

Title	脳内ネットワークの競合と協調 : デフォルトモードネットワークとワーキングメモリネットワークの相互作用
Author(s)	越野, 英哉; 苧阪, 満里子; 苧阪, 直行
Citation	心理学評論. 2013, 56(3), p. 376-391
Version Type	VoR
URL	https://hdl.handle.net/11094/97948
rights	
Note	

Osaka University Knowledge Archive : OUKA

<https://ir.library.osaka-u.ac.jp/>

Osaka University

脳内ネットワークの競合と協調

—— デフォルトモードネットワークとワーキングメモリネットワークの相互作用 ——

越 野 英 哉 ・ 苧 阪 満 里 子 ・ 苧 阪 直 行
カリフォルニア州立大学 大阪大学 京都大学

Competition and cooperation among brain networks :
Interactions between the default mode network and working memory network

Hideya KOSHINO, Mariko OSAKA and Naoyuki OSAKA
California State University Osaka University Kyoto University

In the beginning of modern brain imaging, research focused on localization of specific functions in the brain. However, as the field advanced, the perspective shifted from the functional localization view to the functional network view, in which researchers started exploring how different brain areas communicate with each other to accomplish certain functions. In recent years, resting-state networks as well as task-related networks began to be identified. These networks may sometimes compete with each other for processing resources, but at other times may work together to perform tasks. Among them, Working Memory Network (WMN) and the Default Mode Network (DMN) are attracting attention, and their functions and relationships are being debated. Here, we discuss competition and collaboration among brain networks, especially between the WMN and DMN.

Key words: default mode network, working memory network, brain network, processing resources

キーワード: デフォルトモードネットワーク, ワーキングメモリネットワーク, 脳内ネットワーク, 処理資源

1. 脳内ネットワーク

1.1 神経基盤に対するアプローチの変遷

初期のブレインイメージング (PET や特に fMRI) の研究の多くは脳の機能と領域の間のマッピングを対象としていた。しかし、脳の多くの領域、特に連合野は、複雑な課題になるほど様々な認知活動中に活動を示す。つまり、連合野は単独で単一の認知機能を担っているのではなく、他の脳領域と共に活動することでそれらの認知機能の遂行を支えることを示している。換言すれば、マッピングというアプローチは脳領域と機能の間の一対一の関係を前提とするが、多くの脳領域と機能の間には多対多の関係が存在すると考えられる。このことは基本的にはマッピングという

アプローチの限界を示し、異なった領域がどのようにネットワークとして協調して認知機能を実現しているかを探る研究を促すこととなった (e. g., Friston et al., 1993; Fuster, 2000; Horwitz, Rumsey, & Donohue, 1998; McIntosh & Gonzalez-Lima, 1994; Mesulam, 1990, 1998)。さらに最近では様々な課題の遂行時における脳内ネットワーク間の関係を探る研究へと変化してきている (e. g., Bressler & Menon, 2010.; Niendam et al., 2012; Spreng, 2012; Toro, Fox, & Paus, 2008)。その中でもワーキングメモリネットワーク (WMN) は多くの高次認知課題遂行に際して重要な役割を果たすが、デフォルトモードネットワーク (DMN) は活動の低下を示す。DMN は WMN に対して反相関を示すことが多いため、WMN が Task-Positive network であるのに対して、DMN は

Task-Negative Network であるとされていたが (e. g., Fox et al., 2005), 最近の研究では WMN と DMN は課題状況によっては協働している可能性が指摘されている (e. g., Spreng, 2012) 本稿では DMN を中心に DMN と WMN の間の競合と協調を検討することで, 脳内ネットワーク間の関係性について考察する。

近代の脳科学の歴史においては脳の特定の領域が特定の機能を司るという立場 (機能局在論) と, 脳には機能分化はなく, 関与する領域の大きさが重要であるとする立場 (例えば量作用の原理) の対立を軸に発展してきたといえる (e. g., Gazzaniga, 2000, Horwitz, 2003)。機能局在論は脳のどの領域がどのような機能を担っているかという, いわゆる脳の構造と機能の対応関係 (マッピング) を明らかにしようという試みであるが, この歴史はおそらく 19 世紀前半に流行したガル (Franz Joseph Gall) の骨相学 (Phrenology) にまでさかのぼる。そこにおいて, ガルは人間の脳の領域と機能の間には対応関係があり, また優れた機能を持つ領域は大きくなる傾向があり, したがって頭蓋骨の形を見れば個人がどのような特性を持っているかを判定することができるとした。もちろんガルの骨相学は現代においては否定されているが, 歴史的な価値としては脳の領域と機能の関係を指摘した最初の試みであったことにあるといえる (e. g., Gazzaniga, Ivry, & Mangun, 2009)。続いて 19 世紀半ばにはブローカが下部前頭葉 (Inferior Frontal Gyrus: IFG, またはブローカ領) の損傷は発話の障害に関係すること, またウェルニッケが上部側頭葉後部 (Superior Temporal Gyrus/Sulcus: STG/STS またはウェルニッケ領) の損傷は言語理解の障害に関係することを発見し, 脳の領域と機能の関係の理解に貢献した (e. g., Gazzaniga et al. 2009)。ただ, 言語のような高次認知機能が単一の領域で遂行されているとするような極端な機能局在論は現在では見られないし, むしろ, 顔の認識といった比較的自動的に単純と思われるような機能であってもいくつもの領域が関与していることが知られている (e. g., Ishai, 2008)。先述の下部前頭葉は言語のみならず, その他の多くの認知機能の際に活動することが報告されている。その中には行動の観察, シミュレーション, 模倣, 実行などミラーニュー

ロンシステムに含まれるような機能を含む (e. g., Aziz-Zadeh et al., 2006; Rizzolatti & Craighero, 2004)。また上部側頭葉/側頭溝に関しても同様のことが言える。STS は生物学的運動 (Biological motion) の知覚の際に活動を示す (e. g., Puce & Perrett, 2003), 顔の認識に関するネットワークの一部にも含まれる (e. g., Grill-Spector, Sayres, & Ress, 2006)。また, 社会的ネットワーク (e. g., Abu-Akel, 2003; Gallagher & Frith, 2003; Rilling et al., 2004), さらにミラーニューロンシステム (e. g., Aziz-Zadeh et al., 2006; Rizzolatti & Craighero, 2004) にも含まれる。したがって, IFG も STS も単一の機能を担っているのではなく, 複数の機能に関係しているものであり, それらの機能は脳内のどの領域と共に働くかによって決定されると思われる。他の多くの脳領域も単一のネットワークに属しているのではなく, 複数のネットワークに属していると考えられる。つまり脳領域と認知機能の関係はおそらく感覚野, 運動野を除いては, 一対一ではなく多対多であると思われる (e. g., Duncan, 2010)。本稿で問題にしたいことのひとつは, その際に, 複数の機能またはネットワークが競合した場合には脳の領域はどのようにしてその競合に対処しようとするのか, ということである。例えば, 領域 A がネットワーク N1 と N2 に属しているとして, N1 と N2 がそれぞれ単独に活動しているときは問題ないのであるが, N1 と N2 が協調しているときに領域 A はどのように機能するのであろうか? さらに N1 と N2 が競合しているとき, 領域 A はどのように機能するのであろうか, という問題である。さらに N1 と N2 も課題の需要によっては協調する場合もあれば競合する可能性もあると考えられる。

脳がネットワークとして機能しているという見方そのものは, 特にニューロンのレベルではそれほど新しいものではない。心理学が対象とするようなレベルであっても, 例えばヘップによるセルアセンブリの概念 (Hebb, 1949) などがあるが, 現在のようなブレインイメージングに基づいた認知神経科学に貢献した初期の研究のひとつは Mesulam (1990, 1998) によるものである。そこにおいて彼は次の 5 つの大規模スケールネットワーク (Large-Scale Network) を提唱した。すなわち, (1) 空間的注意 (Posterior parietal,

Frontal Eye Field: FEF), (2) 言語 (Wernicke's & Broca's areas), (3) 顕在的記憶 (Hippocampal-Entorhinal, Inferior parietal), (4) 顔・物体の認知 (Midtemporal, Temporopolar), そして (5) WM と実行系 (Prefrontal Cortex: PFC, Inferior Parietal Lobe: IPL) である。以下に見るように現在のすべての研究者がこの分類に同意しているわけではないが、それでもこの視点はこれに続く脳内ネットワーク理論の発展に寄与したと考えられる。

ブレインイメージングの分野においては、脳内ネットワークの研究は機能的結合性 (Functional connectivity) または有効結合性 (Effective connectivity) という手法を用いて研究されてきている。機能的結合性はその名のとおりに、脳の領域間の機能的な結合性を問題にするのであって、二つの領域間の関係がどのように仲介されているかは問わない。すなわち、二つの領域間には直接的な神経結合があっても構わないし、複数の領域を経由しての関係であっても構わない。そこにおける前提は、もし二つの領域がある課題の遂行に協調して当たっているのなら、それらの領域は時間的に同期した活動を示すはずであり、したがってこれらの部位の活動の間には時間的な変化に関して高い相関が見られるはずであるというものである (e. g., Friston, 1994; Horwitz et al., 1998; McIntosh & Gonzalez-Lima, 1994)。これに対して有効結合性は「有効結合」(e. g., 田邊ら, 2008), 「実効的連関性」(e. g., 川口, 2012) と訳されたりすることもありまだ日本語としての訳語は定まっていないようである。基本的な考えとしてはある領域が他の領域に対して及ぼす影響を測定する (Friston, 1994)。そこにおいては構造方程式モデリング (Structural Equation Modeling) などの手法が用いられる。ただ、有効結合性に関しては本論文の議論には直接関係する部分が少ないし紙面の都合もあるのでこれ以上触れないが、興味のある読者は川口 (2012), Stephan et al. (2010) などを参照されたい。

ブレインイメージングにおいて、ある課題を遂行中に脳のどの領域が活動しているかというものの判定は、例えば安静時の活動レベルなどをベースラインとしてそれと課題遂行時の活動のレベルを t -テストや z -テストなどを用いて統計的に比較することで行われてきた。もしある領域の活動

のレベルがベースラインに比べて有意に高ければ、その領域は活動していると判定される。しかし、ここにおいては統計的なエラーが問題になる。例えば、 t -テストの棄却域が $t=4.0$ で決定されるとする。その場合は 4.0 以上の t 値を示した領域のみが活動していると判定される。では $t=3.9$ だった領域は統計的には有意でなかったのだが、その課題においては何もしていないのであろうか? もちろん何もしていないとは限らないのであって、機能的結合性が提案された背景にはこのような問題があった。機能的結合性はこのような場合の脳領域の活動の判定にもうひとつの指標を提供する。つまり、たとえその領域 A1 の t 値が閾値に達しなくても、その領域 A1 が活動していると判定された他の領域 A2 と十分に高い相関を示すなら、その領域 A1 はその課題の遂行において何らかの役割を持っていると考えられるということである。

1.2 安静時ネットワーク

脳は我々が行動しているときのみならず、眠っているときも安静にしているときも活動している。最近の脳内ネットワークの研究によれば、脳内には課題遂行時のみならず、外界からの刺激を意識的に処理していない、いわば安静時に同期して活動している領域のネットワークが存在することが明らかになってきたが、それらは安静時ネットワーク (Resting state network) と呼ばれる。これらのネットワークに関しては研究者間で多少の見解の相違はあるものの、主要なものとしては背側注意ネットワーク (Dorsal Attentional Network: DAN), ワーキングメモリネットワーク (Working Memory Network: WMN), デフォルトモードネットワーク (Default Mode Network: DMN), そして、顕著性ネットワーク (Saliency network: SN) などがあげられる (e. g., Bressler & Menon, 2010; Damoiseaux et al., 2006; Deco & Corbetta, 2011; De Luca et al., 2006; Doucet et al., 2011; Meunier et al., 2009; Seeley et al., 2007; Toro et al., 2008; van den Heuvel & Hulshoff Pol, 2010)。

DAN は前頭眼野 (Frontal Eye Field: FEF) や上部頭頂葉 (Superior Parietal Lobe: SPL) を中心とし空間的注意に関係する (e. g., Corbetta

& Shulman, 2002)。WMN は主に外側前頭前野 (Lateral Prefrontal Cortex: LPFC) および後部頭頂葉 (Posterior Parietal Cortex: PPC) を中心とし、情報を保持しながら操作を同時に行うというワーキングメモリや、プランニング、抑制、更新、注意の配分といった実行系機能に関係する (e. g., Baddeley, 2000; Smith & Jonides, 1999)。WMN は呼び方やどの領域を含めるかに関して研究者間で違いが見られ、前頭-頭頂ネットワーク (Frontal-Parietal Network: FPN)、実行系ネットワーク (Executive network) などとも呼ばれる。しかしこれらは基本的には非常に共通性が高いため本稿では統一的にワーキングメモリネットワーク (WMN) と呼ぶことにする。DMN は、内側前頭前野 (Medial Prefrontal Cortex: MPFC)、後部帯状回 (Posterior Cingulate Cortex: PCC)、などを中心とし、社会的情報処理、自己参照機能の際に活動を示すが高次認知機能に際しては活動の低下を示す (e. g., Buckner, Andrews-Hanna, & Schacter, 2008; Raichle et al., 2001)。また SN は前部島皮質 (Anterior Insula) と前部帯状回 (ACC) を中心とし、内的、外的情報の顕著性を検出することで脳内ネットワーク、特に WMN と DMN の間の切り替えに関与するとされる (e. g., Menon, 2011)。これ以外にももっと局所的なネットワークとして第一次運動野 (Primary Motor Cortex)、第一次視覚野 (Primary Visual Cortex)、外線状皮質 (Extra-striate Cortex) などにも安静時ネットワークが存在するとされている。 (e. g., Bressler & Menon, 2010; Damoiseaux et al., 2006; Deco & Corbetta, 2011; De Luca et al., 2006; Meunier et al., 2009; Seeley et al., 2007; Toro et al., 2008; van den Heuvel & Hulshoff Pol, 2010)。なお、安静時ネットワークは安静時にしか同期しないネットワークという意味ではなく、課題の要求によっては課題遂行時にも同期する。

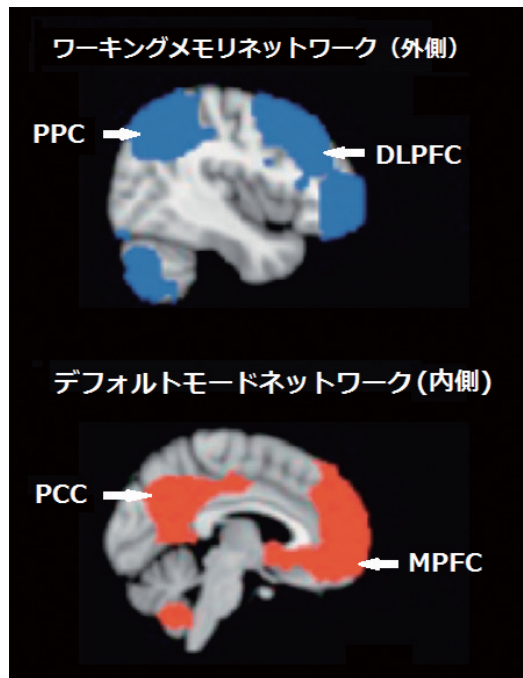
2. デフォルトモードネットワーク (Default Mode Network: DMN)

2.1 DMN

DMN の発見は 1990 年代後半にさかのぼるが、そこにおいては安静時と課題遂行期間を比べると、安静時の活動の方が課題遂行中の活動よりも高い

脳領域がいくつか存在することが報告された。また、これらの領域は様々な認知課題において比較的共通した活動のパターンを示すことからネットワークを形成していると考えられた。 (e. g., Binder et al., 1999; Fransson, 2005; Gusnard & Raichle, 2001; Mazoyer et al., 2001; Shulman et al., 1997)。そこにおいて DMN は通常、内側前頭前野 (MPFC)、後部帯状回/楔前部 (PCC/Precuneus)、下部頭頂葉 (IPL)、外側側頭葉 (Lateral Temporal Cortex, LTC)、そして海馬体 (Hippocampal Formation, HF) を含むとされる (e. g., Buckner et al., 2008, 福山, 2012) (図 1)。

DMN は機能的に異なる領域からなるネットワークである。前部内側前頭前野は他者に関する情報処理 (e. g., Gilbert et al., 2006; Mitchell, Macrae, & Banaji, 2006)、また自己に関する情報処理 (e. g., Macrae et al., 2004; D'Argembeau et al., 2005)、社会的情報処理 (e. g., Amodio & Frith, 2006; Gallagher & Frith, 2003) のほかにもエピソード記憶の検索 (e. g., Lepage et al., 2000; MacLeod et al., 1998; Nyberg et al., 1996; Ranganath, Johnson, & D'Esposito, 2003)、将来の出来事の期待、計画や展望記憶 (e. g., Burgess,



Menon (2011) を改変。

図 1 WMN と DMN の領域

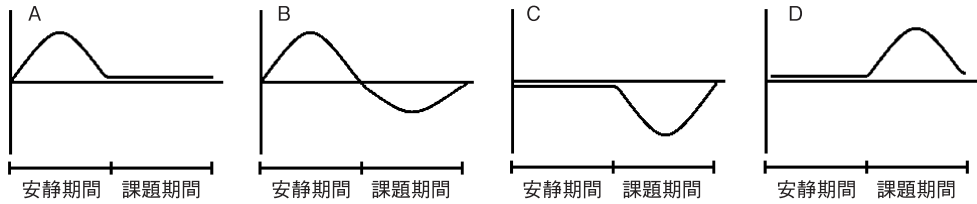


図2 安静期間中の方が課題期間中よりも活動の程度が高くなる可能性の3つのモデル

Aは安静期間中に活動があり、課題期間中には活動がベースラインと変わらない場合、Bは安静期間中に活動が上昇するが、課題期間中は活動が低下する場合、Cは安静期間中は活動がベースラインと変わらないが、課題期間中に活動が低下する場合を示す。通常はDに示されるように課題期間中に活動し安静期間中は活動しないことが前提とされる。

Quayle, & Frith, 2001; Okuda et al., 1998; Simons et al., 2006), 課題に対する準備や課題セットの生成と維持 (e. g., Dosenbach et al., 2006; Haynes et al., 2007; Rowe et al., 2007; Sakai & Passingham, 2003) などに関係している。またPCCはエピソード記憶の検索 (e. g., Lou et al., 2004; Lundstrom, Ingvar, & Petersson, 2005), 視空間的イメージ (Cavanna & Trimble, 2006) などに関係している。このように、DMNを構成する領域は単独では相互に関係のない活動に携わっているかのように見えるが、DMNとして働く際は共同して活動する。その中でも現在のところDMNの中で中核をなす領域と考えられているのは内側前頭前野と後部帯状回/楔前部である。

DMNは一見すると課題実行中は活動せず、課題を実行していない安静期間中になると活動するネットワークが存在するのように見える(そのためこのネットワークはコンピュータの分野で使われてきた「初期値」に近い意味でデフォルトモードネットワークと名づけられた)。DMNの発見はいくつかの点でその後の研究に影響を与えたと思われる。ひとつは、それまでの実験では安静期間中は実験参加者は何も考えずに安静にすることが要求されたのだが、安静期間の方が活動の水準が上がるということは、実験参加者の脳は何もしていない状態にはなっていないと考えられる。したがって、ブレインイメージングの研究においては、脳の領域の活動を測定するのに課題期間と安静期間の活動を比較することが多かったのであるが、DMNの発見は安静期間をベースラインとして使用することには注意を要することを示唆した。もうひとつは、DMNの領域は安静期間中に、そして課題期間中に何をしているかという問題で

ある。安静期間中のほうが活動の程度が上がるということの理由としては図2にモデルとして示したように少なくとも3つの可能性が考えられる。ひとつは安静期間中に何かの活動が行われ、また課題期間中にはベースラインに戻る場合。2つ目は、安静期間中に何らかの活動が行われるが、課題期間中はその領域の活動がベースラインより低下する場合。3つ目は安静期間中には何も起こらないが、課題期間中の活動がベースラインよりも低下する場合である。さらに、DMNが安静期間中に何らかの活動をしている場合、それに関連した課題を与えられた場合は安静期間中でなくてもDMNが活性化するということになる。

2.2 DMNの活動

それではDMNの領域は安静期間中に、そして課題期間中に何をしているのであろうか。それらの領域が安静期間中に何かをしている可能性について、Buckner et al. (2008)はDMNとして活動する際には内側前頭前野は記憶に基づいて自己に関係した心的シミュレーションを行うサブシステムであり、外側側頭葉(Lateral temporal)は過去の記憶や先行する経験に基づいてシミュレーションの材料を提供するサブシステムであり、そして後部帯状回/楔前部は内側前頭前野と外側側頭葉の二つのサブシステムを統合するとしている。また今までの研究の多くは大まかには(1)内界への関心に着目したもの(e. g., Christoff, et al., 2009; Gusnard & Raichle, 2001; Mason et al., 2007; Raichle et al., 2001)と、(2)外部の環境への関心に焦点を当てたもの(e. g., Gilbert et al., 2007; Shulman et al., 1997)に大別することができる。ただここで注意しなくてはなら

ないのは、これは安静期間中であり、実験参加者は“リラックスして何も考えずに休んでください”などの教示を与えられるため、自己の内界であれ外界であれ、意識的に集中するといった活動ではないということである。内界への関心（外界の刺激によらない自発的な認知活動）に関連したDMNの活動は外的な課題を行っていないときによく見られるような、例えば、空想、想像、白昼夢など刺激とは関係のない思考（Task Unrelated Thought）、また無意図的想起、つまり思い出そうという意図がないにも関わらずふと何かがいふかふようないわゆるマインドワンダリング（Mind wandering, e.g., Christoff et al., 2009; Mason et al., 2007）に関係すると思われる。またDMNは外的環境の受動的モニタリングに関係するという説もある（e.g., Gilbert et al., 2007; Shulman et al., 1997）。これは外界の意識的、能動的な探索とは違って、なんとなく漠然と外界の情報を受け取っているという状態である。例えば、われわれの日常生活の中である課題に集中していてそれが一段落したときに、とりとめもないことがふと頭に浮かんだり、部屋の内外の様々な音に気づくといったようなことであろう。

しかしこのような活動は課題には直接関係のないものであるため、安静時に限らず様々な認知課題の遂行中にも起きる可能性がある。したがってそのような活動を行っていたかどうかを測定する方法としては、課題遂行中のランダムな時点において、実験参加者に課題とは関係のないことを考えていたかどうか（マインドワンダリングがおきていたか）を報告させることが考えられる。例えば、Mason et al. (2007)の実験においては、実験参加者は習熟している課題と新奇な課題を与えられ、課題中のさまざまな時点で課題と関係ないことを考えていたかどうかをたずねられた。結果としては習熟している課題の遂行中にマインドワンダリングがより多く報告された。これは新奇な課題の場合は注意の集中をより必要とするが、習熟している課題の場合は少ない処理資源で遂行することが可能であるためマインドワンダリングをする余裕があったと考えられた。ここでいう処理資源は、心的資源、注意資源ともいわれるが、ある情報を処理するのにどの程度注意を集中し、また努力を払わねばならないかの程度を表している。

つまり、課題が非常に難しかったり複雑なものであったりする場合はより多くの処理資源を必要とするのに対して、課題が簡単であったり、慣れているものであったりする場合はより少ない処理資源で遂行することが可能である。したがって、その課題の遂行に関わる脳領域で活性化の程度が高いことはより多くの処理資源が消費されていることを示す。また、マインドワンダリングを多く報告した実験参加者ほど後部帯状回/楔前部の活動が高いという傾向も見られた。

しかし最近の研究によれば、DMNはマインドワンダリング以外にも様々な課題状況で活動を示す。例えば、自伝的記憶や展望記憶（e.g., Ino et al., 2011; Schacter, Addis, & Buckner, 2007; Sestieri et al., 2011; Spreng, Mar, & Kim, 2008）、自己に関係した活動（D'Argembeau et al., 2005; Gusnard & Raichle, 2001）、社会的認知（Andrews-Hanna, 2012; Iacoboni et al., 2004; Spreng et al., 2008; Spreng & Grady, 2010）、そして意味記憶（Binder et al., 2009）などである。

2.3 DMNの活動の低下と課題によって誘発された活動の低下

先述のようにDMNは様々な認知課題の遂行中に活動が低下するが、そのメカニズムとして考えられるのは課題によって誘発された活動の低下（Task Induced Deactivation: TID）である。今までの研究によると、注意は当該の課題に関連した脳領域の活動に影響を与えることが知られている。つまり、注意が配分された刺激に関係した領域の神経活動は上昇するのに対して、注意が向けられていない刺激に対応した領域の神経活動は低下する（e.g., Corbetta & Shulman, 2002; Corbetta, Patel, & Shulman, 2008; Gazzaley et al., 2005; Hopfinger, Buonocore, & Mangun, 2000; Kastner & Ungerleider, 2000; McKiernan et al., 2003; Pessoa, Kastner, & Ungerleider, 2003）。例えば、Gazzaley et al. (2005)は顔と風景の写真を刺激として使った実験を行った。これらの刺激の処理には下部外線状皮質から下部側頭葉にかけての領域が深くかかわっているが、その中でも顔の刺激の処理には特に紡錘状回顔領域（Fusiform Face Area: FFA）が、また建物や風景の処理には海馬傍回場所領域（Parahippocampal Place Area:

PPA) が関与していることが知られている (e. g., Kanwisher, McDermott, & Chun, 1997; O'Craven, Downing, & Kanwisher, 1999). Gazzaley et al. (2005) の実験においては、顔と風景の刺激が交互に逐次呈示されたが、両方に注意を払う条件、顔のみに注意を払い風景は無視する条件、風景のみに注意を払い顔は無視する条件、そして何も注意を払わない条件下での実験参加者の脳活動が調べられた。結果は、顔に注意が払われた場合は紡錘状回顔領域 (FFA) が活動の上昇を示したのに対して海馬傍回場所領域 (PPA) は活動の低下を示し、また風景に注意が払われた場合は海馬傍回場所領域が活動の上昇を示したが紡錘状回顔領域は活動の低下を示した。この実験では視覚刺激はすべての条件において同一であるため、この脳活動の違いは注意の効果によるものと考えられた。つまり注意が払われた刺激の処理に関係した脳領域は活動を示したのに対して、注意が払われなかった刺激に対応した領域は活動の低下を示した。このような注意の配分によって神経活動が左右されるという効果は他の脳領域でも見られ、体性感覚野 (e. g., Drevets et al., 1995; Kastrup et al., 2008; Laurienti et al., 2002; Shmuel et al., 2002), 側頭頭頂接合部 (Temporoparietal Junction: TPJ) (e. g., Shulman et al., 2003; Todd, Fournie, & Marois, 2005), そして後頭部視覚野 (e. g., Kastner et al., 1998; Kastner et al., 1999; Shmuel et al., 2002; Tootell et al., 1998) などにおいても報告されている。さらに注意の配分の効果は特定の脳領域内のローカルなレベルに限らず、よりグローバルな左右半球間のような脳の広い領域においてもみられる。例えば、右視野に注意が払われた場合は左半球の活動が上昇するが、それと同時に右半球の活動の低下が見られる (Smith, Williams, & Singh, 2004)。したがって、課題によって誘発された活動の低下は脳全体のダイナミックな処理資源の配分によって引き起こされると考えられる。つまり、課題が非常に難しかったり複雑なものであったりする場合はより多くの処理資源を必要とするのに対して、課題が簡単であったり、慣れていてものであったりする場合はより少ない処理資源で遂行することが可能である。したがって、ある脳領域での神経活動が活発になった場合は、その領域はより多くの処理資源を

必要とするようになるのであるが、脳全体の資源量には限界があるため、課題に無関係な領域の活動はそのときの処理資源の供給状態によっては低下することも考えられる。例えば、Shmuel et al. (2006) は刺激に無関係な領域における負の BOLD 反応は神経活動が自発的ベースラインに比べて低下することに関係していると報告している。

この観点に立つと、DMN の活動の低下は当該の課題の適切な遂行のために脳内の処理資源が必要な領域に配分されることによって起こると考えられる。(e. g., Persson et al., 2007; Raichle et al., 2001)。さらに Mayer et al. (2010) は、DMN の活動の低下は課題がどの程度の処理資源を必要とするかに依存するとしている。つまり難易度が高かったり、複雑だったりするため処理資源を多く必要とする課題のときは DMN の活動の低下も大きいということである。先述の Mason et al. (2007) の実験においても、習熟した課題の遂行中により多くのマインドワンダリングが報告された。これは新奇な課題の遂行の際はより多くの処理資源を必要とするのに対して、習熟した課題の遂行は処理資源をあまり必要としないためマインドワンダリングが現れ易い可能性を示唆している。

さらに、特に認知的な負荷の高い状況においては、正確な課題の遂行には DMN 領域の適切な抑制が必要であるとされる (e. g., Daselaar, Prince, & Cabeza, 2004; Greicius & Menon, 2004; Kelly et al., 2008; Weissman et al., 2006)。例えば、Greicius and Menon (2004) は課題遂行中の課題関連領域の活動が高い実験参加者ほど DMN の活動の低下が見られることを報告している。また Weissman et al. (2006) の実験においては課題に対する注意の途切れ (Attentional lapse) が起こった場合には反応時間が長くなることが見られたが、注意の途切れの直前には注意の制御に関係している脳領域 (背側 ACC と PFC) において活動の低下が見られた。また注意の途切れの最中には DMN, 特に PCC の活動の上昇が見られた。またストップシグナル課題においてエラー試行の直前において、DMN (MPFC と PCC) の活性化が上昇した (Li et al., 2007) という結果が報告されている。

3. DMN と WMN

3.1 DMN と WMN の競合

前述のように様々な課題状況において、課題関連領域が活動の上昇を示すのに対して、DMN は活動の低下を示す。この現象はさらに課題関連領域の集合であるネットワークと DMN との関係にも一般化できる。例えば、WM 課題を遂行している時であれば、実行系のネットワーク (WMN) が活動しているが、その際 DMN と WMN の間には負の相関が見られるということが報告されている。つまり実行系ネットワークの活動が高いほど、DMN の活動が低くなっている (e. g., Doucet et al., 2011; Fox et al., 2005; Greicius et al., 2003; Hampson et al., 2006; Pyka et al., 2009; Sridharan, Levitin, & Menon, 2008; Tomasi et al., 2006; Vincent et al., 2008)。また DMN の活動の上昇と低下の程度は課題の負荷と遂行状況による。例えば、Buckner et al. (2008) は DMN と外的な注意システムは競合関係にあり、注意がある特定の対象に向けられている場合は DMN の活動は低下する傾向にあり、また注意が特に何かに向けられていない場合は DMN の活動が上昇する傾向にあるとしている。これらの研究は一見認知課題遂行中に活動を示すネットワーク (Task Positive Network) と活動の低下を示すネットワーク (Task Negative Network) が存在するかどうかのような印象を与え、例えば、WMN は課題遂行中に活動を示すネットワークであるが、反対に DMN は認知課題の遂行中は抑制されるべきネットワークであるかのように思われる。しかし先述のように DMN はどのような課題においても常に活動が低下するわけではない (Spreng, 2012)。

3.2 DMN と WMN の協調

それでは DMN とそれ以外の課題関連ネットワーク、例えば、WMN や DAN は常に競合するのであろうか？ 2.2 で見たように、すべての認知課題において DMN の活動が低下するのではなく、DMN は様々な認知課題中に活動を示すことが報告されている。最近の研究によれば、DMN と WMN や DAN とは必ずしも常に競合するとは限らず、場合によっては協調するこ

とが示唆されている。例えば、自伝的プランニング (Spreng & Grady, 2010)、問題解決のシミュレーション (Gerlach et al., 2011)、創造的生成活動の評価 (Ellamil et al., 2012)、マインドワンダリング (Christoff et al., 2009; Christoff, 2012)、社会的 WM (Meyer et al., 2012)、また情景の構成などである (e. g., Summerfield, Hassabis, & Maguire, 2010)。

例えば、Spreng et al. (2010) は WMN と DMN は自伝的プランニングの際に協調し、また、WMN と DAN は視空間的プランニングの際に協調することを示した。また、Ellamil et al. (2012) は創造性の二つの要素である生成と評価に関係する脳内ネットワークを調べた。生成要素は新しいアイデアの産出を促すものであるが、内側側頭葉の活動に関係しており、また評価要素はアイデアの有用性の評価に関係しているが、これは実行系および DMN に関連する領域 (前部外側前頭前野、島皮質、側頭極) の活動に関係していた。また WMN と DMN は課題期間を通して正の機能的結合性を示した。Gerlach et al. (2011) の実験においては、実験参加者はシナリオを与えられ、それに伴う問題を解決することが要求された。その結果、このような目標に沿った問題解決のシミュレーションにおいては DMN と DLPFC がともに関与していた。また、PCC と DLPFC をシードとした機能的結合性は MPFC、内側側頭葉、頭頂葉を含む領域との正の相関を示した。したがって、これらの結果は DMN と実行系領域は協調することがあることを示したものであると言える。

異なったネットワーク間の競合と協調は WMN と DMN の間に限られた現象ではなく、例えば、注意関連ネットワークと Temporoparietal Junction (TPJ) の間でも報告されている。TPJ は外的環境に対して注意を再配分する際に重要な働きをする (Downar et al., 2001; Marois, Chun, & Gore, 2000; Serences et al., 2005)。さらに TPJ は刺激の顕著さではなく課題関連性に対して反応する (Kincade et al., 2005)。したがって、認知課題遂行の際には当該の刺激の処理が妨げられないように TPJ の活性化を低下させるような注意の機能が重要となる。TPJ は課題の要求が大きい場合や、背側注意システムが関与している際に活動の低下を示す (Shulman et al., 2003; Todd et

al, 2005)。一方 DMN は課題に関連した刺激の処理に伴って活動するわけではないし、安静時においても TPJ との間での活動の相関は見られない。しかし DMN は WM 課題などの際には活動の低下を示す。

DMN の他の領域との競合と協調は社会的認知に関しても見られる。先行研究によれば、MPFC, PCC を中心とする内側前頭-頭頂領域 (DMN) は社会的な情報の処理に関係しており、また DLPFC と外側頭頂領域を中心とする外側前頭-頭頂領域は認知的な情報の処理に関係している。また認知的 WM の負荷は外側前頭-頭頂領域の活動を上昇させるが、同時に内側前頭-頭頂領域の活動を低下させることも知られている。Meyer et al. (2012) は社会的 WM の負荷が内側前頭-頭頂領域の活動に与える影響を調べた。実験参加者は実験に先立って、10 人の親しい友人に関する特徴の評価を行い、その結果が fMRI 実験の際の刺激として使われた。社会的 WM 課題においては、実験参加者は友人の名前 (2-4 人) を呈示され、遅延期間の後、ある友人の特徴を表す単語が提示された。それに続く遅延期間の間、実験参加者はその単語が表す特徴がそれぞれの友人にどの程度当てはまるかを考え、その程度に応じて友人たちをランク付けるように教示された。例えば、単語が“面白い”の場合は、2 人から 4 人の友人たちを“面白い”順にランク付けることになる。最後に正誤判断を求めるプロンプトが呈示される。例えば、(Claire, Kristin, Rebecca) という 3 人の友人たちを記憶している場合に、プロンプトが“2 番目に面白いのは? - Rebecca”であれば、実験参加者は自分のランキングにおいて 2 番目に面白いのが Rebecca であれば“正”、そうでなければ“誤”と反応することを求められた。結果は、社会的 WM の負荷の上昇は内側前頭-頭頂領域 (MPFC, PCC, TPJ) の活動を上昇させ、さらに外側前頭-頭頂領域 (DLPFC, SMA) の活動も上昇させた。したがって、内側と外側の前頭-頭頂領域は必ずしも負の相関を示すとは限らず、課題によっては協調することが示された。

また、Chadick & Gazzaley (2011) の実験において、彼らは風景と顔の WM 課題を用いて PPA と FFA の情報入力段階における活動を調べた。結果は視覚情報処理に関係した領域のうち、課題

に関連した刺激を処理する領域は WMN と機能的結合性を示し、課題とは無関係の刺激を処理する領域は DMN との相関を示した。したがって、彼らはこれらの知覚領域は課題の需要に応じて WMN や DMN などのネットワークとダイナミックに競合しまた協調すると主張した。

3.3 ネットワークの競合と協調のダイナミックな変化

今まで見てきたように、ある脳領域またはネットワークの活動が課題に関連した注意の配分によって影響されるという現象は主に課題条件間の比較に基づいて研究されてきた。しかし、われわれの現実の生活においては多くの活動は流動的であり、時間的に変化している。したがって、脳領域の活動状態もダイナミックに変化していると考えられる。つまりある領域 A は課題 C を遂行中は活動が上昇するのだが、次に別の課題 D に移った際に、課題 D においては領域 A が必要とされず他の課題関連領域の活動が上昇する場合は、領域 A の活動は低下することが考えられる。

例えば、Anticevic et al. (2010) の実験においては、記憶のセット (無意味図形) が呈示された (記銘段階) 後、遅延期間において妨害刺激が呈示された。妨害刺激に関しては感情的なもの (例えば、銃口がこちらを向いている写真)、課題関連 (無意味図形)、ニュートラル (記憶刺激とは無関係でニュートラルな写真)、そして妨害刺激なしの条件が設定された。記銘と妨害刺激の二つの処理段階における TPJ と DMN の活動のパターンの違いが調べられた。記銘段階においては TPJ と DMN はともに活動の低下を示した。DMN 領域は TPJ と正の相関を示し、また前頭-頭頂ネットワークの領域は TPJ と負の相関を示した。しかし、妨害刺激が呈示されている段階では TPJ と DMN の相関は低下したが、TPJ と DAN 領域との相関は上昇した。したがって、彼らは TPJ は記銘段階においては DMN と協調するが、妨害刺激処理の段階では DAN と協調すると考えられるとしている。

我々は脳領域の活動状態のダイナミックな変化について、前部内側前頭前野 (BA10) を対象として WM 課題を用いて検討した (Koshino et al., 2011)。先述のように前部内側前頭前野は課題準

備などに関係することが知られているが、DMNの中心的領域のひとつでもある。そしてDMNはWMNとは反相関を示すことが報告されている。したがって、もし課題準備期間に続いてWM課題を行った場合は、内側前頭前野は課題準備期間中には活動の上昇を示すが、WM課題遂行中は活動の低下を示すことが考えられる。我々は顔のWM課題を使用し、準備期間と実行期間を設けた。結果は課題の準備段階において、前部内側前頭前野と下部外線状皮質が活動を示した。これは先述のように前部内側前頭前野が課題準備に関係しているという先行研究の結果と一致する。また下部外線状皮質の活動は、顔のWM課題の準備をする際に課題セットを形成する場合、顔の情報を処理する領域は当然そのセットに含まれることによると考えられる。

また課題の実行段階においては、前部内側前頭前野は活動の低下を示したが、通常顔のWMに関係しているとされる領域、すなわち外側前頭前野、両側頭頂間溝、両側下部側頭葉、および両側下部外線状皮質は活動の上昇を示した。この前部内側前頭前野の活動の低下は課題関連領域の活動が上昇するにつれて処理資源がそれらの領域に配分されたことによると考えられる。したがって、この実験の結果は前部内側前頭前野の活動の上昇と下降もその時々処理資源の配分によってダイナミックに決定され、課題の要求によってはこれは単一試行内の異なった情報処理の段階においても見られることを示していると思われる。

我々の実験においてはDMNの中で、前部内側前頭前野のほかは外側側頭葉が課題実行中に活動の低下を示したが、その他の領域は活動の低下を示さなかった。この結果は、DMNに属する領域が常に共同して活動するとは限らないということを示している。それでは、DMNに属する領域はどのようなときに共同して活動し、どのようなときに共同しなくなるのであろうか？そこにおいてはいくつかの要因が関与していると考えられるが、そのひとつは個々の脳領域が関係している機能、もう一つはその時々課題に伴う処理資源の要求であるかと思われる。

この点について、我々は最近の研究(Koshino et al., under review)で更なる検討を加えた。この実験においては再び課題準備期間と実行期間

が設けられた。また課題としては、前回は顔のWM課題であったが、同様の結果が異なった種類の情報処理でも見られるかどうかを検討するために言語的WM課題が用いられた。この実験においては課題準備期間中にDMNに属するほかの領域(特に後部帯状回/楔前部)においても活動が見られ、また実行期間中は活動の低下が見られた。したがって、これらは前述のDMNに属する領域は共同して活動する傾向があるという可能性をさらに支持する結果となっている。課題準備に関しては前部内側前頭前野の関与が大きく、また準備期間には課題セットを形成する以外には処理する刺激も提示されていないし何かに対して反応しなければならないということもない。すなわち前部内側前頭前野以外の領域には特に課題の側から要求されていることはなく、比較的自由度の高い状態にあるといえる。したがって、前部内側前頭前野の活動が上昇した際に、もともと連結の強いDMNに属する他の領域、特に後部帯状回/楔前部も連動した可能性が考えられる。しかし個々の領域はそれぞれ固有の機能を持ち、また強さは違っても他の脳領域とも結びついており、したがって処理資源に対する課題の要求などの要因によっては別のネットワークの中の一部として活動する場合もあるということである。これはおそらく他の安静時ネットワークについてもいえるかもしれない。換言すれば、相互の連結の強い領域はネットワークとして安静状態であっても協調的に活動しているが、ある認知課題実行中のそれらの領域の活動は、当該の課題における個々の領域の役割やそのときの処理資源の需要と供給の関係によって影響されるという可能性がある。

4. ま と め

我々の脳はネットワークの集合として成立していると思われるが、それらのネットワークは固定的なものではなく、非常にダイナミックに変動する可能性がある。たとえば、安静時には先述のようなネットワークが安静時ネットワークとして得られる。これはおそらく安静時に相互の連結が深く、また同期して活動している領域がネットワークとしてまとめられるということである。しかし何らかの課題を遂行している間はそれらの

ネットワークは常に同一のネットワークとして活動するのではなく、その時々刺激や反応の性質、また処理資源の需要と供給などに基づいてダイナミックに変動すると思われる。個々の脳の領域はそれぞれが強弱の差はあれ、他の脳の領域と連結している。さらに多くの領域、特に連合野のような領域は、情報処理において固定した単独の機能を持つのではなく、その機能は当該の課題や情報処理の段階において他のどの脳領域と共同または競合しているかなどの要因によって決定されると思われる。換言すれば、個々の脳の領域はそれぞれが単一のネットワークに属するのではなく複数のネットワークに属しているのであり、どのネットワークの一員として活動するかは前述のような様々な要因によって決定されると思われる。これらの脳のネットワークのダイナミックな変動の性質を探ることは今後の研究における重要な問題のひとつであると思われる。

DMN とその他のネットワークの競合と協調という問題は非常に大きく、本稿では触れられなかった問題も多々存在する。そのうちの最大のものには DMN と神経学的、または心理学的障害を含む個人差との関係である (e. g., Anticevic et al., 2012; Buckner et al., 2008 for review)。例えば、統合失調症や鬱病、アルツハイマー病、自閉症などの場合は DMN の活動に異常をきたすことが報告されている。統合失調症に関してはいくつかの研究は DMN と外界への注意を制御している脳領域の間の動的な競合の障害であるとしている (e. g., Fox et al., 2005; Fransson, 2005, Williamson, 2007)。またアルツハイマー病に関しては DMN (PCC, IPL, LTC) の代謝機能の低下に関係しているという仮説が提案されている (e. g., Buckner et al., 2008; Broyd et al., 2009)。さらに自閉症に関しては、自閉症者は受動的課題の時に DMN の活性化をあまり示さなかった。また、社会性得点の低かった自閉症者は TID をあまり示さなかった (e. g., Kennedy, Redcay, & Courchesne, 2006)。抑鬱に関しては、例えば Sheline et al. (2009) は抑鬱の患者は負の感情をもたらすような絵の刺激に対して、統制群と比較して主な DMN 領域における活動の低下を示さなかったと報告している。Menon (2011) はこれらの神経学的障害に対して WMN, DMN, SN の関係が統一的な説明を提

供できるとしている。基本的には先述のように SN は内的または外的刺激の顕著性を検出することでネットワーク間の切り替えに関与するとされるが、例えば認知課題を行う実験で考えてみると、安静期間中にマインドワンダリングなどの活動が起きている際には DMN が活動しているが、課題が始まるとともに外的刺激の呈示を受けて、SN が信号を送ることにより WMN が活動を開始し、また DMN が活動を低下させる。さらに個人差に関しては、安静時の脳活動が知能や創造性と関係しているという研究もある (e. g., Takeuchi et al., 2011) が、これらの DMN と神経学的、または心理学的障害を含む個人差との関係の問題についても今後の研究を待たねばならない。

謝 辞

本論文の草稿に対して有益な示唆をいただきました矢追健氏に感謝いたします。

文 献

- Abu-Akel, A. (2003). A neurobiological mapping of theory of mind. *Brain Research Reviews*, 43, 29-40.
- Amodio, D. M., & Frith, C. D. (2006). Meeting of minds: the medial frontal cortex and social cognition. *Nature Reviews Neuroscience*, 7, 268-277.
- Andrews-Hanna, J. R. (2012). The brain's default network and its adaptive role in internal mentation. *Neuroscientist*, 18, 251-270.
- Anticevic, A., Cole, M. W., Murray, J. D., Corlett, P. R., Wang, X.-J., & Krystal, J. H. (2012). The role of default network deactivation in cognition and disease. *Trends in Cognitive Sciences*, 16, 584-592.
- Anticevic, A., Repovs, G., Shulman, G. L., & Barch, D. M. (2010). When less is more: TPJ and default network deactivation during encoding predicts working memory performance. *Neuroimage*, 49, 2638-2648.
- Aziz-Zadeh, L., Koski, L., Zaidel, E., Mazziotta, J., & Iacoboni, M. (2006). Lateralization of the Human Mirror Neuron System. *Journal of Neuroscience*, 26, 2964-2970.
- Baddeley, A. D. (2000). The episodic buffer: A new component of working memory? *Trends in Cognitive Science*, 4, 417-423.
- Binder, J. R., Desai, R. H., Graves, W. W., & Conant, L. L. (2009). Where is the semantic system? A critical review and meta-analysis of 120 functional neuroimaging studies. *Cerebral Cortex*, 19, 2767-2796.

- Binder, J. R., Frost, J. A., Hammeke, T. A., Bellgowan, P. S. F., Rao, S. M., & Cox, R. W. (1999). Conceptual processing during the conscious resting state: a functional MRI study. *Journal of Cognitive Neuroscience, 11*, 80–95.
- Bressler, S. L., & Menon, V. (2010). Large-scale brain networks in cognition: emerging methods and principles. *Trends in Cognitive Sciences, 14*, 277–290.
- Broyd, S. J., Demanuele, C., Debener, S., Helps, S. K., James, C. J., & Sonuga-Barke, E. J. (2009). Default-mode brain dysfunction in mental disorders: a systematic review. *Neuroscience Biobehavioral Review, 33*, 279–96.
- Buckner, R. L., Andrews-Hanna, J. R., & Schacter, D. L. (2008). The brain's default network: anatomy, function, and relevance to disease. *Annals of the New York Academy of Sciences, 1124*, 1–38.
- Burgess, P. W., Quayle, A., & Frith, C. D. (2001). Brain regions involved in prospective memory as determined by positron emission tomography. *Neuropsychologia, 39*, 545–555.
- Cavanna, A. E., & Trimble, M. R. (2006). The precuneus: a review of its functional anatomy and behavioural correlates. *Brain, 129*, 564–583.
- Chadick, J. Z. & A. Gazzaley (2011). Differential coupling of visual cortex with default or frontal-parietal network based on goals. *Nature Neuroscience, 14*, 830–832.
- Christoff, K. (2012). Undirected thought: Neural determinants and correlates. *Brain Research, 1428*, 51–59.
- Christoff, K., Gordon, A. M., Smallwood, J., Smith, R., & Schooler, J. W. (2009). Experience sampling during fMRI reveals default network and executive system contributions to mind wandering. *Proceedings of the National Academy Science USA, 106*, 8719–8724.
- Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2002). Control of goal-directed and stimulus driven attention in the brain. *Nature Review Neuroscience, 3*, 201–215.
- Corbetta, M., Patel, G., & Shulman, G. L. (2008). The reorienting system of the human brain: From environment to theory of mind. *Neuron, 58*, 306–324.
- D'Argembeau, A., Collette, F., Van der Linden, M., Laureys, S., Del Fiore, G., Degueldre, C., Luxen, A., Salom, E. (2005). Self-referential reflective activity and its relationship with rest: a PET study. *Neuroimage, 25*, 616–624.
- Damoiseaux, J. S., Rombouts, S. A. R. B., Barkhof, F., Scheltens, P., Stam, C. J., Smith, S. M., & Beckmann, C. F. (2006). Consistent resting-state networks across healthy subjects. *Proceedings of the National Academy Science USA, 103*, 13848–13853.
- Daselaar, S. M., Prince, S. E., & Cabeza, R. (2004). When less means more: deactivations during encoding that predict subsequent memory. *Neuroimage, 23*, 921–927.
- Deco, G., & Corbetta, M. (2011). The dynamical balance of the brain at rest. *Neuroscientist, 17*, 107–23.
- De Luca, M., Beckmann, C. F., De Stefano, N., Matthews, P. M., & Smith, S. M. (2006). fMRI resting state networks define distinct modes of long-distance interactions in the human brain. *NeuroImage, 29*, 1359–1367.
- Dosenbach, N. U., Visscher, K. M., Palmer, E. D., Miezin, F. M., Wenger, K. K., Kang, H. C., Burfund, E. D., Grimes, A. L., Schlaggar, B. L., & Petersen, S. E. (2006). A core system for the implementation of task sets. *Neuron, 50*, 799–812.
- Doucet, G., Naveau, M., Petit, L., Delcroix, N., Zago, L., Crivello, F., Jobard, G., Tzourio-Mazoyer, N., Mazoyer, B., Mellet, E., & Joliot, M. (2011). Brain activity at rest: a multi-scale hierarchical functional organization. *Journal of Neurophysiology, 105*, 2753–2763.
- Downar, J., Crawley, A. P., Mikulis, D. J., & Davis, K. D. (2001). The Effect of Task Relevance on the Cortical Response to Changes in Visual and Auditory Stimuli: An Event-Related fMRI Study. *NeuroImage, 14*, 1256–1267.
- Drevets, W. C., Burton, H., Videen, T. O., Snyder, A. Z., Simpson, J. R., & Raichle, M. (1995). Blood flow changes in human somatosensory cortex during anticipated stimulation. *Nature, 373*, 249–252.
- Duncan, J. (2010). The multiple-demand (MD) system of the primate brain: mental programs for intelligent behavior. *Trends in Cognitive Science, 14*, 172–179.
- Ellamil, M., Dobson, C., Beeman, M., and Christoff, K. (2012). Evaluative and generative modes of thought during the creative process. *Neuroimage, 59*, 1783–1794.
- Fox, M. D., Snyder, A. Z., Vincent, J. L., Corbetta, M., Van Essen, D. C., & Raichle, M. E. (2005). The human brain is intrinsically organized into dynamic, anti-correlated functional networks. *Proceedings of the National Academy Science, USA, 102*, 9673–9678.
- Fransson, P. (2005). Spontaneous low-frequency BOLD signal fluctuations: an fMRI investigation of the resting-state default mode of brain function hypothesis. *Human Brain Mapping, 26*, 15–29.
- Friston, K. J. (1994). Functional and effective connec-

- tivity in neuroimaging : a synthesis. *Human Brain Mapping*, 2, 56-78.
- Friston, K. J., Frith, C. D., Liddle, P. F., & Frackowiak, R. S. J. (1993). Functional connectivity : The principal-component analysis of large PET data sets. *Journal of Cerebral Blood Flow Metabolism*, 13, 5-14.
- 福山秀直 (2012) デフォルトモードネットワークとは 荻阪直行 (編) 社会脳科学の展望 新曜社.
- Fuster, J. M. (2000). The module : crisis of a paradigm (Review of *The New Cognitive Neurosciences*, 2nd ed., edited by M. S. Gazzaniga). *Neuron*, 26, 51-53.
- Gallagher, H. L., & Frith C. D. (2003). Functional imaging of 'theory of mind'. *Trends in Cognitive Science*, 7, 77-83.
- Gazzaley, A., Cooney, J. W., McEvoy, K., Knight, R. T., & D'Esposito, M. (2005). Top-down enhancement and suppression of the magnitude and speed of neural activity. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17, 507-517.
- Gazzaniga, M. S. (2000). *The New Cognitive Neurosciences*. MIT Press, Cambridge, MA.
- Gazzaniga, M. S., Ivry, R. B., & Mangun, G. R. (2009). *Cognitive Neuroscience : The Biology of the Mind (3rd ed.)*. New York : W. W. Norton.
- Gerlach, K. D., Spreng, R. N., Gilmore, A. W., & Schacter, D. L. (2011). Solving future problems : default network and executive activity associated with goal-directed mental simulations. *Neuroimage*, 55, 1816-1824.
- Gilbert, S. J., Dumontheil, I., Simons, J. S., Frith, C. D., & Burgess, P. W. (2007). Comment on "Wandering Minds: The Default Network and Stimulus-Independent Thought". *Science*, 317, 43b.
- Gilbert, S. J., Spengler, S., Simons, J. S., Steele, J. D., Lawrie, S. M., Frith, C. D., & Burgess, P. W. (2006). Functional specialization within rostral prefrontal cortex (area 10) : a meta-analysis. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 18, 932-948.
- Greicius, M. D., Krasnow, B., Reiss, A. L., & Menon, V. (2003). Functional connectivity in the resting brain : A network analysis of the default mode hypothesis. *Proceedings of the National Academy Science, USA*, 100, 253-258.
- Greicius, M. D., & Menon, V. (2004). Default-mode activity during a passive sensory task : Uncoupled from deactivation but impacting activation. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 16, 1484-1492.
- Grill-Spector, K., Sayres, R., & Ress, D. (2006). High-resolution imaging reveals highly selective nonface clusters in the fusiform face area. *Nature Neuroscience*, 9, 1177-1185.
- Gusnard, D. A., & Raichle, M. E. (2001). Searching for a baseline : Functional imaging and the resting human brain. *Nature Review Neuroscience*, 2, 685-694.
- Hampson, M., Driesen, N. R., Skudlarski, P., Gore, J. C., & Constable, R. T. (2006). Brain connectivity related to working memory performance. *Journal of Neuroscience*, 26, 13338-13343.
- Haynes, J. -D., Sakai, K., Rees, G., Gilbert, S., Frith, C., & Passingham, R. E. (2007). Reading hidden intentions in the human brain. *Current Biology*, 17, 323-328.
- Hebb, D. O. (1949). *The organization of behavior*. New York : Wiley & Sons (鹿取 廣人他(訳) 行動の機構 — 脳メカニズムから心理学へ (上・下) 岩波書店 (岩波文庫, 2011)).
- Hopfinger, J. B., Buonocore, M. H., & Mangun, G. R. (2000). The neural mechanisms of top-down attentional control. *Nature Neuroscience*, 3, 284-291.
- Horwitz, B. (2003). The elusive concept of brain connectivity. *NeuroImage*, 19, 466-470.
- Horwitz, B., Rumsey, J. M., & Donohue, B. C., (1998). Functional connectivity of the angular gyrus in normal reading and dyslexia. *Proceedings of the National Academy Science, USA*, 95, 8939-8944.
- Iacoboni, M., Lieberman, M. D., Knowlton, B. J., Molnar-Szakacs, I., Moritz, M., Throop, C. J., & Fiske, A. P. (2004). Watching social interactions produces dorsomedial prefrontal and medial parietal BOLD fMRI signal increases compared to a resting baseline. *Neuroimage*, 21, 1167-1173.
- Ino, T., Nakai, R., Azuma, T., Kimura, T., & Fukuyama H. (2011). Brain activation during autobiographical memory retrieval with special reference to default mode network. *Open Neuroimaging Journal*, 5, 14-23.
- Ishai, A. (2008). Let's face it : It's a cortical network. *NeuroImage*, 40, 415-419.
- Kanwisher, N., McDermott, J., & Chun, M. (1997). The Fusiform Face Area : A Module in Human Extrastriate Cortex Specialized for the Perception of Faces. *Journal of Neuroscience*, 17, 4302-4311
- Kastner, S., De Weerd, P., Desimone, R., & Ungerleider, L. G. (1998). Mechanisms of directed attention in the human extrastriate cortex as revealed by functional MRI. *Science*, 282, 108-111.
- Kastner, S., Pinsk, M. A., De Weerd, P., Desimone, R., & Ungerleider, L. G. (1999). Increased activity in human visual cortex during directed attention in the absence of visual stimulation. *Neuron*, 22, 751-761.

- Kastner, S., & Ungerleider, L. G. (2000). Mechanisms of visual attention in the human cortex. *Annual Review of Neuroscience*, *23*, 315-341.
- Kastrup, A., Baudewig, J., Schnaudigel, S., Huonker, R., Becker, L., Sohns, J. M., Dechent, P., Klingner, C., & Witte, O. W. (2008). Behavioral correlates of negative BOLD signal changes in the primary somatosensory cortex. *Neuroimage*, *41*, 1364-1371.
- 川口 淳 (2012) 脳 MRI データの統計解析 計量生物学, *33*, 145-174.
- Kelly, A. M. C., Uddin, L. Q., Biswal, B. B., Castellanos, F. X., & Milham, M. P. (2008). Competition between functional brain networks mediates behavioral variability. *NeuroImage*, *39*, 527-537.
- Kennedy, D. P., Redcay, E., & Courchesne, E. (2006). Failing to deactivate: Resting functional abnormalities in autism. *Proceedings of the National Academy Science, USA*, *103*, 8275-8280.
- Kincade, J. M., Abrams, R. A., Astafiev, S. V., Shulman, G. L., & Corbetta, M. (2005). An Event-Related Functional Magnetic Resonance Imaging Study of Voluntary and Stimulus-Driven Orienting of Attention. *Journal of Neuroscience*, *25*, 4593-4604.
- Koshino, H., Minamoto, T., Ikeda, T., Osaka, M., Otsuka, Y., & Osaka, N. (2011). Anterior medial prefrontal cortex exhibits activation during task preparation but deactivation during task execution. *PLoS ONE*, *6*(8), e22909.
- Koshino, H., Minamoto, T., Yaoi, K., Osaka, M., & Osaka, N. (Under review). Coactivation of the Default Mode Network and Working Memory Network regions during task preparation: An event-related fMRI study.
- Laurienti, P. J., Burdette, J. H., Wallace, M. T., Yen, Y.-F., Field, A. S., & Stein, B. E. (2002). Deactivation of sensory-specific cortex by cross-modal stimuli. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *14*, 420-429.
- Lepage, M., Ghaffar, O., Nyberg, L., & Tulving, E. (2000). Prefrontal cortex and episodic memory retrieval mode. *Proceedings of the National Academy Sciences, USA*, *97*, 506-511.
- Li, C.-S. R., Yan, P., Bergquist, K. L., & Sinha, R. (2007). Greater activation of the "default" brain regions predicts stop signal errors. *NeuroImage*, *38*, 640-8.
- Lou, H. C., Luber, B., Crupain, M., Keenan, J. P., Nowak, M., Kjaer, T. W., Sackeim, H. A., & Lisanby, S. H. (2004). Parietal cortex and representation of the mental Self. *Proceedings of National Academy of Science, USA*, *101*, 6827-6832.
- Lundstrom BN, Ingvar M, Petersson KM (2005). The role of precuneus and left inferior frontal cortex during source memory episodic retrieval. *Neuroimage*, *27*, 824-834.
- MacLeod, A. K., Buckner, R. L., Miezin, F. M., Petersen, S. E., & Raichle, M. E. (1998). Right anterior prefrontal cortex activation during semantic and working memory. *Neuroimage*, *7*, 41-48.
- Macrae, C. N., Moran, J. M., Heatherton, T. F., Banfield, J. F., Kelley, W. M. (2004). Medial prefrontal activity predicts memory for self. *Cerebral Cortex*, *14*, 647-654.
- Marois, R., Chun, M. M., & Gore, J. C. (2000). Neural Correlates of the Attentional Blink. *Neuron*, *28*, 299-308.
- Mason, M. F., Norton, M. I., Van Horn, J. D., Wegner, D. M., Grafton, S. T., & Macrae, C. N. (2007). Wandering minds: the default network and stimulus-independent thought. *Science*, *315*, 393-395.
- Mayer, J. S., Roebroeck, A., Maurer, K., & Linden, D. E. J. (2010). Specialization in the default mode: Task-induced brain deactivations dissociate between visual working memory and attention. *Human Brain Mapping*, *31*, 126-139.
- Mazoyer, B., Zago, L., Mellet, E., Bricogne, S., Etard, O., Houde, O., Crivello, F., Joliot, M., Petit, L., & Tzourio-Mazoyer, N. (2001). Cortical networks for working memory and executive functions sustain the conscious resting state in man. *Brain Research Bulletin*, *54*, 287-298.
- McIntosh, A. R., & Gonzalez-Lima, F. (1994). Structural equation modeling and its application to network analysis in functional brain imaging. *Human Brain Mapping*, *2*, 2-22.
- McKiernan, K. A., Kaufman, J. N., Kucera-Thompson, J., & Binder, J. R. (2003). A parametric manipulation of factors affecting task-induced deactivation in functional Neuroimaging. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *15*, 394-408.
- Menon, V. (2011). Large-scale brain networks and psychopathology: a unifying triple network model. *Trends in Cognitive Sciences*, *15*, 483-506.
- Mesulam, M.-M., (1990). Large-scale neurocognitive networks and distributed processing for attention, language and memory. *Annals of Neurology*, *28*, 597-613.
- Mesulam, M.-M. (1998). From sensation to cognition. *Brain*, *121*, 1013-1052.
- Meunier, D., Lambiotte, R., Fornito, A., Ershe, K. D., & Bullmore, E. T. (2009). Hierarchical modularity in human brain functional networks. *Frontiers in Neuroinformatics*, *3*, 1-12.
- Meyer, M. L., Spunt, R. P., Berkman, E. T., Taylor, S. E., & Lieberman, M. D. (2012). Evidence for social working memory from a parametric functional MRI

- study. *Proceedings of the National Academy Sciences, USA*, 109, 1883-1888.
- Mitchell, J. P., Macrae, C. N., and Banaji, M. R. (2006). Dissociable medial prefrontal contributions to judgments of similar and dissimilar others. *Neuron*, 50, 655-663.
- Niendam, T. A., Laird, A. R., Ray, K. L., Dean, Y. M., Glahn, D. C., & Carter, C. S. (2012). Meta-analytic evidence for a superordinate cognitive control network subserving diverse executive functions. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, 12, 241-268.
- Nyberg, L., McIntosh, A. R., Cabeza, R., Habib, R., Houles, S., & Tulving, E. (1996). General and specific brain regions involved in encoding and retrieval of events: what, where, and when. *Proceedings of the National Academy Sciences, USA*, 93, 11280-11285.
- O'Craven, K. M., Downing, P. E., & Kanwisher, N. (1999). fMRI evidence for objects as the units of attentional selection. *Nature*, 401, 584-587.
- Okuda, J., Fujii, T., Yamadori, A., Kawashima, R., Tsukiura, T., Fukatsu, R., Suzuki, K., Ito, M., & Fukuda, H. (1998). Participation of the prefrontal cortices in prospective memory: evidence from a PET study in humans. *Neuroscience Letters*, 253, 127-130.
- Persson, J., Lustig, C., Nelson, J. K., & Reuter-Lorenz, P. A. (2007). Age Differences in Deactivation: A Link to Cognitive Control? *Journal of Cognitive Neuroscience* 19, 1021-1032.
- Pessoa, L., Kastner, S., & Ungerleider, L. G. (2003). Neuroimaging studies of attention: From modulation of sensory processing to top-down control. *Journal of Neuroscience*, 23, 3990-3998.
- Puce, A. & Perrett, D. (2003). Electrophysiology and brain imaging of biological motion. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London, B*, 358, 435-445.
- Pyka, M., Beckmann, C. F., Schöning, S., Hauke, S., Heider, D., Kugel, H., Arolt, V., & Konrad, C. (2009). Impact of working memory load on fMRI resting state pattern in subsequent resting phases. *PLoS One*, 4(9) : e7198.
- Raichle, M. E., MacLeod, A. M., Snyder, A. Z., Powers, W. J., Gusnard, D. A., & Shulman, G. L. (2001). A default mode of brain function. *Proceedings of the National Academy Sciences, USA*, 98, 676-682.
- Ranganath, C., Johnson, M. K., & D'Esposito, M. (2003). Prefrontal activity associated with working memory and episodic long-term memory. *Neuropsychologia*, 41, 378-389.
- Rilling, J. K., Sanfey, A. G., Aronson, J. A., Nystrom, L. E., & Cohen, J. D. (2004). The neural correlates of theory of mind within interpersonal interactions. *Neuroimage*, 22, 1694-1703.
- Rizzolatti, G., & Craighero, L. (2004). The mirror-neuron system. *Annual Review of Neuroscience*, 27, 169-92.
- Rowe, J. B., Sakai, K., Lund, T. E., Ramsay, T., Christensen, M. S., Baare, W. F. C., Paulson, O. B., & Passingham, R. E. (2007). Is the prefrontal cortex necessary for establishing cognitive sets? *Journal of Neuroscience*, 27, 13303-13310.
- Sakai, K., & Passingham, R. E. (2003). Prefrontal interactions reflect future task operations. *Nature Neuroscience*, 6, 75-81.
- Schacter, D. L., Addis, D. R., & Buckner, R. L. (2007). Remembering the past to imagine the future: the prospective brain. *Nature Review Neuroscience*, 8, 657-661.
- Seeley, W. W., Menon, V., Schatzberg, A. F., Keller, J., Glover, G. H., Kenna, H., Reiss, A. L., & Greicius, M. D. (2007). Dissociable intrinsic connectivity networks for salience processing and executive control. *Journal of Neuroscience*, 27, 2349-2356.
- Serences, J. T., Shomstein, S., Leber, A. B., Golay, X., Egeth, H. E., & Yantis, S. (2005). Coordination of Voluntary and Stimulus-Driven Attentional Control in Human Cortex. *Psychological Science*, 16, 114-122.
- Sestieri, C., Corbetta, M., Romani, G. L., Shulman, G. L. (2011). Episodic memory retrieval, parietal cortex, and the default mode network: functional and topographic analyses. *Journal of Neuroscience*, 31, 4407-20.
- Sheline, Y. I., Barch, D. M., Price, J. L., Rundle, M. M., Vaishnavi, S. N., Snyder, A. Z., Mintun, M. A., Wang, S., Coalson, R. S., & Raichle, M. E. (2009). The default mode network and self-referential processes in depression. *Proceedings of the National Academy Sciences, USA*, 106, 1942-1947.
- Shmuel, A., Augath, M., Oeltermann, A., & Logothetis, N. K. (2006). Negative functional MRI response correlates with decreases in neuronal activity in monkey visual area V1. *Nature Neuroscience*, 9, 569-577.
- Shmuel, A., Yacoub, E., Pfeuffer, J., Van de Moortele, P.-F., Adriany, G., Hu, X., & Ugurbil, K. (2002). Sustained negative BOLD, blood flow and oxygen consumption response and its coupling to the positive response in the human brain. *Neuron*, 36, 1195-1210.
- Shulman, G. L., Fiez, J. A., Corbetta, M., Buckner, R. L., Miezin, F. M., Raichle, M. E., & Petersen, S. E.

- (1997). Common blood flow changes across visual tasks : II. Decreases in cerebral cortex. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 9, 648-663.
- Shulman, G. L., McAvoy, M. P., Cowan, M. C., Astafiev, S. V., Tansy, A. P., d'Avossa, G., & Corbetta, M. (2003). Quantitative analysis of attention and detection signals during visual search. *Journal of Neurophysiology*, 90, 3384-3397.
- Simons, J. S., Scholvinck, M., Gilbert, S. J., Frith, C. D., & Burgess, P. W. (2006). Differential components of prospective memory? Evidence from fMRI. *Neuropsychologia*, 44, 1388-1397.
- Smith, A. T., Williams, A. L., & Singh, K. D. (2004). Negative BOLD in the visual cortex: Evidence against blood stealing. *Human Brain Mapping*, 21, 213-220.
- Smith, E. E. & Jonides, J. (1999). Storage and executive processes in the frontal lobes. *Science*, 283, 1657-1661.
- Spreng, R. N. (2012). The fallacy of a "task-negative" network. *Frontiers in Psychology*, 3, 1-5.
- Spreng, R. N., & Grady, C. (2010). Patterns of brain activity supporting autobiographical memory, prospection and theory-of-mind and their relationship to the default mode network. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 22, 1112-1123.
- Spreng, R. N., Mar, R. A., & Kim, A. S. N. (2008). The common neural basis of autobiographical memory, prospection, navigation, Theory of Mind, and the Default Mode: A quantitative meta-analysis. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 21, 489-510.
- Spreng, R. N., Stevens, W. D., Chamberlain, J. P., Gilmore, A. W., & Schacter, D. L. (2010). Default network activity, coupled with the frontoparietal control network, supports goal-directed cognition. *NeuroImage*, 53, 303-317.
- Sridharan, D., Levitin, D. J., & Menon, V. (2008). A critical role for the right fronto-insular cortex in switching between central-executive and default-mode networks. *Proceedings of the National Academy Sciences, USA*, 105, 12569-12574.
- Stephan, K. E., Penny, W. D., Moran, R. J., den Ouden, H. E. M., Daunizeau, J., & Friston, K. J. (2010). Ten simple rules for dynamic causal modeling. *NeuroImage*, 49, 3099-3109.
- Summerfield, J. J., Hassabis, D., & Maguire, E. A. (2010). Differential engagement of brain regions within a 'core' network during scene construction. *Neuropsychologia*, 48, 1501-1509.
- Takeuchi, H., Taki, Y., Hashizume, H., Sassa, Y., Nagase, T., Nouchi, R., & Kawashima, R. (2011). Cerebral Blood Flow during rest associates with general intelligence and creativity. *PLoS ONE*, 6, e25532.
- 田邊宏樹・森戸勇介・酒井朋子・定藤規弘 (2008) ベンハムコマを用いた主観的色知覚の脳内表現の解析 生理学研究年報, 29, 51.
- Todd, J. J., Fougny, D., & Marois, R. (2005). Visual-short term memory load suppresses temporo-parietal junction activity and induces inattention blindness. *Psychological Science*, 16, 965-972.
- Tomasi, D., Ernst, T., Caparelli, E. C., & Chang, L. (2006). Common deactivation patterns during working memory and visual attention tasks: An intrasubject fMRI study at 4 Tesla. *Human Brain Mapping*, 27, 694-705.
- Tootell, R. B. H., Hadjikhani, N., Hall, E. K., Marrett, S., Vanduffel, W., Vaughan, J. T., & Dale, A. M. (1998). The retinotopy of visual spatial attention. *Neuron*, 21, 1409-1422.
- Toro, R., Fox, P. T., & Paus, T. (2008). Functional coactivation map of the human brain. *Cerebral Cortex*, 18, 2553-2559.
- van den Heuvel, M. P., & Hulshoff Pol, H. E. (2010). Exploring the brain network: a review on resting-state fMRI functional connectivity. *European Neuropsychopharmacology*, 20, 519-534.
- Vincent, J. L., Kahn, I., Snyder, A. Z., Raichle, M. E., & Buckner, R. L. (2008). Evidence for a frontoparietal control system revealed by intrinsic functional connectivity. *Journal of Neurophysiology*, 100, 3328-3342.
- Weissman, D. H., Roberts, K. C., Visscher, K. M., & Woldorff, M. G. (2006). The neural basis of momentary lapses in attention. *Nature Neuroscience*, 9, 971-978.
- Williamson, P. (2007). Are anticorrelated networks in the brain relevant to schizophrenia? *Schizophrenia Bulletin*, 33, 994-1003.

— 2013. 4. 15 受稿, 2013. 8. 21 受理 —