経科学とは、脳の機能を情報処理に焦点を当てて理解しようとする試みである。その際、脳と同じ機能を果たす機械またはプログラムを作ることを目指し、それが可能になる程度まで、脳を深く知ることを目指している。

### 2. 小脳のメカニズム

#### 2-1 小脳の神経回路

図 1-1 は、眼球運動に関わる小脳神経回路の概念図である。大脳皮質からの運動情報を伝える苔状線維は顆粒細胞にシナプスを作り、また運動の誤差情報を伝える登上線維はプルキンエ細胞にシナプスを作っている。また、顆粒細胞からの出力は平行線維を経てプルキンエ細胞に送られる。

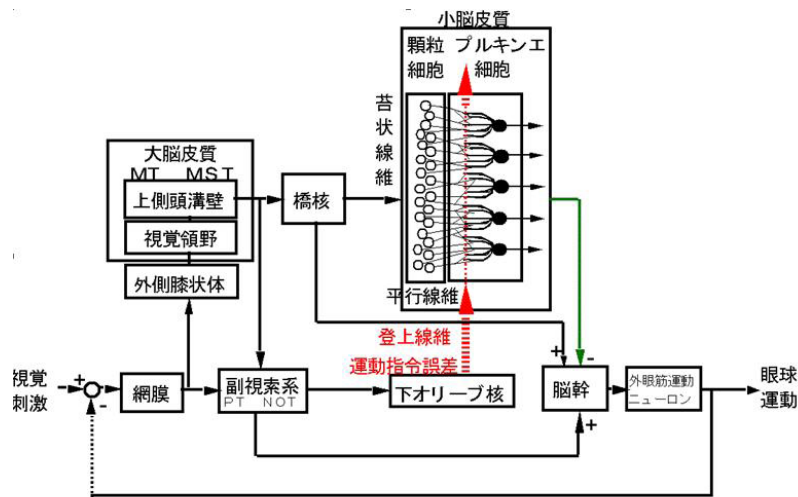


図 1-1 小脳神経回路のモデル

ここで、あるプルキンエ細胞にシナプスしている平行線維が発火した際に、登上線維が同時に発火すると、平行線維とプルキンエ細胞との間のシナプス伝達効率が長期的に減弱する。(long-term depression: LTD) また逆に、平行線維の発火時に登上線維が発火しないと、シナプス伝達効率は長期的に増強される。(long-term potentiation: LTP) このようにして、誤差のより小さい運動を獲得することが可能になっている。こうした学習方式を「フィードバック誤差学習」とよぶ。

## 2-2 小脳内部モデル理論

近年になって、小脳は単なる運動制御の器官ではなく、視覚、言語、運動の想像などを含む高次認知機能にも重要な役割を果たしていることが明らかになりつつある。これを説明するための理論として「小脳内部モデル理論」が提案された。これは、小脳の中に身体の一部あるいは他人の脳などの機能を模倣する神経回路が存在し、それらは学習によって形成される、というものである。

内部モデルには順モデルと逆モデルの2種類がある。順モデルとは、運動指令のコピーを受け取り、それによって実現される手足や眼球などの動きを推定するものである。一方逆モデルは、順モデルとは逆に、目的とする軌道をもとにして、それを実現するために必要な運動指令を計算する。

順モデルを使って推定した運動と、感覚系を用いて観測した実際の運動を比較すれば、誤差信号を計算することができるので、順モデルの学習は比較的簡単である。これに対して、逆モデルの学習には、運動司令の誤差が必要になるが、これがフィードバック制御器の出力で近似できるというのが、小脳のフィードバック誤差学習モデルの本質であると言える。

## 3. 計算モデルに基づく神経科学実験

近年、ATR 脳情報研究所では、計算論的モデルに基づく神経科学 (computationla-model basd neurophysiology) と名付けた、新しい枠組みでの脳研究が行われている。これは、ヒトやサルに報酬と罰に導かれた行動学習や意思決定の学習を行わせ、被験者に与えた視覚刺激、被験者の受け取った報酬あるいは罰などのデータから、被験者の行動を良く説明できるような計算モデルを構築し、そのモデル内の情報表現と、fMRI 信号やニューロン活動の相関を探るという研究手法である。

この手法に則って行われた研究の一例をここに示す。(図 3-1)

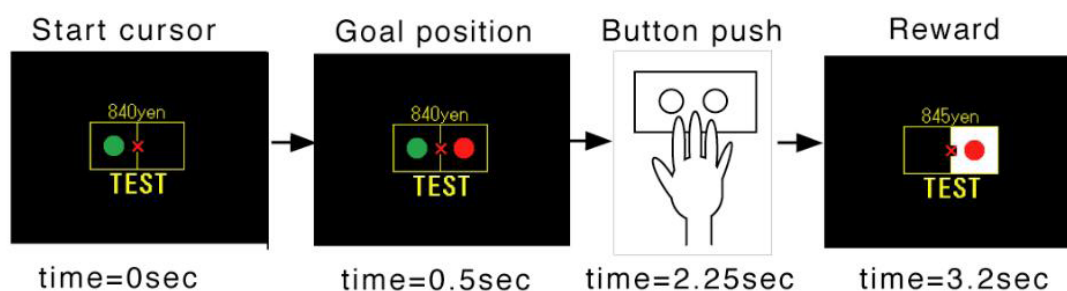


図 3-1 金銭報酬つきの学習タスク

被験者は、緑色のディスクを、2つのボタンのうちどちらかを押すことによって、ゴールの中に移動させるという課題を与えられる。このとき、ディスクがゴールに入るか入らないかは、どちらのボタンが押されたかで確率的に決まる。例えば、左ボタンを押したときに左のディスクが右に移る確率は80%であるというように。ディスクがゴールに入れば被験者は5円儲かり、入らなければ5円の損をしてしまう。このようにして、報酬と懲罰に基づいた学習を行うわけである。

学習中の被験者の脳活動を fMRI により測定したところ、尾状核の活動が短期報酬(1回ごとの課題で受け取る報酬)と行動の学習の両者に相関していることが明らかになった。すなわち、尾状核は強化学習の主要な座であるということができる。

さらに、小脳、運動前野、補足運動野、前頭前野、前頭眼窩野などを含めた多数の脳部位が、同時に異なる情報処理を行っていることが示された。

## 4. 相関だけから乗り越える操作脳科学

脳波計や fMRI などを初めとする非侵襲的計測法は、脳の機能と活動部位との相関を調べるために利用されてきた。ところが最近、測定された脳活動から運動指令を読み取って、コンピュータやロボットを「考えただけで」操作しよ

うとするブレイン・コンピュータ・インタフェースを開発する試みがなされるようになった。さらにこうして抽出された脳情報を実時間で操作して脳にフィードバックすることにより、脳の状態を変化させ、理論と実験の因果関係を証明しようとする新しい研究分野を「操作脳科学」とよぶ。

こうした研究の応用分野としては、新しいインターフェイス技術の開発、リハビリテーション機器の開発、脳機能を解明するツールの開発、エンターテイメントへの応用など、様々な分野が考えられる。これらを現実のものとするためには、脳の計算理論の詳細をより深く明らかにしていくことが必要である。

# 報酬に基づく意志決定と行動 選択のための脳の仕組み

木村 實 先生

京都府立医科大学大学院医学研究科神経生理学

11:20 ~ 12:30

## ～御略歴～

昭和46年 東京教育大学体育学部健康教育学科卒業  
昭和53年 東京大学大学院医学研究科博士課程修了  
昭和53年 自治医科大学医学部第一生理学講座助手  
昭和57年 米国国立衛生研究所 (NIH) へ留学  
平成4年 大阪大学健康体育部身体文化学部門教授  
平成12年～ 京都府立医科大学大学院教授

## ～前提知識～

特になし

## ～講義概要～

日常の行動，たとえば朝起きて洋服を着替え，食事をとり，電車で大学に行き，授業に出るという行動は無意識のうちに行われているように見えるが，実は勉強をしたい，授業科目の単位を修得したい，卒業して医師の資格を得たい，などの目標に向けた積極的な行動と考えられる。なぜなら，目標が異なれば大学に行かないだろうし，洋服や食事や乗り物は自分の意思で複数の選択肢の中から自由に選ぶことができるから。脳内過程には，視覚や聴覚による認知や記憶，手や足の運動のコントロールはもちろん，更に多くのプロセスが関与し，特に選択肢の間の価値判断，意志決定や望ましい行動の選択過程が重要である。講義では，選択肢の価値の表現，価値の高い行動の選択，試行錯誤による選択肢の価値の更新，望ましい選択肢の選択が不可能な場合の次善の策の選択，などが神経細胞の活動としてどのように実現しているか，大脳基底核をめぐるシステムを中心に解説する。

まず，中脳黒質緻密部と腹側被蓋野のドーパミン細胞の放電頻度は，赤い光，低い音などの刺激の物理的な性質ではなく，百円硬貨か一万円札か，好みの料理か嫌いな料理かなどの自分にとって望ましいかどうか（報酬価値）を区別し（報酬予測），更に予測以上に望ましいことが起こった場合には放電を増し，予想以下の場合には放電を減らすことで報酬予測誤差信号を担う。線条体（被

殻および尾状核）は，前頭葉，頭頂葉側頭ようなどの広範囲の大脳皮質から，赤信号なので停止するなどの感覚認知や行動の信号を受け取ると共に，ドーパミンによる報酬予測やその誤差信号を受け取る。これにより，線条体では，一群の細胞は選択肢の報酬価値を表現し，別の細胞は価値の高い選択肢を選ぶようなバイアスを加えることに関わり，選択結果の良し悪しを表現する。さらに選択肢の報酬価値は，試行錯誤をする過程でドーパミンの報酬予測誤差信号によって更新され，経験に基づいて自分に望ましい行動選択をすることが可能になる。自分にとって望ましい選択肢（たとえば好みの料理）があいにく選べない場合にはどうだろう。このような場合にもパニックに陥らないで，本当に望んでいた選択が将来可能になるように次善の策を選択する仕組みも脳は備えており，視床の髄板内核（CM/PF核）がそのはたらきの一部を担っていることが解ってきた。

## ～研究内容・業績～

私たちの研究室では最近の15年間ほどの間に以下の5つのテーマに沿った研究を進めている。

### (1) 線条体のはたらき

- 1) 動機づけのプロセス
- 2) 報酬に基づく運動・認知機能

1. Yamada H, Matsumoto N, Kimura M. History- and current instruction-based coding of forthcoming behavioral outcomes in the striatum. *J Neurophysiol.* 98:3557-3567, 2007.

2. Samejima K, Ueda Y, Doya K, and Kimura M Representation of Action-specific Reward Value in the Striatum *Science* 310:1337-1340, 2005

3. Yamada, H., Matsumoto, N. and Kimura, M. Tonicly active neurons in the primate caudate nucleus and putamen differentially encode instructed motivational outcomes of action. *J. Neurosci.* 24:3500-3510, 2004.

4. Ueda Y, Kimura M: Encoding of direction and combination of movements by the primate putamen neurons. *Eur J. Neurosci* 18: 980-994, 2003

5. Matsumoto N, Hanakawa T, Maki S, Graybiel AM, Kimura M: Role of nigrostriatal dopamine system in learning to perform sequential motor tasks in a predictive manner. *J Neurophysiol* 82: 978-998, 2000

(2) 黒質線条体ドーパミン系のはたらき（報酬予測やその誤差信号を担うこと動機づけによって強い影響を受けること）

1. Satoh, T., Nakai, S., Sato, T. and Kimura, M. Correlated



- coding of motivation and outcome of decision by dopamine neurons. J. Neurosci. 23:9913-9923, 2003.
2. Matsumoto N, Hanakawa T, Maki S, Graybiel AM, Kimura M: Role of nigrostriatal dopamine system in learning to perform sequential motor tasks in a predictive manner. J Neurophysiol 82: 978-998, 2000
  3. Watanabe, K., and Kimura, M. Dopamine-receptor mediated mechanisms involved in the expression of learned activity of primate striatal neurons. J. Neurophysiol. 79:2568-2580, 1998.
  4. Aosaki, T., Graybiel, A.M., and Kimura, M. Effect of the nigrostriatal dopamine system on acquired neural responses in the striatum of behaving monkeys. Science 265:412-415, 1994.
  5. Graybiel, A.M., Aosaki, T., Flaherty, A., and Kimura, M. The basal ganglia and adaptive Motor Control. Science 265:1826-1831, 1994.
- (3) 視床線条体系のはたらき（望ましい選択肢があいにく選べない場合次善の策を選択する仕組み）
1. Minamimoto T, Hori Y, and Kimura M. Complementary process to response bias in the centromedian nucleus of the thalamus Science 308:1798-1801, 2005
  2. Kimura M., Minamimoto T., Matsumoto N., and Hori Y. Monitoring and switching of cortico-basal ganglia loop functions by the thalamo-striate system. Neurosci. Res. 48:355-360, 2004.
  3. Minamimoto T. and Kimura M. Participation of the thalamic CM/Pf complex in attentional orienting. J. Neurophysiol. 87(6): 3090-3101, 2002.
  4. Matsumoto N., Minamimoto T., Graybiel AM. and Kimura M. Neurons in the thalamic CM/Pf complex supply striatal neurons with information about behaviorally significant sensory events. J. Neurophysiol. 85: 960-976, 2001.

### ～自己紹介～

30年以上研究生活をしてきて今が一番楽しい。休日はテニスをして過ごします。ワインを飲みながら友人とおしゃべりするのが好き。

### ～学生へのメッセージ～

脳のはたらきは極めて難解だけれど、謎が少しずつ解けた時の達成感も大きいですよ。

### ～参考文献～

上記文献の中で、(1)-2; (2)-1, 4; (3)-1  
大脳基底核と強化学習 医学のあゆみ 202:171-174, 2002.

# 神経心理学と脳機能画像法によるヒトの高次脳機能研究

藤井 俊勝 先生

東北大学大学院医学系研究科高次機能障害学

13:40 ~ 14:40

## ～御略歴～

1975年 福島県郡山市にある安積(あさか)高校を卒業。

1981年 東北大学医学部卒業。

1981年から1994年までは、神経内科医師としていろいろな病院に勤務。

1994年から東北大学大学院医学系研究科高次機能障害学に勤務し、現在は准教授

海外出張：

1998年8月～1999年7月：ロットマン研究所（トロント，カナダ）

学会その他の活動：

日本神経心理学会編集委員，日本高次脳機能障害学会評議員，日本神経学会評議員など

資格：

医師免許証，神経内科専門医，リハビリ科認定臨床医

## ～前提知識～

脳溝，脳回についての一般知識（次ページの図）

## ～講義概要～

ヒトの脳と心理機能の研究において、脳損傷患者を対象とした伝統的な神経心理学的研究に加えて神経機能画像法（ニューロイメージング：PET positron emission tomography, fMRI functional magnetic resonance imaging など）を用いた研究が現在活発に行われている。これら2つの研究手法にはそれぞれ長所と短所がある。神経心理学的研究では、患者が呈する症状の分析から健康人を観察するだけでは見えてこない心理機能の構造についてのあらたな洞察が得られる場合がある。さらに、脳損傷部位は障害された心理機能の正常な遂行に必要な部位と考えられる。しかし、その損傷領域はかなり広範

な場合も多く、脳と心理機能の関係については多くを語れない場合も多い。また、その心理機能が複数のサブプロセスのどこで障害されたのかを特定することは困難な場合も多い。

一方、神経機能画像法を用いた研究では、ある認知活動を遂行中に活動が認められた部位はその認知機能の遂行に参加している領域であるが、必須の領域かどうかはわからないという問題がある。また、その実験課題がどのような統制課題と比較されているのかによって結果は異なってくる。しかし、課題の組み方や解析手段を工夫することによって想定される認知過程に関連した脳活動領域をかなり限定することも可能であり、仮説検証的研究が組み立てやすい。

結局のところ、これら2つの研究方法は相補的であり、このような異なる方法からの研究結果がある程度一致した場合には、その結果の信頼性は高まるし、結果の解釈もより正しい方向へ向かうと考えられる。本講義では、私と共同研究者とでおこなってきた研究のなかから、いくつかのトピックスについての神経心理学的研究と神経機能画像研究を紹介する予定である。

## ～研究内容～

脳損傷患者の高次脳機能障害

神経機能画像法（PET, functional MRI）によるヒトの高次脳機能（主に記憶）研究

## ～自己紹介～

好きなもの・こと：おいしい食べ物（かに，うに，桃，ぶどうなど），おいしいお酒，ゴルフ，麻雀，囲碁，旅行

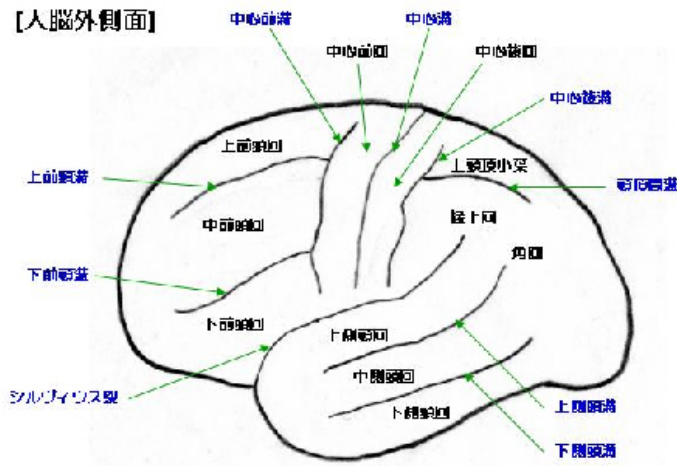
## ～学生へのメッセージ～

気軽にどんどん質問してください。

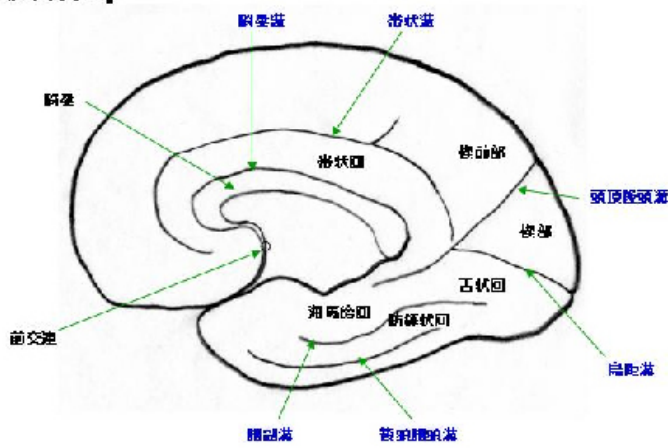
## ～参考文献～

講義当日のレジュメに入れます。

【人腦外側面】



【人腦內側面】



# チンパンジーの知性と文化： 人間の心の霊長類的基盤

松沢 哲郎 先生

京都大学霊長類研究所

11:20 ~ 12:30

## ～御略歴～

1950年10月生まれ 思考言語分野教授，理学博士

1969年 京都大学入学

1974年 京都大学文学部哲学科卒業，大学院進学

1976年 京都大学霊長類研究所に採用，現在に到る。

1978年から，「アイ・プロジェクト」と呼ばれるチンパンジーの知性の研究をおこなっている。

1986年からは，毎年アフリカに行き野生チンパンジーの生態調査もおこなっている。

2000年からは，アイとその息子のアユムをはじめ3組の母子を対象にして，チンパンジーにおける知識や技術の世代間伝播の研究に取り組んでいる。

そうした研究を通じて，人間の心や行動の進化的起源を探り，「比較認知科学」と呼ばれる新しい研究領域を開拓した。

2006年 京都大学霊長類研究所 所長就任

## ～前提知識・参考資料～

次ページ以降の論文をご覧ください。

## Working memory of numerals in chimpanzees

Sana Inoue and  
Tetsuro Matsuzawa

Chimpanzee memory has been extensively studied [1,2]. The general assumption is that, as with many other cognitive functions, it is inferior to that of humans [3]; some data, however, suggest that, in some circumstances, chimpanzee memory may indeed be superior to human memory [4]. Here we report that young chimpanzees have an extraordinary working memory capability for numerical recollection — better even than that of human adults tested in the same apparatus following the same procedure.

Our subjects were six chimpanzees, three mother-offspring pairs. One of the mothers, Ai, was the first chimpanzee who learned to use Arabic numerals to label sets of real-life objects with the corresponding number [5]. The other five chimpanzees had also participated in many previous studies [6], but they were naïve to tasks employing numerals.

In 2004, when the three young reached the age of four years, we began to teach the mother-offspring pairs the sequence of Arabic numerals from 1 to 9, using a touch-screen monitor connected to a computer. In the numerical sequence task, each trial was unique, in which the nine numerals appeared in different on-screen positions. Accurate performance with 1–2–3–4–5–6–7–8–9 spontaneously transferred to non-adjacent sequences such as 2–3–5–8–9. All naïve chimpanzees successfully learned this numerical sequence task (See Video clip 1 in the Supplemental data available on-line with this issue).

A ‘masking task’ to test memory was introduced at around the time when the young became five years old. In this task, after touching the first

numeral, all other numerals were replaced by white squares. The subject had to remember which numeral appeared in which location, and then touch them based on the knowledge of numerical sequence. All five naïve chimpanzees mastered the masking task, just like Ai [7]. It must be noted that the chance level of this task is very low:  $p = 1/24$  with four numerals,  $1/120$  with five numerals, and so on, down to  $1/362,880$  with nine numerals. In general, the performance of the three young chimpanzees was better than that of the three mothers (see Table S1 in the Supplemental data). Ayumu, Ai’s son, was the best performer among the subjects (Figure 1

and Video clip 2). Humans were slower than all of the three young chimpanzees in the response (Figure S1 in the Supplemental data; Video clips 3 and 4).

We developed a new test called the ‘limited-hold memory task’ as a novel way of comparing the working memory of chimpanzee and human subjects. In this task, after the touch to the initial white circle, the numerals appeared only for a certain limited duration, and were then automatically replaced by white squares. Three different hold duration conditions were tested: 650, 430 and 210 milliseconds. The duration of 650 milliseconds was equivalent to the average initial latency of five-numeral masking

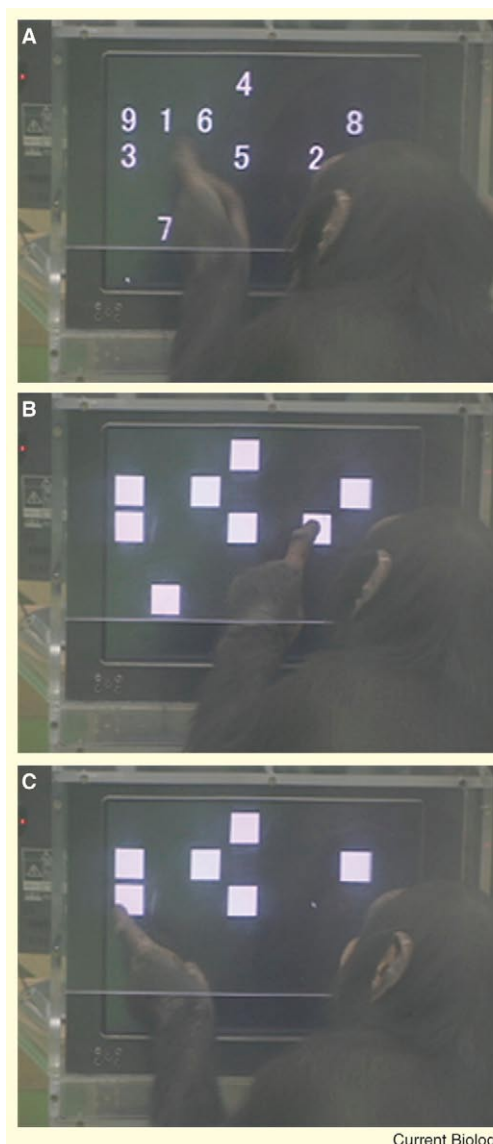


Figure 1. Chimpanzee Ayumu performing the masking task.

(A) Ayumu touches the first numeral of the sequence; (B) immediately thereafter the remaining numerals are replaced by white squares. (C) Ayumu remembered which number appeared in which locations on the screen.

Current Biology

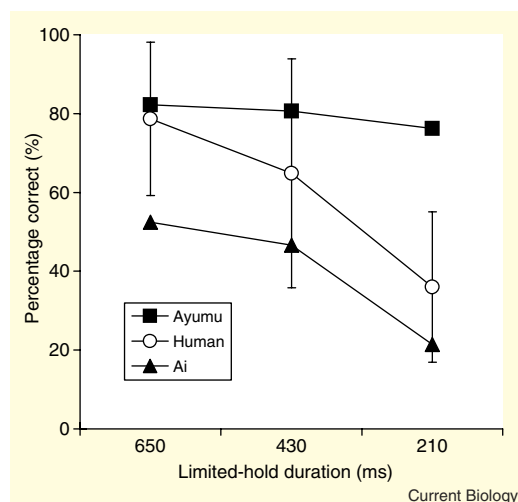


Figure 2. Results of the limited-hold memory task. The graph shows how Ai, Ayumu and human subjects ( $n = 9$ , the bars represent the SD) performed in the limited-hold memory task. The x-axis shows the three different limited-hold durations tested; percentage of trials correctly completed under each condition is shown on the y-axis. Each session consists of 50 trials. Each chimpanzee received 10 sessions and each of 9 humans received a single test session. A two-way ANOVA revealed that both main effects were significant (subjects:  $F_{2,29} = 29.50$ ,  $p < 0.001$ , hold duration length:

$F_{2,29} = 121.45$ ,  $p < 0.001$ ), as was the interaction between them ( $F_{4,58} = 20.10$ ,  $p < 0.001$ ). Post-hoc tests revealed that Ayumu's performance did not change as a function of hold duration ( $F_{2,58} = 2.07$ ,  $p = 0.136$ ), whereas Ai and the human subjects' performance decreased with shorter duration lengths ( $F_{2,58} = 58.12$ ,  $p < 0.001$ ,  $F_{2,58} = 101.45$ ,  $p < 0.001$ , respectively). Pair-wise multiple comparisons by Ryan's method showed significant differences in performance between Ayumu and human subjects at the 430 milliseconds and 210 milliseconds hold durations ( $p < 0.001$ , respectively).

task. The shortest duration, 210 milliseconds, is close to the frequency of occurrence of human saccadic eye movement [8]. This means that this condition does not leave subjects enough time to explore the screen by eye movement. The limited-hold memory task provided a means of performing an objective comparison between the two species under exactly identical conditions. We compared Ai, the best mother performer, Ayumu, the best young performer, and human subjects ( $n = 9$ , all university students) in this task.

Figure 2 shows the results of the comparison between two chimpanzees and human subjects in the limited-hold memory task. The number of numerals was limited to five items. For example, the numerals 2, 3, 5, 8, 9 might appear very briefly on the screen and then be replaced by white squares. Subjects had to touch the squares in the correct order indicated by the original numerals.

In human subjects, the percentage of correct trials decreased as a function of the hold duration: the shorter the duration became, the worse the accuracy was (Video clip 5). Ai's performance was below that of

the human subjects' average, and showed the same tendency to worsen with shorter duration. From the very first session, however, Ayumu's performance remained at almost the same level, regardless of the hold duration, showing no decline comparable to that of the other subjects (Video clip 6, and Figure S2 in the Supplemental data). These data showed that the chimpanzee subjects can memorize at a glance the Arabic numerals scattered on the touch screen monitor and Ayumu outperformed all of the human subjects both in speed and accuracy.

Our results may be reminiscent of the phenomenon known as 'eidetic imagery' found by Jaensch [9,10]. Eidetic imagery has been defined as the memory capability to retain an accurate, detailed image of a complex scene or pattern. It is known to be present in a relatively high percentage of normal children, and then the ability declines with age. Our present study shows that young chimpanzees can quickly grasp many numerals at a glance, with no decline in performance as the hold duration is varied. Moreover, the young ones showed better

performance than adults in the memory task. Our study shows that young chimpanzees have an extraordinary working memory capability for numerical recollection better than that of human adults. The results fit well with what we know about the eidetic imagery in humans.

#### Supplemental data

Supplemental data, with video clips of the numerical and memory tasks of humans and chimpanzees, are available at <http://www.current-biology.com/cgi/content/full/17/23/R1004/DC1>

#### Acknowledgments

This study was supported by grants MEXT16002001, JSPS-GCOE (A06, Biodiversity), and JSPS-HOPE to TM. This is a part of PhD thesis of SI. Thanks are due to Sumiharu Nagumo for his help with computer programming, Masaki Tomonaga, Masayuki Tanaka, Misato Hayashi, Etsuko Nogami and Tomoko Takashima for their support, and Dora Biro for her comments and revisions to the manuscript. Thanks are also due to the veterinary staffs and caregivers of the KUPRI chimpanzees.

#### References

1. Menzel, E.W. (1973). Chimpanzee spatial memory organization. *Science* 182, 943–945.
2. Fujita, K., and Matsuzawa, T. (1990). Delayed figure reconstruction by a chimpanzee (*Pan troglodytes*) and humans (*Homo sapiens*). *J. Comp. Psychol.* 104, 345–351.
3. Premack, D. (2007). Human and animal cognition: Continuity and discontinuity. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104, 13861–13867.
4. Tinklepaugh, O.L. (1932). The multiple delayed reaction with chimpanzees and monkeys. *J. Comp. Psychol.* 13, 207–243.
5. Matsuzawa, T. (1985). Use of numbers by a chimpanzee. *Nature* 315, 57–59.
6. Matsuzawa, T., Tomonaga, M., and Tanaka, M. (2006). *Cognitive Development in Chimpanzees* (Tokyo: Springer).
7. Kawai, N., and Matsuzawa, T. (2000). Numeric memory span in a chimpanzee. *Nature* 403, 39–40.
8. Bartz, A.E. (1962). Eye-movement latency, duration, and response time as a function of angular displacement. *J. Exp. Psychol.* 64, 318–324.
9. Jaensch, E.R., trans. by Oscar Oeser (1930). *Eidetic Imagery and Typological Methods of Investigation*, Second Edition (New York: Harcourt, Brace and Co).
10. Conway, A., Jarrold, C., Kane, M., Miyake, A., Towse, J., eds. (2007). *Variation in Working Memory* (New York: Oxford University Press).

Primate Research Institute, Kyoto University, Inuyama, Aichi 484-8506, Japan.  
E-mail: matsuzaw@pri.kyoto-u.ac.jp