

内観における Papez 回路の役割について

The Role of the Papez Circuit for Introspection

山川 宏^{1,2}

Hiroshi Yamakawa^{1,2}

¹NPO 法人全脳アーキテクチャ・イニシアティブ

¹The Whole Brain Architecture Initiative, non-profit organization

²東京大学

²The University of Tokyo

Abstract: Intelligent agents can significantly improve their predictive and problem-solving performance by possessing metacognitive skills to monitor and control their own thinking, knowledge, cognition, and learning. One of the most important abilities is introspection, which involves recall about past episodes and imagination on counterfactual time developments. Because such abilities are not yet realized by current artificial intelligence, it is significant to refer to the brain mechanism. In recent years, there has been a growing body of knowledge on metacognition and introspection in the brain, but the full extent of its information processing is still unclear. In this paper, a working hypothesis of metacognition in the brain is proposed, based on the knowledge that representations that become conscious in the brain are independent of the working memory. The proposed model encodes a series of indices for object-level representations on the neocortex to representations on the hippocampus, and then monitors and controls the representations on the hippocampus from the meta-level through a part of the neocortex. Next, anatomical findings of Papez circuit were collected, that circuit sit between the hippocampus and the higher-order cortical area, and these findings were organized into an information flow diagram. The retrosplenial cortex (RSC) - entorhinal cortex pathway is predicted as a plausible candidate for the transmitting metacognitive control signals from the neocortex to the hippocampus from the analysis of the flow diagram.

1. はじめに

知的エージェントは世界の中で常に非常に異なる3種類の判断を行っている。例えば、「昼時に駐車場で出会った見知らぬ売人から差し出された新品の腕時計をみて買べきか否か」という場面の例を考える ([1]を改変)。

- 判断 A) いくつかの行動のうち、現在の状況ではどの行動が最善かを判断する
時計を買うのが、お買い得か否かを判断
- 判断 B) 推論 A) 自体の妥当性を評価する
買う／買わないに関わらず、コミットメントを正当化できる、十分な情報を得て、十分な思考をおこなったか
- 判断 C) 判断に至った推論過程を反省する
もし模倣品を買ったなら、何が間違っていたのか、なぜ間違ったのか自己批判的に内省

後者の2つのタイプの判断 B) 及び判断 C) に関わる推論が、メタ認知 (Metacognition) と呼ばれる。但し、仮の決定を後に覆すことや、ほぼ結論が出ているのに思い悩む場合などを考えれば、判断 B) と判断 C) は必ずしも明確に線引きできない。

メタ認知とは、図1に示すように、自己の認知的な活動を認識・評価した上で制御することである。メタ認知により、複雑な問題の解決にあたり、いつ

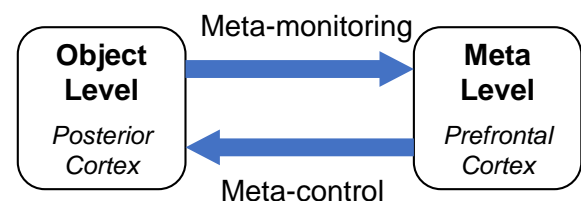


図1: メタ認知的モニタリングとメタ認知的制御

どのような知識に基づき行動すべきかを把握した上で実行できる。よって試験や仕事を含む広範な場面において、メタ認知的スキルの発揮により作業効率を格段にあげうる。例えば緊急性を要する医療現場では、どこまで直感的な判断に頼り、何を熟慮すべきであるかという問題は常に付きまとう[2]。

しばしば、メタ認知は、「認知を認知する」、「考えることを考える」、「知っていることを知っている」[3]などをとも言われる。ただしメタ認知においては、オブジェクトレベルで扱う対象と、メタに捉えられるレベルの、双方において、知覚、記憶、知識、思考、学習などが想定され、レベル間での様々な組合せが存在しうる。また多くの場合、自分自身の精神状態やその動きを内面的に観察するメタ認知的モニタリングと、その結果を行動にも反映させるメタ認知的コントロールを含む(図1参照)。

人工知能分野においては、2000年代初頭にメタレベルでの推論についての興味が高まった。例えば、B. G. Buchanan氏は、知能において、より創造的であるためには、AIプログラムが自らのフレームワークや基準を反省し、修正するメタレベルの能力である可能性を指摘した[4]。近年は、深層学習を中心とした機械学習の進展を背景に、学習方略の変更などを行うメタ学習の研究が活性化している[5]。メタ学習は単に「学習することを学習する」にとどまらず、学習機能に対する様々なメタ認知が含まれる。

また教育現場においてヒトの学習を促進するためにメタ認知について議論される。例えば、学習者自身による、学習課題にアプローチする方法の計画やモニタリングした認知活動に関する理解、課題遂行状況の評価、課題遂行に関する動機づけなどを制御するメタ認知的スキルである。教師が、そうした視点からのメタ認知を誘導することで、学習者の試験の成績などを上げうる。

その他にも、メタ認知は、トラウマなどを改善するための認知行動療法などにおいても用いられる。

我々が研究開発を促進している全脳アーキテクチャアプローチにおいては、脳全体のアーキテクチャを参考として汎用人工知能の構築を目指している。このためその、開発目標の一部としてヒトの様なメタ認知能力を計算機上で実現することが含まれる。しかしながら、神経科学の側面から、メタ認知を理解することにはいくつかの難しさがある。まず、確実にメタ認知を行いうる動物は高等哺乳類に限られ、実験を行いやすいげっ歯類による研究によって牽引できない難しさがある。少なくともマカクザル、

類人猿、イルカなどが、自己の記憶知識に対する不確実要素についてモニタリングを行い、「確信度」「確かさ」の認識を持ち合わせていることを示す知見がある[6,7,8]。さらに、自身の心的活動を認知するメタ認知は脳の深部で行われるため、その神経活動を測定して理解することに難しい。つまり、感覚器への入力に関連付けて解釈しうる認識や、効果器からの出力に関連付けて解釈しうる制御のように研究が行えない。しかしながら、2010年代の間に、メタ認知の神経科学に関わる研究論文は3倍程度に増加しており(Google Scholarにより調査)、その理解につながる手がかりは増加した。

ここで、メタ認知に関わる様々な周辺概念について述べる。メタ認知には、内部でモニタリングした情報を、意識的、無意識的に吟味することが含まれる。一方で、内観(Introspection)は、自分の意識的な思考や感情を調べることである[9]。よって、メタ認知の意識的な部分が概ね内観に対応するだろう。意識(Consciousness)という言葉には複数の語彙があるが、ここでは「自分の今ある状態や、周囲の状況などを認識できている状態のこと」[10]を指す。また、内省(Human self-reflection)は、人間が内観を行使する能力と基本的なる自然な感情、目的および本質について深く鑑みてみるというその意欲とされている¹。さらに、自己認識(Self-awareness)とは、内観能力のひとつであり、自分を環境や他の個人とは別の個人であると認識する能力である²。

脳のアーキテクチャを参考としてメタ認知に取り組みにあたり、今回はPapez回路(海馬体-脳弓-乳頭体-視床前核-帯状回-帯状束-海馬傍回-海馬体)に着目する。なぜならこの回路は、新皮質と海馬を介する位置にあり、かつ、この回路に含まれる後帯状回(posterior cingulate cortex)の内観との関与が指摘されているからである[11]。

次章では、脳の特性や構造を前提としたメタ認知のモデルを作業仮説として提案する。3章では、Papez回路についての知見を収集し主に解剖学的構造を情報フロー図としてまとめ、各脳器官についての知見の整理を進める。4章では、新皮質から海馬にむけてメタ認知的制御を行う経路の候補について議論する。

2. 脳のメタ認知モデルの作業仮説

脳のメタ認知における初期的なモデルは、図1に示すように、メタレベルに前頭前野を、オブジェクトレベルに頭頂葉を対応させていた[12,13]。

¹ <https://en.wikipedia.org/wiki/Self-reflection>, 2020年8月15日閲覧

² “Self-awareness - Definition of Self-awareness by Merriam-Webster”. 2020年8月15日閲覧。

しかし、近年の視覚刺激実験を通じて、認識システム上の作業記憶上の内容が内省される際には、意識される領域として別の表現が存在すると考えられるようになった[14]。2つの表現は、心理実験を通じた外部入力との相互作用の違いから機能的特性が質的に異なることが明らかになってきたからである。

そこで、今回新たに提案する作業仮説としてのメタ認知モデルを提案する。それは、新皮質上のオブジェクトレベルの表現に対して、そのインデックスの系列を海馬体上の表現にエンコードし、その表現を新皮質の一部を通じてメタレベルからのモニタリングと制御を行うという仕組みである（図2参照）。以前より、海馬上の表現は新皮質上の情報についてのインデックスであると考えられているため [15]、こうしたモデル化は自然であろう。

ここで、新皮質と海馬の間で行われる情報のエンコード/デコードについて検討する。動物の行動時においてこの情報交換は、嗅周野(perirhinal cortex: PER)と海馬傍皮質(parahippocampal cortex: PHC)から、entorhinal cortex(EC)を介して海馬に投射する経路を通じて行われる[16]。この経路では、大脳新皮質の第2/3層を通じて行われている予測符号化が敷衍されているだろう。つまり求心的に外界の観測情報を伝えるフィードフォワード信号と、遠心的に予測を伝達するフィードバック信号であると考えられる[17, 18]。

本モデルは、原理的には、新皮質の何れの領野も、オブジェクトレベルとメタレベルの両方として振る舞う。このため再帰的にメタ認知を行う。ただし、海馬上の表現は、新皮質上の表現へのインデックスであり、海馬上の表現に対する操作が、新皮質に影響を与えうる。よってコピーされた別の表現を用いた場合とは挙動がことなるだろう。また現実の脳においては、比較的高次の新皮質領野に対してのみ海馬は、その情報をエンコード/デコードしうる。しかしヒトが意識化できる外界の対象がある程度高次の表象であるため、そこには矛盾は生じないだろう。

提案モデルは、意識的なメタ認知である内観を説明することに適している。例えば最初に述べた「迂闊にも模倣品を買ってしまった」例のように、判断に至った推論過程を反省するような場合であれば、ヒトは過去のエピソードを回顧し、そのエピソードに修正を加える反実仮想を行う必要があるだろう（例えば、もし、売人の信頼性を何うちよっとした質問を試みたらどうだったのか?とか）。関連して、三重過程理論[19]においては、最上位の内省的な機能が、心的なシミュレーションの初期化や、外界の状況に変化を加えて連想を行う際の初期設定を行う

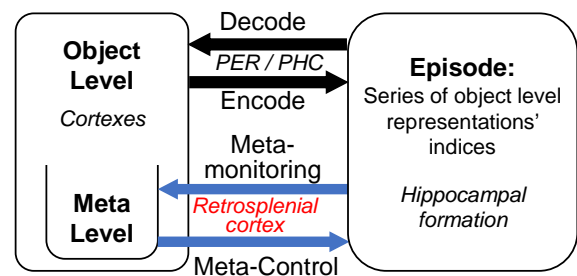


図2: 海馬上のエピソードに対してメタ認知モデル
PER: 嗅周野(perirhinal cortex); PHC: 海馬傍皮質(parahippocampal cortex)。4章の議論にて脳梁膨大後部皮質(Retrosplenial cortex: RSC)がメタレベルの情報交換は担う可能性が示唆される。メタレベルの上側が開いているのは、オブジェクトレベルとの境界が無いことを表す。

としている。こうした背景から、内観ではエピソードを扱う必要があり、それを行える海馬上の表現に対して、メタ認知的な制御を行うことは適切であると考えられる。

ところで、海馬上でエピソード再生する際に、それを修正するためには、新皮質との連携が必須であろう。なぜなら、海馬上の記憶は、一連のエピソードを素早く記録し、それを想起しうるが、精神的な部品の分解と合成を行うことは難しい。他方で、新皮質上の記憶は、長い系列の扱いには向いておらず、記憶には時間を要するが、汎化する精神的な部品を提供するので、それを操作することで柔軟にエピソードを変化させられる。

内観を実行する際には、エピソード生成を行う海馬と新皮質は、同時に二種類の情報を交換する必要があり、そのための独立した経路を持つべきだろう。一つは、生成するエピソードに妥当な柔軟性を与えるために PER/PHC 経路を通じたエンコード/デコードの情報交換が必要であろう。もう一つはエピソードの生成を海馬の外からメタ認知的なモニタリングと制御を行うための経路である。第4章においてそのための経路について議論する。

なお、関連して、最近の認知神経科学の研究成果をまとめると、ヒトが感覚的な手がかりから記憶検索を行う際には、海馬内では最初の0.5秒以内に手がかりに対してパターン補間がおこなわれ、1.5秒以内に、新皮質にその結果がフィードバックされるようである[20]。

さらに、新皮質と海馬のエピソード表現を連携させる先行研究としては、Global Workspace Dynamicsが知られている [21]。

3. Papez 回路の知見の整理

3.1 Papez 回路の情報フロー

古典的には、Papez 回路は、その空間的な配置から、海馬体→脳弓→乳頭体→視床前核→帯状回→帯状束→海馬傍回→海馬体というループを構成していると考えられてきた。しかしながら、現在は、夫々の器官が細分され、複雑な接続構造が明らかとなった。

乳頭体は、乳頭体外核(lateral nucleus of the mammillary bodies: LM)と、乳頭体内核(medial nucleus of the mammillary bodies: MM)に区別され。視床前核は、前背側核(anterodorsal nucleus: AD)、前内側核(anteromedial nucleus: AM)、前腹側核(anteroventral nucleus: AV)に区別されている。

ここでは、マカクザルの Papez 回路の解剖学的接続についての知見がレビューした[22]をおもな情報源として、脳内の物理空間的な配置ではなく、接続

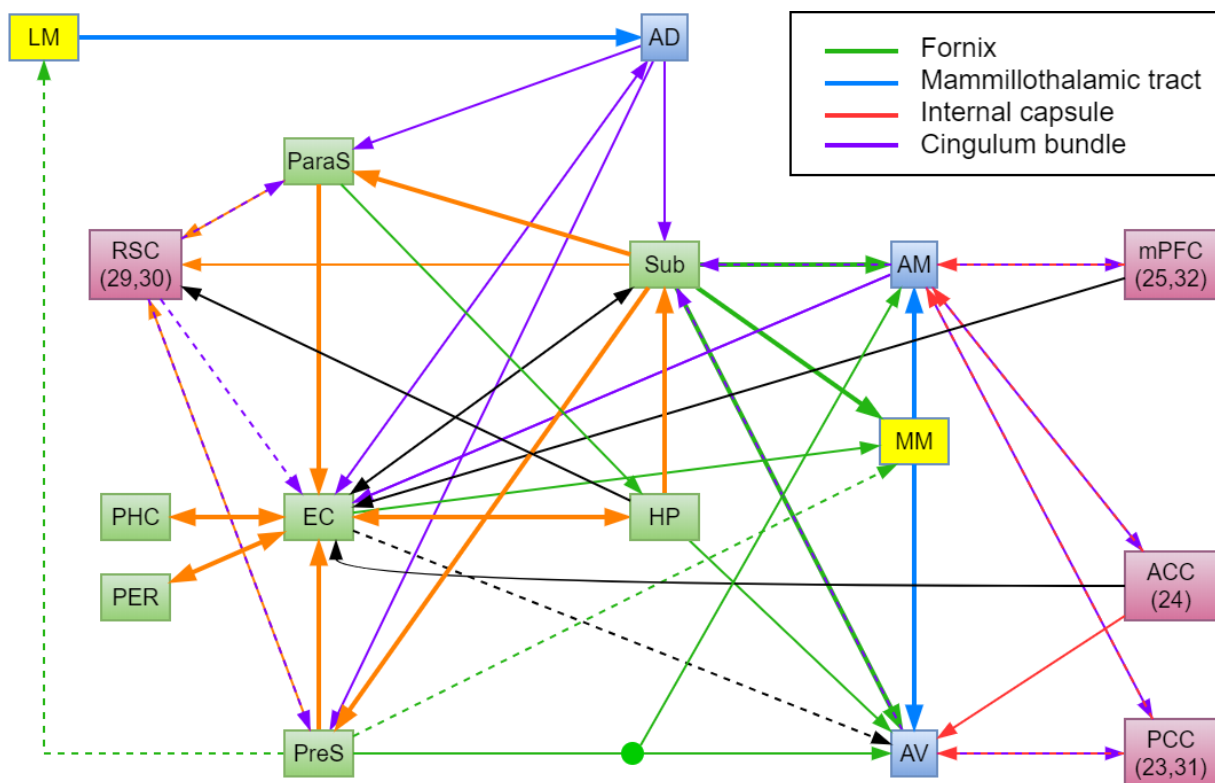


図 3: マカクザルの Papez 回路の情報フロー図

緑色のボックスは、海馬体(hippocampal formation)、黄色のボックスは乳頭体(mammillary bodies)、青色のボックスは視床前核(anterior thalamic nuclei)、赤色のボックスは新皮質(cortex)を示す。矢印は向きのある神経接続を示しており、緑矢印は脳弓(fornix)を、青矢印は乳頭体視床路(mammillothalamic tract)を、紫矢印は帯状束(cingulum bundle)を、黒矢印は不特定ルート(unspecified route)を、赤矢印は内包(internal capsule)を、橙矢印は海馬体内(intra hippocampal formation)を示している。なお太線は強い(dense)な接続を、細線は中程度(intermediate)な接続を、破線は弱い(light)な接続を示している。脳器官を示す、ボックスの略称は以下である。AD: 前背側核(anterodorsal nucleus); AM: 前内側核(anteromedial nucleus); AV: 前腹側核(anteroventral nucleus); HP: 海馬(hippocampus); LM: 乳頭体外核(lateral nucleus of the mammillary bodies); MM: 乳頭体内核(medial nucleus of the mammillary bodies); PreS: 前海馬支脚(presubiculum); Sub: 海馬支脚(subiculum); ParaS: 傍海馬支脚(parasubiculum); ACC: 前帯状皮質(anterior cingulate cortex(BA24)); PCC: 後帯状皮質(poserial cingulate cortex(BA23,31)); RSC: 脳梁膨大後部皮質(retrosplenial cortex(BA29,30)); mPFC: 内側前頭前皮質(medial prefrontal cortex(BA25,32)); dIPFC: 背外側前頭前皮質(dorsal lateral prefrontal cortex(BA9,46)); EC: 嗅内皮質(entorhinal cortex(BA28,34)); PER: 嗅周野(perirhinal cortex); PHC: 海馬傍皮質(parahippocampal cortex)。本図の作成では、主に[22]を用い、補足的に [23, 24, 25, 26, 27]を用いた。

構造の観点から新たに整理をおこなった情報フローを図3に示す。本図の作成にあたっては補足的に、[23, 24, 25, 26, 27]を参考とした。

以下では、今後の議論に必要な、主な脳器官について主に Papez 回路内の接続を中心に説明する。

3.2 乳頭体(mammillary bodies)[28]

視床下部の一部である乳頭体は、LM と MM からなり、前脳基底部(Basal forebrain)や脳幹(Brainstem)の一部と接続し、乳頭体視床路(mammillothalamic tract)を通じて視床前核に情報を提供している。乳頭体には介在ニューロンは存在しない。乳頭帯の機能は、一般的に、空間的およびエピソード記憶の統合と記憶の保存を支援するなどとされている[29, 30]。

LM: 乳頭体外核(lateral nucleus of the mammillary bodies)

LMは背側被蓋核(dorsal tegmental nucleus: Dtg)と相互結合しており、目標指向動作を処理するために機能しているようである。Dtg は、運動速度、旋回行動、および学習された目標指向行動に特異的に反応する[32]。LM から視床核への投射は AD のみである。また LM は小脳にも投射しており、この接続が、視覚空間的方位、運動学習、運動記憶における小脳の役割を助けるという仮説がある[33]。さらに LM に対して、PreS からも弱い投射もある。

MM: 乳頭体内核(medial nucleus of the mammillary bodies)

MM は、視床前核の AM と AV に対して投射をもつ。LM は、ドーパミンニューロンが豊富で報酬/快感の中核として機能している腹側被蓋核(ventral tegmental area: VTA)と相互結合している。また MM には、海馬体の Sub と mEC(medial entorhinal cortex)からも投射がある。海馬からの記憶情報は、環境中の特定の刺激または刺激のセットに関する報酬または忌避的属性に関する情報と結合し、環境刺激のサリエンスの処理を可能にする[31]。ここでは、環境中の特定の刺激または刺激のセットに関する報酬または忌避属性に関する情報を送信していると考えられる。さらに、この情報は AM と AV に送信され、そこから接続された新皮質上における感情知覚を支えると考えられている[34]。

2.3 視床前核(anterior thalamic nuclei)

一般に視床核のニューロンは、新皮質の広い範囲に投射しているカルビンジン免疫陽性の matrix 型リレー細胞と、新皮質の特定の範囲に投射しているパルパルブミン免疫陽性の core 型リレー細胞が混在している[35]。ここで基底核の GPi/SNr からの抑制性投射を受けるのは、matrix 型のリレー細胞である[18]。

視床前核(AD,AM,AV)は、GPi/SNr からの投射を受けているという知見は存在しない。このために、視床前核は core 型であり、LGN が網膜からの視覚信号を伝達するのと同様に、センサ入力の新皮質に伝達を介在しているのだろう。このうち AM と AV は、シータ波で変調された MM からの入力も媒介する。

視床前核の計算機能としては、一般に、空間学習と記憶、覚醒度、エピソード記憶への関与が示唆されている[36, 37]。

AD: 前背側核(anterodorsal nucleus)

AD はほとんどの新皮質には接続していない。主に LM から投射を受け、主に、EC, Sub, PreS, ParaS に投射している。つまり、げっ歯類の AD には頭部方向細胞(HD cell)の表現を含むことがよく知られている[38,39]。複合的な機能のうちで強調される機能は種によって異なるため、AD は空間的なナビゲーションと精神的なナビゲーションの両方を助けている可能性がある[27]。

AM: 前内側核(anteromedial nucleus)

AM は、ACC,RSC などを含む多くの高次領野と相互接続している。また MM と Sub から投射を受け、大脳辺縁皮質のほぼ全域と前頭前野、側頭葉、感覚野を含む多くの領野に投射している。AM の機能は、海馬と間脳ネットワークから前頭前野に統合された情報を伝達するフィードフォワードシステムの一部を形成することで、高度な認知機能や実行機能に関与していると想定されている[27]。

AV: 前腹側核(anteroventral nucleus)

AV は、Sub と相互接続し、MM とから投射を受け、海馬体全体に投射している。新皮質との接続については、ACC から投射をうけて、PCC,EC に投射している。主に海馬体との間にループを形成することで、シータ波にかかわるリズムカルなシータ活動を永続させることであると想定されている[27]。

2.4 帯状皮質

PCC: 後帯状皮質 (posterior cingulate cortex (BA23,31));

PCC は、多くの新皮質領野と結合しており、非常に代謝が高い。PCC は、デフォルトモードネットワークの重要な領野であり注意を必要とするタスクでは相対的に不活性化化する。自伝的な記憶を検索したり、将来の計画を立てたりするときや、脳の活動が「自由奔放」になるような制約のない「休息」のときに、活動の増加を示す。PCC の認知機能が何であるかについては、コンセンサスが得られていないが、内向的な性制御ネットワークの重要な部分として強く示唆されている[40, 41]。なお、ヒトやマカクザルには PCC が存在するが、げっ歯類には存在しない。

RSC: 脳梁膨大後部皮質 (retrosplenial cortex(BA29,30));

新皮質から RSC の神経接続は、parahippocampal 領野 (げっ歯類では posthinal cortex)、MEC および帯状皮質を含む。RSC は、海馬の CA1 野および Sub からの一方向入力を受ける。また、PreS、PostS、ParaS、高次の視覚野、前頭前野、(マウスにおける)第二運動野(M2)と相互結合している[42]。RSC は、全ての視床前核と相互結合している。ラットの場合には、AM は非顆粒性 RSC と相互接続し、AD は顆粒性 RSC と相互接続し、AV はその顆粒性/非顆粒性の両方の RSC に接続する[42]。

RSC の機能については、いまだ不明な点が多い。しかしげっ歯類の研究から、RSC は視覚的手がかりから、空間的/方向性や永続性のあるランドマークを処理していると考えられている。ヒトでは、fMRI 研究により、回想記憶、ナビゲーション、将来の出来事の想像、より一般的なシーンの処理など、様々な認知機能に脳梁膨大後部皮質が関与していることが示唆されている[26, 43]。より抽象的には、エピソード記憶などが配置される枠組みであるスキーマの統合や探索に関わる機能を担うという見方もある。

なお紙面の都合もあり、本稿では、PreS: 前海馬支脚 (presubiculum)、Sub: 海馬支脚 (subiculum)、ParaS: 傍海馬支脚 (parasubiculum)、mPFC: 内側前頭前皮質 (medial prefrontal cortex(BA25,32))、ACC: 前帯状皮質 (anterior cingulate cortex(BA24))、dlPFC: 背外側前頭前皮質 (dorsal lateral prefrontal cortex(BA9,46))、EC: 嗅内皮質 (entorhinal cortex(BA28,34))、HP: 海馬 (hippocampus); についての説明は省略するので、他の文献等を参考とされたい。

4. 議論：新皮質から海馬へのメタ認知的制御入力

既に 2 章で述べたように、再生中のエピソードを制御するための信号は PER/PHC 経路とは独立して伝達されている想定すべきであろう。そこで前章で示した Papez 回路の解剖学的構造をふまえば、PER/PHC 経路以外の、新皮質から海馬への入力経路としては、以下の 2 つの経路として 2 つの仮説を想定しよう。

仮説 1：RSC から EC 経由の経路

RSC は海馬の CA1 から直接の投射を受けているが、逆向きには直接の投射はない。しかしながら、RSC は少なくとも 3 つの経路で MEC に情報を送信

できる。1 つ目は、RSC から MEC の 5 層に直接の投射である。2 つ目は、PreS を経由して MEC の第 3 層に投射する経路である。3 つ目は ParaS を経由して MEC の第 2 層に投射する経路である[25, 44]。

また、クーロメトリーモデルにおいては、キューに誘発され頭頂後頭皮質 (Posterior parietal cortex: PPC) の情報が、海馬に伝えられることで想起が起動するとしている[20]。ここで、RSC は頭頂後頭皮質 (PPC) と密な結合をもつため、この仮説とは整合的である。

関連して、逆方向の信号伝搬と、海馬の記憶内容を大脳新皮質に伝える担い手であると考えられる鋭い波紋 (SPW-R) として知られる高周波数の活動が、顆粒状後頭葉皮質 (gRSC) を経由して伝達する[45]。この事実から、少なくとも、RSC が海馬と新皮質の情報伝達を担うに足る表現を持つといえ、メタ認知的モニタリングの役割を反映している可能性もある。

仮説 2：前視床核 (ATN) 経路の可能性

高次の新皮質領野 (前頭前野、帯状皮質など) は、潜在的に内省の制御を行う候補の領域となりうるだろう。これらの新皮質領域は PER/PHC 経路以外で、海馬に投射する経路としては、ATN(AD,AM,AV) から、さらに Sub や ParaS/PreS を経由し、最後に EC を経由するという経路を想定しよう。

しかしながら、ATN の主要な役割は、乳頭体の MM から投射される報酬/快感の情報や、LM から投射される目標指向行動の情報 (MB) を新皮質内に導入する役割を担っている。よって、海馬のエピソード再生を制御する信号を伝達する経路とは性質が大きく異なり、その役割を担うとは考えづらい。

なお新皮質から視床前核への両側の皮質突起は主に第 6 層から発生していたが、第 5 層からの疎な突起は主に同側の視床入力を生じさせている[46]。主要である第 6 層から視床への投射は逸脱信号であると考えうる[18]。すると前視床前核経路を通じて、エピソード再生を制御できる可能性は低いと思われる。

今回提案した、メタ認知の脳モデルに従えば、海馬体と新皮質の間でエンコードとデコードを行う PER/PHC 経路以外に、メタ認知のための経路が必要である。上記の仮説検討より、海馬におけるエピソード再生を制御しようるのは、RSC から EC 経由の経路 (仮説 1) である可能性が高く、さらに RSC を経由する、海馬から新皮質に情報が伝達されることも知られている。よって、新皮質と海馬体の間で、メタ認知のために双方向的に信号を交換する経路として RSC-EC 経路が有力であるという仮説が導かれる。

5. おわりに

ヒトの視覚情報処理において意識化される表現は、実際に処理を行う表現とは独立しているという知見を踏まえ、新皮質から独立した海馬の表現を利用してメタ認知を行うモデルを、作業仮説として提案した。その仮説に従えば、海馬の表現に対してメタ認知的制御をする信号経路が存在する必要がある。そこで、海馬と新皮質に介在する Papez 回路に着目し主に解剖学的知見を収集・整理した。中心に、海馬におけるエピソード想起に対して、新皮質から制御信号を送信するための経路を、収集・整理した解剖学的な知見から検討した。回路を検討した結果として、「脳梁膨大後部皮質(RSC)から嗅内皮質を経由して、海馬のエピソード想起に対してメタ認知的制御を行う可能性が高いとした。最終的には、新皮質と海馬体間におけるメタ認知のために双方向通信は RSC-EC 経路を通じ行われると予想された。

ただし今回の研究は予備的なものであり調査は必ずしも十分ではない。よって今後さらに調査を進めることで、作業仮説であるメタ認知モデル、および、メタ認知的制御を行う経路についての蓋然性について検討を進めたい。

参考文献

- [1] Cox, M. T. (2005). Metacognition in computation: A selected research review. *Artificial Intelligence*, 169(2), 104–141. Metacognition in computation: A selected research review
- [2] McLean, R. (2020, February 1). Bias, metacognition, and their roles in our critical thinking. <https://acpinternist.org/archives/2020/02/bias-metacognition-and-their-roles-in-our-critical-thinking.htm>
- [3] Janet Metcalfe, Metcalfe, J., & Shimamura, A. P. (1994). *Metacognition: Knowing about Knowing*. MIT Press.
- [4] Buchanan, B. G. (2001). Creativity at the metalevel: AAAI-2000 presidential address. *AI Magazine*, 22(3), 13–13.
- [5] Hospedales, T., Antoniou, A., Micaelli, P., & Storkey, A. (2020). Meta-Learning in Neural Networks: A Survey. In arXiv [cs.LG]
- [6] 中尾央, & 後藤和宏. (2015). メタ認知研究の方法論的課題. *動物心理学研究*
- [7] Couchman, J. J., Coutinho, M. V. C., Beran, M. J., & Smith, J. D. (2010). Beyond stimulus cues and reinforcement signals: a new approach to animal metacognition. *Journal of Comparative Psychology*, 124(4), 356–368.
- [8] Smith, J. D., David Smith, J., Schull, J., Strote, J., McGee, K., Egnor, R., & Erb, L. (1995). The uncertain response in the bottlenosed dolphin (*Tursiops truncatus*). In *Journal of Experimental Psychology: General* (Vol. 124, Issue 4, pp. 391–408). <https://doi.org/10.1037/0096-3445.124.4.391>
- [9] Schultz, D. P., & Schultz, S. E. (2015). *A History of Modern Psychology*. Cengage Learning.
- [10] Bryan Young G., Ropper A. H., & Bolton C. F. (2001). 昏睡と意識障害. *メディカルサイエンスインターナショナル*.
- [11] Vartanian, O., Beatty, E. L., Smith, I., Blackler, K., Lam, Q., Forbes, S., & De Neys, W. (2018). The Reflective Mind: Examining Individual Differences in Susceptibility to Base Rate Neglect with fMRI. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 30(7), 1011–1022.
- [12] Shimamura, A. P. (2000). Toward a cognitive neuroscience of metacognition [Review of Toward a cognitive neuroscience of metacognition]. *Consciousness and Cognition*, 9(2 Pt 1), 313–323; discussion 324–326.
- [13] Shimamura, A. P. (2008). A neurocognitive approach to metacognitive monitoring and control. *Handbook of Metamemory and Memory*, 11, 373–390.
- [14] Jacobs, C., & Silvanto, J. (2015). How is working memory content consciously experienced? The “conscious copy” model of WM introspection. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 55, 510–519.
- [15] Teyler, T. J., & Rudy, J. W. (2007). The hippocampal indexing theory and episodic memory: updating the index. *Hippocampus*, 17(12), 1158–1169.
- [16] Bird, C. M., & Burgess, N. (2008). The hippocampus and memory: insights from spatial processing. *Nature Reviews. Neuroscience*, 9(3), 182–194.
- [17] Markov, N. T., Vezoli, J., Chameau, P., Falchier, A., Quilodran, R., Huissoud, C., Lamy, C., Misery, P., Giroud, P., Ullman, S., Barone, P., Dehay, C., Knoblauch, K., & Kennedy, H. (2014). Anatomy of hierarchy: feedforward and feedback pathways in macaque visual cortex. *The Journal of Comparative Neurology*, 522(1), 225–259.
- [18] Yamakawa, H. (2020). Revealing the computational meaning of neocortical interarea signals. *Frontiers in Computational Neuroscience*, 14, 74.
- [19] Stanovich, K. E. (2009). Distinguishing the reflective, algorithmic, and autonomous minds: Is it time for a tri-process theory. In *Two Minds: Dual Processes and beyond*, 55–88.
- [20] Staresina, B. P., & Wimber, M. (2019). A Neural Chronometry of Memory Recall. *Trends in Cognitive Sciences*, 23(12), 1071–1085.
- [21] Baars, B. J., Franklin, S., & Ramsoy, T. Z. (2013). Global Workspace Dynamics: Cortical “Binding and Propagation” Enables Conscious Contents. *Frontiers in Psychology*, 4. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00200>

- [22] Bubb, E. J., Kinnavane, L., & Aggleton, J. P. (2017). Hippocampal - diencephalic - cingulate networks for memory and emotion: An anatomical guide. *Brain and Neuroscience Advances*, 1(1).
- [23] Perry, B. A. L., & Mitchell, A. S. (2019). Considering the Evidence for Anterior and Laterodorsal Thalamic Nuclei as Higher Order Relays to Cortex. *Frontiers in Molecular Neuroscience*, 12, 167.
- [24] Jankowski, M. M., Ronnqvist, K. C., Tsanov, M., Vann, S. D., Wright, N. F., Erichsen, J. T., Aggleton, J. P., & O'Mara, S. M. (2013). The anterior thalamus provides a subcortical circuit supporting memory and spatial navigation. *Frontiers in Systems Neuroscience*, 7, 45.
- [25] Fukawa, A., Aizawa, T., Yamakawa, H., & Yairi, I. E. (2020). Identifying Core Regions for Path Integration on Medial Entorhinal Cortex of Hippocampal Formation. *Brain Sciences*, 10(1). <https://doi.org/10.3390/brainsci10010028>
- [26] Vann, S. D., Aggleton, J. P., & Maguire, E. A. (2009). What does the retrosplenial cortex do? *Nature Reviews Neuroscience*, 10(11), 792–802.
- [27] Aggleton, J. P., O'Mara, S. M., Vann, S. D., Wright, N. F., Tsanov, M., & Erichsen, J. T. (2010). Hippocampal–anterior thalamic pathways for memory: uncovering a network of direct and indirect actions. *The European Journal of Neuroscience*, 31(12), 2292–2307.
- [28] Peterson, D. C., Reddy, V., & Mayes, D. A. (2020). Neuroanatomy, Mammillary Bodies. In *StatPearls*. StatPearls Publishing.
- [29] Vertes, R. P., Albo, Z., & Viana Di Prisco, G. (2001). Theta-rhythmically firing neurons in the anterior thalamus: implications for mnemonic functions of Papez's circuit. *Neuroscience*, 104(3), 619–625.
- [30] Aggleton, J. P., & Brown, M. W. (1999). Episodic memory, amnesia, and the hippocampal-anterior thalamic axis. *The Behavioral and Brain Sciences*, 22(3), 425–444; discussion 444–489.
- [31] Lammel, S., Lim, B. K., & Malenka, R. C. (2014). Reward and aversion in a heterogeneous midbrain dopamine system. *Neuropharmacology*, 76 Pt B, 351–359.
- [32] Redila, V., Kinzel, C., Jo, Y. S., Puryear, C. B., & Mizumori, S. J. Y. (2015). A role for the lateral dorsal tegmentum in memory and decision neural circuitry. *Neurobiology of Learning and Memory*, 117, 93–108.
- [33] Cacciola, A., Milardi, D., Calamuneri, A., Bonanno, L., Marino, S., Ciolli, P., Russo, M., Bruschetta, D., Duca, A., Trimarchi, F., Quartarone, A., & Anastasi, G. (2017). Constrained Spherical Deconvolution Tractography Reveals Cerebello-Mammillary Connections in Humans. *Cerebellum*, 16(2), 483–495.
- [34] Balak, N., Balkuv, E., Karadag, A., Basaran, R., Biceroglu, H., Erkan, B., & Tanriover, N. (2018). Mammillothalamic and Mammillotegmental Tracts as New Targets for Dementia and Epilepsy Treatment. *World Neurosurgery*, 110, 133–144.
- [35] Jones, E. G. (1998). Viewpoint: the core and matrix of thalamic organization. *Neuroscience*, 85(2), 331–345.
- [36] Dere, E., Easton, A., Nadel, L., & Huston, J. P. (2008). *Handbook of Episodic Memory*. Elsevier.
- [37] van Groen, T., Kadish, I., & Michael Wyss, J. (2002). Role of the anterodorsal and anteroventral nuclei of the thalamus in spatial memory in the rat. *Behavioural Brain Research*, 132(1), 19–28.
- [38] Clark, B. J., & Taube, J. S. (2012). Vestibular and attractor network basis of the head direction cell signal in subcortical circuits. *Frontiers in Neural Circuits*, 6, 7.
- [39] Taube, J. S. (2007). The head direction signal: origins and sensory-motor integration. *Annual Review of Neuroscience*, 30, 181–207.
- [40] Leech, R., & Sharp, D. J. (2014). The role of the posterior cingulate cortex in cognition and disease. *Brain: A Journal of Neurology*, 137(Pt 1), 12–32.
- [41] Pearson, J. M., Heilbronner, S. R., Barack, D. L., Hayden, B. Y., & Platt, M. L. (2011). Posterior cingulate cortex: adapting behavior to a changing world. *Trends in Cognitive Sciences*, 15(4), 143–151.
- [42] Mitchell, A. S., Czajkowski, R., Zhang, N., Jeffery, K., & Nelson, A. J. D. (2018). Retrosplenial cortex and its role in spatial cognition. *Brain and Neuroscience Advances*, 2, 2398212818757098.
- [43] Spreng, R. N., Mar, R. A., & Kim, A. S. N. (2009). 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(3), 489–510.
- [44] Ohara, S., Onodera, M., Simonsen, Ø. W., Yoshino, R., Hioki, H., Iijima, T., Tsutsui, K.-I., & Witter, M. P. (2018). Intrinsic Projections of Layer Vb Neurons to Layers Va, III, and II in the Lateral and Medial Entorhinal Cortex of the Rat. *Cell Reports*, 24(1), 107–116.
- [45] Nitzan, N., McKenzie, S., Beed, P., English, D. F., Oldani, S., Tukker, J. J., Buzsáki, G., & Schmitz, D. (2020). Propagation of hippocampal ripples to the neocortex by way of a subiculum-retrosplenial pathway. *Nature Communications*, 11(1), 1947.
- [46] Mathiasen, M. L., Dillingham, C. M., Kinnavane, L., Powell, A. L., & Aggleton, J. P. (2017). Asymmetric cross-hemispheric connections link the rat anterior thalamic nuclei with the cortex and hippocampal formation. *Neuroscience*, 349, 128–143.