

博士論文（要約）

ラットとヒトを用いた
メタ認知的な行動制御のシステムの理解

結城 笙子

目次	
総合序論	… 1
第1章 ラットにおけるメタ認知的な行動制御の検討	… 8
第2章 条件の切り替えに応じたメタ認知的な行動制御の変化	…40
第3章 ヒトにおけるメタ認知的な行動制御の神経基盤	…76
第4章 メタ認知関連ネットワークの作動機序	…122
総合考察	…131
謝辞	…135
引用文献	…136

第1章の内容については、共著者からのリポジトリでの公開についての同意が得られていないため、リポジトリにおいては除外している(博士論文 p8-39が該当)。

第2章、3章、4章は原著論文として投稿中、もしくは投稿予定のため、リポジトリにおいては除外している(博士論文 p40-130 が該当)。

総合序論

メタ認知とその機能

メタ認知は“知っていることを知っている”などとも言い換えられるように、自身の認知に関する知識や認知(Flavell, 1979)である。自分が”何かについて知っている”もしくは逆に“何かについて知らない”ということと言語等の手段によって他者に向かって表明し、助言を得る、または共同意思決定を可能にするというのはヒトの際立った特徴である(Frith, 2012; Pescetelli, Rees, & Bahrami, 2016)。そのため、メタ認知は自身の認知状態を宣言的に表出することで社会的な交流やそれにもとづく学習を促進し、集団での意思決定に貢献するという社会的な機能を持つと考えられている(Fleming, Dolan, & Frith, 2012; Shea et al., 2014)。

また、ヒトはこういった社会的交流によって必要な情報を得る、もしくは自分自身で知らないことについて集中的に情報収集をするなど、メタ認知に基づいて目標指向的な認知・行動方略を適切に制御している(Efklides, 2008; Fernandez-Duque, Baird, & Posner, 2000; Gourgey, 1998; Nelson & Narens, 1990; Smith, Shields, & Washburn, 2003)。こういった方略制御としての側面に重きを置くと、メタ認知とは、自身の認知状態に関する表象を利用した制御プロセスであり(Shea et al., 2014)、その機能は自身の認知状態を利用した柔軟で効率的な認知・行動方略制御を可能にすることと捉えられる(Fleming et al., 2012; Shea et al., 2014)。

メタ認知のメカニズム

メタ認知のメカニズムについては、概念レベルでは Nelson & Narens (1990; 1994)の説明モデルに基づいて考えられることが多い。このモデルでは、まず認知過程は2つ以上の階層に分離可能であり、それらの階層には外界の事物を直接的に知覚するオブジェクトレベルと、それをモニタリング、もしくはコントロールするメタレベルの2種類があり、メタレベルはオブジェクトレベルの認知を制御し、それに応じて現実世界での行動も制御されると仮定する(Nelson & Narens, 1990; 1994)。この説明モデルでは社会的な文脈でのメタ認知は明示的には含まれていない。そこで、近年はこれを説明するために、従来の個人内の認知制御としてのメタ認知を”

システム 1”のメタ認知とし、このシステム 1 のメタ認知過程を監視し、他者への宣言的な表出につなげる過程(“システム 2”のメタ認知)を追加する場合もある(Shea et al., 2014)。

メタ認知の進化的連続性

メタ認知の社会的な機能を実現するためには、自身の内的な状態を言語等で表出可能、つまり顕在的なメタ認知が可能であることが重要である(Frith, 2012)。しかし「どのように意思決定したらよいか知っている」「目的地への経路には十分な自信がある」というような方略操作や行動制御に関するメタ認知は必ずしも顕在的に成される必要はない(Proust, 2003)。つまり、こういった側面に限れば、言語や意識過程はメタ認知の必要条件として仮定されているわけではない。

ヒトの発達過程でも、方略最適化の手段としてのメタ認知が、言語的な教示に応じた自身の内的状態の言語的表出としてのメタ認知に先行するとされている(Balcomb & Gerken, 2008)。また、自然状態での動物の生態を考慮すると、動物は常に天候や他の動物といった様々な要因で目まぐるしく変わる環境に適応し、餌と安全を確保しなければならないという状況に置かれている。こういった環境下では確信度等の内的な状態を評価して行動を制御する能力は、生存において重要な能力となり得る(Griffin, 2003)ため、こういった能力が進化的に発生・維持・刷新されてきた可能性は十分に考えられる。これらの点を考え合わせると、方略制御としてのメタ認知は、ヒトとヒト以外の動物が共有する、メタ認知の核となる機能である可能性がある。

方略制御としてのメタ認知

問題解決場面に限定して考えると、メタ認知は取り組んでいる問題自体や現在採用している方略そのものについてではなく、それらを遂行している自分自身の状態についての情報の評価と言い換えることができる。自身が特定の事物について十分に理解しているか、必要な手続きを正確に記憶しているかといった内的な情報を評価できることは、例えば新規な状況のように目標到達への定石が定まっていない場面において、外的な手がかり(特定の行動の結果のフィードバック等)のみに依存せず、自身についての

定性的な知識や現在の認知状態に応じて自発的に認知・行動方略を切り替えることを可能にし(Fernandez-Duque et al., 2000)、柔軟で効率的な行動制御につながる。具体的には、記憶再生が要求されているが、再生ができていない状況があるとする。ここで、外的な教示を待つ、思い出すべきものについて追加の情報を収集する、様々な方略を試行錯誤する、といったことがなくとも、現在の方略でどのくらい再生できそうかといった自身の状態についての情報が参照可能であれば、自発的に有効でない方略を切り替えることが可能になる。

実際に記憶に関するメタ認知に基づく方略選択が行動の最適化に貢献することを示した実験としては、Schwartzの実験(Schwartz, 2002)がある。まず、参加者は一般的な知識質問に答えることが要求されていた。さらに正解の想起に失敗した試行では記憶想起の程度に関するメタ認知の指標として Tip-of-Tongue (TOT; Brown, 1991; Brown & McNeill, 1966) 状態にあるかの自己報告を行った。ここでの TOT とは、実際に現状では正解を想起できていないものの、問われた知識問題の正解について、今すぐにも想起できそうであるという感覚である。さらに、想起に失敗した試行では、正解を想起するための方略を、すぐに想起を再開する、時間を置いてから想起する、もしくは答えを見てしまう、のいずれかを選択できる条件と、いずれかの方略が強制される条件があった。一度は想起に失敗したが TOT を感じている試行で方略が選択できる条件では、TOT を感じていない試行と比べて記憶を探索する傾向があり、また方略が強制される条件よりも最終的に想起できた試行が多かった。このことは、TOT という記憶に関するメタ認知に基づいて記憶想起方略を選択したことが、記憶の想起をより成功させやすくしたことを示唆している。

方略制御としてのメタ認知と行動の最適化

ここまでメタ認知に基づいた行動制御と行動の最適化の関係について述べてきたが、メタ認知的な手がかりを利用することが常に行動の最適化につながるわけではない。

例えばメタ心配(Wells, 2005)といわれるような、自身が今後心配するかもしれないということへの予見的な心配もメタ認知の一種である。しかし、このメタ心配が生じているからといって、必ずしも実際に何かを心配し、

対処しなければならない事象が生じているわけではない。こういった状況でメタ心配に基づいて行動することはむしろ本人にとっては不都合な状態を導きかねない。こういった場合は、たとえメタ認知的な手がかりが利用可能であったとしても、むしろこれを利用しないように抑制することが行動の最適化につながる可能性がある。

また、Schwartz(2002)の実験では確かに記憶想起方略を選択できることが記憶の想起を成功させやすくすることが示唆されたが、その一方で方略が選択できる条件では、全体で見ると方略が強制される条件よりも正答率が低かった。これは、メタ認知に基づいた記憶想起方略の選択がある程度認知的に負荷のかかるものであり、その認知的負荷によってその条件での記憶の想起が阻害されていたためであると考えられている(Schwartz, 2002)。

この結果はメタ認知的な手がかりを利用すること自体に何らかの認知的コストがかかることを示唆している。そうであれば、メタ認知的な手がかりを利用することは、それに伴う認知的コストの上昇による悪影響を上回る利得が得られる状況でなければ行動の最適化にはつながらない可能性がある。

このように、メタ認知に基づいた方略選択が可能であったとしても、常にメタ認知に基づいた方略選択を行うことが有効であるとは限らず、メタ認知が能力として可能であることが直接行動の最適化にはつながらない以上、メタ認知に基づいた方略選択が、完全にメタ認知的な手がかりのみに基づいて行われるとは考えにくく、メタ認知的な手がかりを利用した行動制御も、取り得る選択肢毎に期待される結果の違いなどの非メタ認知的な手がかりの影響を受けていると考えられる(Beran, Perdue, Church, & Smith, 2016; Fujita, 2009)。そうであれば、メタ認知的な手がかりは、これらの非メタ認知的な手がかりといずれかの段階で統合・調整された上で、最終的に行動決定に反映されると考えられる。

方略制御としてのメタ認知のシステムの理解

これらのことから、方略制御としてのメタ認知には、メタ認知的な手がかりと、これと同時に存在する非メタ認知的な手がかりのうち、どちらをどの程度最終的な行動決定に反映するかを適切に切り替えるシステムが存

在すると考えられる。

方略制御としてのメタ認知がヒト以外の動物にも共有されるのであれば、動物もメタ認知的な手がかりの利用を柔軟で効率的な方略制御と結びつけるために調整するような機構を持つはずである。動物を用いてこの調整機構を検討することは、ヒトでは統制することが難しい言語能力等の他の高次機能との交絡を最小減に留め、メタ認知に基づく行動制御の中核となるシステムの最小要件を検討することにつながる。

メタ認知という概念は、元々は教育学の分野でヒトの認知発達過程をよりよく理解するために提唱されたものである(Brown, 1978; Flavell, 1979; Flavell, Friedrichs, & Hoyt, 1970)。つまり、既に存在する事象の説明概念であった。この点で、ヒトを対象にした研究ではその存在(ないし発達段階での獲得)はある種の前提であるといえる。しかし、ヒト研究とは異なり、このような前提を置くことが出来ない動物のメタ認知研究は、そもそもヒト以外の動物もこのメタ認知という能力をもつのか、という問いから研究がなされてきた(Metcalfe, 2008)。ヒトの研究では有効な内観報告も動物には適用できないため、動物を対象とした研究は、動物がメタ認知を持つならば示すと予測される行動を実際に示すかを確認し、さらにその行動がメタ認知以外の要因では説明できないことを可能な限り示す、というような枠組みでなされてきた(Hampton, 2009; Smith, 2009)。

このような存在証明に重きを置く研究の弊害として、ある動物がある実験で仮説整合的な行動を示さなかった場合に、それがその動物が能力としてはメタ認知が可能であるが、その実験条件ではメタ認知的な行動を示さないためであったのか、それともそもそも能力的に不可能だったのかを積極的に区別することは難しかった。しかし、同一個体でも課題の条件等に応じてメタ認知的な行動制御の生起頻度が異なる(Beran et al., 2016)など、能力としてメタ認知が可能ない個体であっても、実験条件の設定などによっては必ずメタ認知的な行動を示すとは限らないことが示唆されつつある。これは動物にも上述したようなメタ認知手がかりを行動に反映させる程度を調節する機構が存在することと、動物研究でも単なるメタ認知の存在証明以上の実験的検討が可能であることを示唆する。

このように方略制御としてのメタ認知について、それを実現する機構を動物を用いて解明することは、取るべき行動が一意に定まらず、周囲の環

境に応じて適切に行動を切り替えなければならないような状況での適応的な行動制御を可能とするシステムの理解と、その発達や進化を考えるうえで重要である。そのためには、特に行動制御の適切さを担保するために必要不可欠であると考えられるメタ認知的な手がかりと、非メタ認知的な手がかりへの重みづけを状況に応じて適切に切り替える調整機構を調べる事が重要であると考えられる。

そこで本研究では、実験動物としてよく確立されたラットを対象に、まずメタ認知的な手がかりに基づいた行動制御が可能かを群間で条件を変え、個体間で探索した(第 1 章)。次に、個体内でも実験条件を切り替え、これに応じてメタ認知的行動の変化を検討した(第 2 章)。実験条件の切り替えに応じてメタ認知的な行動制御の変化が見られれば、これは調整機構の存在を示唆すると考えられる。さらにここまでの実験から得た仮説に基づいて改変した課題を使って再度別個体で実験を行うことで、より一般的にメタ認知的手がかりに基づく行動制御が周辺要因によって切り替わることを示すと共に、その規則性を探索した。

ラットの研究から、メタ認知課題においてどういった認知的方略を取るかには個体差があり、また同一個体でも周辺要因によって行動が大きく変わることが示唆された。これらの結果は、メタ認知手がかりにどの程度依拠するか調節機構での違いによるものと考えられる。

脳内でなされていると考えられるこの調整機構を明らかにするには、メタ認知的な行動制御に関する神経基盤研究が重要である。一方で、これまでのメタ認知の神経基盤研究は特にヒトを対象として多く行われてきたが、これらの研究はメタ認知のモニタリングに注目されて行われてきた(Chua, Pergolizzi, & Weintraub, 2014)。つまり、メタ認知は自身の内的な状態のモニタリングの表れとしての言語報告という形で要求されていたため、個人での問題解決場面での研究でも、実際に見ていたメタ認知はより社会的な機能に関連したものであったと考えられる。メタ認知的なモニタリングはメタ認知に基づく行動制御に先行すると考えられるため、メタ認知に基づく行動制御の神経基盤を研究する際にもメタ認知のモニタリングに関連する神経基盤が関連すると考えられるが、その一致度や対応関係は明らかではない。

そこで、メタ認知のモニタリングについての知見が既にあり(Chua et al.,

2014; Fleming & Dolan, 2014)、かつ全脳からの脳活動計測が可能なヒトを対象に、MRI を用いてメタ認知的な行動制御中の脳活動を計測した。メタ認知の社会的な機能ではなく、個人の問題解決に関する機能に注目するために、メタ認知に関する直接的な言語報告は求めず、メタ認知に基づいて行動を制御可能な条件と不可能な条件での課題パフォーマンスの違いに注目した。その上で、神経基盤を検討することで、メタ認知的な手がかりが、非メタ認知的な手がかりと統合・調整された上で、最終的に行動決定に反映される過程の神経メカニズムを検討した(第3章)。さらに、第3章の解析で関与が示唆された領域間で、情報がどのような経路で伝播すると考えられるかを、モデルベース解析を用いて検討した(第4章)。

なお、Nelson らの説明モデルでは、メタプロセスの実装については検討されていなかったが、Shimamura(2000; 2008)は Nelson らの説明モデルとヒトの神経生理学的知見を考え合わせ、Dynamic Filtering Theory を提唱している。これは、前頭前野が様々な皮質領域と双方向性の投射関係を持ち、より後部の皮質回路をフィルタリングのような形で制御するという一般的な傾向を Nelson らの説明モデルに当てはめ、前頭葉より後部の皮質領域に外界の事物を直接的に知覚するオブジェクトレベルの過程が分布し、これを前頭前野にあるメタレベルの座が監視・制御するという仮説である。具体的には、前頭前野が方略選択に適切な信号を増強し、そうでない信号を抑制して返すというフィルタリングを行うことによって適切な信号に基づいた(ために適切な)方略制御が実現されるとする。

Shimamura(2000; 2008)はこの仮説を実験的に検証してはいないが、この前頭前野によるフィルタリングという発想は、本研究が注目するメタ認知的手がかりをどの程度の重みづけでもって利用するか調節するという機構や、メタ認知的な手がかりに基づいた行動制御の神経基盤、そして関連領域内での情報伝播経路について考える際に有効である。

これらのラットとヒトの実験の結果を併せて検討することで、行動の最適化に関連するメタ認知のシステム的理解を試みる。なお、単にメタ認知といった場合にメタ的に監視・制御される認知過程は、自身の注意状態から知覚状態のあいまいさ等、様々なものを含意するが、本研究ではその中でも特に、自身の記憶状態に関するメタ認知(いわゆるメタ記憶)に注目する。

総合考察

本研究は、メタ認知に基づく行動制御のシステムの理解をめざし、ラットの行動レベルの実験からその制御の規則性を探索し、ヒトの脳活動計測からその脳内での実装を検討した。

ラットを用いた行動実験から、ラットもメタ認知的な行動制御を示すこと、またそれは個体内で課題のチャンスレベルがより低い場合や、見本提示から弁別までの間隔が長い場合など、その課題で正答するのがより難しい状況で出現しやすくなることが明らかとなった。同様の結果はヒト研究でも得られた。メタ認知の行動指標が高い参加者ほど、強制条件での正答率は低い傾向があった。これらの結果は、メタ認知を行動選択に反映させることは、相対的に記憶課題が不得意なヒトや、より正答が難しい記憶課題を課せられたラットが選択的に利用する認知的戦略であったことを示唆する。また、これらの結果はメタ認知が行動に反映されるまでの過程には、メタ認知的な手がかりを利用できるか、できないかという能力の有無による2値的な段階というよりも、特定の状況でその手がかりをどの程度の重みづけでもって利用するか調節するという連続的な段階が存在することを示唆する。

このメタ認知的手がかりに基づく行動制御は、ヒトを対象としたMRI実験から内側の前頭前野と楔前部をつなぐ脳内ネットワークの活性化、その中でも特に内側前頭前野内での情報のやり取りによって制御されていることが明らかになった。これらの領域は過去のメタ認知的なモニタリングに注目した研究でも関与が報告されている領域であった。この結果は、メタ認知的手がかりに基づく行動制御が脳内の様々な場所で表象されるメタ認知的なモニタリングに関連する情報を統合し、特定の行動という一つの出力に集約するプロセスであることを示唆する。

さらにDCMを用いたモデルベース解析の結果、記憶課題ではリスク選択画面の呈示によって、元々メタ認知関連領域間にあった内側前頭前野の腹側部から楔前部への投射経路が切り替えられ、内側前頭前野腹側部から背側部を経由し楔前部に至る情報の伝播が生じることが示唆された。これらの結果は前頭前野にあるメタレベルの座が方略選択に適切な信号を増強し、そうでない信号を抑制して返すというフィルタリングを行うという

Dynamic filtering theory と整合的である。

一方で、本研究は必ずしも Dynamic filtering theory と完全に一致するような結果が得られたわけではない。Dynamic filtering theory では前頭前野がより後部の皮質領域と双方向性の投射関係を持つことを仮定していたが、今回の解析では楔前部から前頭前野への投射については、リスク選択画面の呈示とは独立に見た場合でも想定しない投射モデルが選択された(表 10)。つまり、この投射モデルでは、前頭前野は常に楔前部に対しては自身が上流となる一方向性の投射関係を持つことが示唆されていた。この結果と内側前頭前野内での情報のやり取りの程度がメタ認知的な行動制御の適切さの個人差と対応するという知見、また内側前頭前野の関連領域(dmPFC と vmPFC)の機能の解釈を考え合わせると、どちらのリスクを選ぶべきかという認知的な葛藤の解消に、記憶に関するメタ認知的なモニタリングの結果が反映される程度が内側前頭前野内での機能的結合の程度に反映され、この内側前頭前野内での情報処理の結果が楔前部に投射されることでメタ認知的なリスク選択が実現するというシステムの存在が示唆される。

これらの結果から、本研究はメタ認知的な手がかりに基づく行動制御の性質と、その性質を支える脳内システムについて1つの説得力の高い仮説を提供することに成功したといえる。しかし、本研究は動物を用いてこの行動制御の行動レベルでの性質を検討することで、言語能力等の他の高次機能との交絡を最小減に留めることを試みたが、その脳内メカニズムについては全脳探索が可能であることを優先し、ヒトを対象とした研究とした。この点で、特にメタ認知に基づく行動制御の脳内システムについては他の高次機能との交絡があった可能性がある。そのため、メタ認知に基づく行動制御の脳内システムと、その中核をより詳細に検討するためには、これについても今後、動物を用いた研究を行う必要がある。

動物をヒトのモデル生物として神経生理研究を行う際には、関心のある領域の相同部位をその動物が持つことが重要である。この点において、特に前頭前野に関しては、ヒト以外の動物、特にラットがどの程度機能的・構造的な相同領域を持つととらえるかについては長年にわたる議論がある(Preuss, 1995; Uylings, Groenewegen, & Kolb, 2003; Uylings & van Eden, 1991; Vogt & Paxinos, 2014)。しかし、少なくとも本研究で注目す

る前部帯状回を含む内側前頭前野に限れば、視床背内側核との投射関係等からラットでも前辺縁皮質(Prelimbic cortex)や下辺縁皮質(Infralimbic cortex)周辺が相同領域として示唆されている(Alcaraz, Marchand, Courtand, Coutureau, & Wolff, 2016; Gass & Chandler, 2013)。また、これらの領域は、線条体との投射関係からみても、ヒトの内側前頭前野と同様の傾向、つまり背側の前辺縁皮質がより背側線条体に、腹側の下辺縁皮質がより腹側線条体に投射するという対応関係がある(Gabbott, Warner, Jays, Salway, & Busby, 2005)。一方で、ラットにはヒト楔前部の解剖学的な相同部位はないが、後脳梁膨大皮質がその機能に関与している可能性が指摘されている(Gozzi & Schwarz, 2016; Vogt & Paxinos, 2014)。これはヒトを対象とした第3章、第4章の研究から得られた知見を基に、ラットをモデル生物としたメタ認知の神経生理研究が可能であることを示唆する。

さらに、動物を対象とした神経記録の大きな利点として、統制した環境下での侵襲的な神経生理実験が可能であることが挙げられる。脳内に直接電極を刺入し、単一、もしくは比較的小規模な細胞集団の神経活動を記録することで、本研究で用いたMRIによる撮像よりもより時間・空間解像度に優れた計測が可能となる(Sejnowski, Churchland, & Movshon, 2014)。

侵襲的な神経生理学的手法により、本研究から示唆された各領域について、メタ認知的な行動制御に関与する細胞が空間的にどのように領域内で分布しているのか、それらの細胞の活動パターンの時間的な特性はどうなっているのか、そして領域間で細胞同士がどのように投射関係を結んでいるかを詳細に調べることで、本研究で示した仮説の検証や精緻化を進めていくことは、自己の内外の情報により作成された手がかりが行動に結びつく過程を解明することにもつながり、より一般的な行動最適化のシステム的理解にも貢献するだろう。

メタ認知のような複雑な認知機能を、健常に発達したヒト以外を対象として研究することは一見困難である。しかし、注目する側面を限定し、その操作的定義をうまく定めることで、行動レベルの研究に落とし込むことが可能になる。行動レベルの研究により、広い対象でメタ認知を検討できることは、メタ認知の詳細な神経基盤やその系統発生を研究するために重要である。しかし、メタ認知のような高次機能を行動レベルに落とし込んで研究することの意義はこれらだけではない。確かに認知機能のような直

接は観測できない研究対象を行動に落とし込むためには、切り捨てる側面が生じ、またそれゆえに研究対象を過度に単純化しがちである。しかしそれでも研究対象を現象として極力明確・単純化し、その予測と制御(Watson, 1913)という意味での理解を追い求めていくことは、その認知機能の持つ原理原則を解明し、類似した概念との比較・統合を経てより一般的な法則を見出していくために重要な過程となるだろう。

謝辞

本研究を遂行するにあたって、指導教官である岡ノ谷先生には、研究計画から解析まで全体にわたってコメントやアドバイスをいただきました。また、岡ノ谷研究室に所属されている皆様全員にも、進捗報告の場や居室で私の研究についての報告を聞いて頂き、研究についての質問に答えるという形で様々なヒントをいただきました。特に、第 3、4 章については、チューリッヒ工科大学研究員の橋亮介さんと進化認知科学研究センター助教の中谷裕教先生に大変なご助力を賜りました。この場を借りて改めて感謝させていただきます。

引用文献

- Abe, M., & Ida, M. (2010). An Attempt to Construct the Adults' Metacognition Scale-Based on Metacognitive Awareness Inventory-. *Rissho University Annual Report on Psychology, 1*, 23-34.
- Akkal, D., Dum, R. P., & Strick, P. L. (2007). Supplementary motor area and presupplementary motor area: targets of basal ganglia and cerebellar output. *Journal of Neuroscience, 27*(40), 10659-10673.
- Alcaraz, F., Marchand, A. R., Courtand, G., Coutureau, E., & Wolff, M. (2016). Parallel inputs from the mediodorsal thalamus to the prefrontal cortex in the rat. *European Journal of Neuroscience, 44*(3), 1972-1986.
- Amodio, D. M., & Frith, C. D. (2006). Meeting of minds: the medial frontal cortex and social cognition. *Nat Rev Neurosci, 7*(4), 268-277. doi:10.1038/nrn1884
- Baird, B., Cieslak, M., Smallwood, J., Grafton, S. T., & Schooler, J. W. (2015). Regional White Matter Variation Associated with Domain-specific Metacognitive Accuracy. *Journal of Cognitive Neuroscience*.
- Baird, B., Smallwood, J., Gorgolewski, K. J., & Margulies, D. S. (2013). Medial and lateral networks in anterior prefrontal cortex support metacognitive ability for memory and perception. *J Neurosci, 33*(42), 16657-16665. doi:10.1523/JNEUROSCI.0786-13.2013
- Balcomb, F. K., & Gerken, L. (2008). Three-year-old children can access their own memory to guide responses on a visual matching task. *Dev Sci, 11*(5), 750-760. doi:10.1111/j.1467-7687.2008.00725.x
- Barrett, A. B., Dienes, Z., & Seth, A. K. (2013). Measures of metacognition on signal-detection theoretic models. *Psychol Methods, 18*(4), 535-552. doi:10.1037/a0033268
- Basile, B. M., & Hampton, R. R. (2014). Metacognition as Discrimination: Commentary on Smith et al. (2014). *Journal of Comparative Psychology, 128*(2), 135-137. doi:10.1037/a0034412
- Basile, B. M., Schroeder, G. R., Brown, E. K., Templer, V. L., & Hampton, R. R. (2015). Evaluation of seven hypotheses for metamemory performance in rhesus monkeys. *J Exp Psychol Gen, 144*(1), 85-102. doi:10.1037/xge0000031

- Benjamini, Y., & Hochberg, Y. (1995). Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the royal statistical society. Series B (Methodological)*, 289-300.
- Beran, M. J., Perdue, B. M., Church, B. A., & Smith, J. D. (2016). Capuchin monkeys (*Cebus apella*) modulate their use of an uncertainty response depending on risk. *Journal of Experimental Psychology: Animal Learning and Cognition*, 42(1), 32.
- Beran, M. J., Perdue, B. M., & Smith, J. D. (2014). What are my chances? Closing the gap in uncertainty monitoring between rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) and capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Experimental Psychology: Animal Learning and Cognition*, 40(3), 303-316.
- Brown, A. L. (1978). Knowing when, where, and how to remember: A problem of metacognition. *Advances in instructional psychology*, 1.
- Brown, A. S. (1991). A review of the tip-of-the-tongue experience. *Psychological Bulletin*, 109(2), 204.
- Brown, R., & McNeill, D. (1966). The "tip of the tongue" phenomenon. *Journal of verbal learning and verbal behavior*, 5(4), 325-337.
- Bush, G., Luu, P., & Posner, M. I. (2000). Cognitive and emotional influences in anterior cingulate cortex. *Trends Cogn Sci*, 4(6), 215-222.
- Call, J. (2010). Do apes know that they could be wrong? *Anim Cogn*, 13(5), 689-700. doi:10.1007/s10071-010-0317-x
- Chua, E. F., Pergolizzi, D., & Weintraub, R. R. (2014). The cognitive neuroscience of metamemory monitoring: understanding metamemory processes, subjective levels expressed, and metacognitive accuracy *The cognitive neuroscience of metacognition* (pp. 267-291): Springer.
- Chua, E. F., Schacter, D. L., Rand-Giovannetti, E., & Sperling, R. A. (2006). Understanding metamemory: neural correlates of the cognitive process and subjective level of confidence in recognition memory. *NeuroImage*, 29(4), 1150-1160.
- Chua, E. F., Schacter, D. L., & Sperling, R. A. (2009a). Neural basis for recognition confidence in younger and older adults. *Psychology and Aging*, 24(1), 139-153.

- Chua, E. F., Schacter, D. L., & Sperling, R. A. (2009b). Neural correlates of metamemory: a comparison of feeling-of-knowing and retrospective confidence judgments. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *21*(9), 1751-1765.
- De Martino, B., Fleming, S. M., Garrett, N., & Dolan, R. J. (2013). Confidence in value-based choice. *Nature Neuroscience*, *16*(1), 105-110.
- Di, X., & Biswal, B. B. (2014). Identifying the default mode network structure using dynamic causal modeling on resting-state functional magnetic resonance imaging. *NeuroImage*, *86*, 53-59.
- Efklides, A. (2008). Metacognition. *European Psychologist*, *13*(4), 277-287. doi:10.1027/1016-9040.13.4.277
- Fernandez-Duque, D., Baird, J. A., & Posner, M. I. (2000). Executive attention and metacognitive regulation. *Conscious Cogn*, *9*(2 Pt 1), 288-307. doi:10.1006/ccog.2000.0447
- Flavell, J. H. (1979). Metacognition and cognitive monitoring: A new area of cognitive-developmental inquiry. *American Psychologist*, *34*(10), 906-911.
- Flavell, J. H., Friedrichs, A. G., & Hoyt, J. D. (1970). Developmental changes in memorization processes. *Cognitive Psychology*, *1*(4), 324-340.
- Fleming, S. M., & Dolan, R. J. (2012). The neural basis of metacognitive ability. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, *367*(1594), 1338-1349. doi:10.1098/rstb.2011.0417
- Fleming, S. M., & Dolan, R. J. (2014). The neural basis of metacognitive ability *The cognitive neuroscience of metacognition* (pp. 245-265): Springer.
- Fleming, S. M., Dolan, R. J., & Frith, C. D. (2012). Metacognition: computation, biology and function. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, *367*(1594), 1280-1286. doi:10.1098/rstb.2012.0021
- Fleming, S. M., Huijgen, J., & Dolan, R. J. (2012). Prefrontal contributions to metacognition in perceptual decision making. *The Journal of Neuroscience*, *32*(18), 6117-6125.
- Foote, A. L., & Crystal, J. D. (2007). Metacognition in the rat. *Curr Biol*, *17*(6), 551-555. doi:10.1016/j.cub.2007.01.061
- Foote, A. L., & Crystal, J. D. (2012). "Play it Again": a new method for testing metacognition in animals. *Anim Cogn*, *15*(2), 187-199.

doi:10.1007/s10071-011-0445-y

- Friston, K., Buechel, C., Fink, G., Morris, J., Rolls, E., & Dolan, R. (1997). Psychophysiological and modulatory interactions in neuroimaging. *NeuroImage*, *6*(3), 218-229.
- Friston, K., & Penny, W. (2011). Post hoc Bayesian model selection. *NeuroImage*, *56*(4), 2089-2099.
- Friston, K. J., Harrison, L., & Penny, W. (2003). Dynamic causal modelling. *NeuroImage*, *19*(4), 1273-1302.
- Friston, K. J., Holmes, A. P., Price, C., Büchel, C., & Worsley, K. (1999). Multisubject fMRI studies and conjunction analyses. *NeuroImage*, *10*(4), 385-396.
- Frith, C. D. (2012). The role of metacognition in human social interactions. *Phil. Trans. R. Soc. B*, *367*(1599), 2213-2223.
- Fujita, K. (2009). Metamemory in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Anim Cogn*, *12*(4), 575-585. doi:10.1007/s10071-009-0217-0
- Fujita, K. (2010). Comparative studies of metacognition. *Japan Psychological Review*, *53*(3), 270-297. <http://ci.nii.ac.jp/naid/40018268830>
- Gabbott, P. L., Warner, T. A., Jays, P. R., Salway, P., & Busby, S. J. (2005). Prefrontal cortex in the rat: projections to subcortical autonomic, motor, and limbic centers. *Journal of Comparative Neurology*, *492*(2), 145-177.
- Gass, J., & Chandler, L. (2013). The plasticity of extinction: contribution of the prefrontal cortex in treating addiction through inhibitory learning. *Frontiers in psychiatry*, *4*.
- Goupil, L., Romand-Monnier, M., & Kouider, S. (2016). Infants ask for help when they know they don't know. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *113*(13), 3492-3496.
- Gourgey, A. F. (1998). Metacognition in basic skills instruction. *Instructional science*, *26*(1-2), 81-96.
- Gozzi, A., & Schwarz, A. J. (2016). Large-scale functional connectivity networks in the rodent brain. *NeuroImage*, *127*, 496-509.
- Griffin, D. R. (2003). Significant uncertainty is common in nature (Commentary within the paper, Smith et al (2003). The comparative psychology of uncertainty monitoring and metacognition). *Behavioral and Brain Sciences*, *26*(3), 346.

- Gusnard, D. A., Akbudak, E., Shulman, G. L., & Raichle, M. E. (2001). Medial prefrontal cortex and self-referential mental activity: relation to a default mode of brain function. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *98*(7), 4259-4264.
- Hämmerer, D., & Eppinger, B. (2012). Dopaminergic and prefrontal contributions to reward-based learning and outcome monitoring during child development and aging. *Developmental Psychology*, *48*(3), 862.
- Hampton, R. R. (2001). Rhesus monkeys know when they remember. *Proc Natl Acad Sci U S A*, *98*(9), 5359-5362. doi:10.1073/pnas.071600998
- Hampton, R. R. (2009). Multiple demonstrations of metacognition in nonhumans: Converging evidence or multiple mechanisms? *Comparative Cognition & Behavior Reviews*, *4*, 17-28. doi:10.3819/ccbr.2009.40002
- Iwasaki, S., Watanabe, S., & Fujita, K. (2013). Do pigeons (*Columba livia*) seek information when they have insufficient knowledge? *Anim Cogn*, *16*(2), 211-221. doi:10.1007/s10071-012-0566-y
- Jiao, Q., Lu, G., Zhang, Z., Zhong, Y., Wang, Z., Guo, Y., . . . Liu, Y. (2011). Granger causal influence predicts BOLD activity levels in the default mode network. *Human Brain Mapping*, *32*(1), 154-161.
- Jozefowicz, J., Staddon, J. E. R., & Cerutti, D. T. (2009). Metacognition in animals: how do we know that they know? *Comparative Cognition & Behavior Reviews*, *4*. doi:10.3819/ccbr.2009.40003
- Kao, Y. C., Davis, E. S., & Gabrieli, J. D. (2005). Neural correlates of actual and predicted memory formation. *Nat Neurosci*, *8*(12), 1776-1783. doi:10.1038/nn1595
- Kim, H., & Cabeza, R. (2009). Common and specific brain regions in high-versus low-confidence recognition memory. *Brain Research*, *1282*, 103-113.
- Kirchner, W. K. (1958). Age differences in short-term retention of rapidly changing information. *Journal of Experimental Psychology*, *55*(4), 352.
- Kirk, C. R., McMillan, N., & Roberts, W. A. (2014). Rats respond for information: Metacognition in a rodent? *J Exp Psychol Anim Learn Cogn*, *40*(2), 249-259. doi:10.1037/xan0000018

- Kornell, N., Son, L. K., & Terrace, H. S. (2007). Transfer of metacognitive skills and hint seeking in monkeys. *Psychol Sci*, *18*(1), 64-71. doi:10.1111/j.1467-9280.2007.01850.x
- Le Pelley, M. (2012). Metacognitive monkeys or associative animals? Simple reinforcement learning explains uncertainty in nonhuman animals. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, *38*(3), 686.
- Maniscalco, B., & Lau, H. (2012). A signal detection theoretic approach for estimating metacognitive sensitivity from confidence ratings. *Conscious Cogn*, *21*(1), 422-430. doi:10.1016/j.concog.2011.09.021
- Maril, A., Simons, J. S., Mitchell, J. P., Schwartz, B. L., & Schacter, D. L. (2003). Feeling-of-knowing in episodic memory: an event-related fMRI study. *NeuroImage*, *18*(4), 827-836. doi:10.1016/s1053-8119(03)00014-4
- Maril, A., Simons, J. S., Weaver, J. J., & Schacter, D. L. (2005). Graded recall success: an event-related fMRI comparison of tip of the tongue and feeling of knowing. *NeuroImage*, *24*(4), 1130-1138. doi:10.1016/j.neuroimage.2004.10.024
- Maril, A., Wagner, A. D., & Schacter, D. L. (2001). On the tip of the tongue: An event-related fMRI study of semantic retrieval failure and cognitive conflict. *Neuron*, *31*(4), 653-660.
- McCurdy, L. Y., Maniscalco, B., Metcalfe, J., Liu, K. Y., de Lange, F. P., & Lau, H. (2013). Anatomical coupling between distinct metacognitive systems for memory and visual perception. *J Neurosci*, *33*(5), 1897-1906. doi:10.1523/JNEUROSCI.1890-12.2013
- McLaren, D. G., Ries, M. L., Xu, G., & Johnson, S. C. (2012). A generalized form of context-dependent psychophysiological interactions (gPPI): a comparison to standard approaches. *NeuroImage*, *61*(4), 1277-1286.
- Metcalfe, J. (2008). Evolution of metacognition. *Handbook of metamemory and memory*, 29-46.
- Mumford, J. A., Poline, J.-B., & Poldrack, R. A. (2015). Orthogonalization of regressors in fMRI models. *PLoS One*, *10*(4), e0126255.
- Nelson, T. O., & Narens, L. (1990). Metamemory: A theoretical framework and new findings. *Psychology of learning and*

motivation, 26, 125-173.

- Nelson, T. O., & Narens, L. (1994). Why investigate metacognition? In J. Metcalfe & A. P. Shimamura (Eds.), *Metacognition: Knowing about knowing* (Vol. xiii, pp. 1-25). Cambridge, MA, US: The MIT Press.
- Northoff, G., Heinzl, A., De Greck, M., Bermpohl, F., Dobrowolny, H., & Panksepp, J. (2006). Self-referential processing in our brain—a meta-analysis of imaging studies on the self. *NeuroImage*, 31(1), 440-457.
- Nowak, K., Ingraham, C., McKinzie, D., McBride, W., Lumeng, L., Li, T.-K., & Murphy, J. (2000). An assessment of novelty-seeking behavior in alcohol-preferring and nonpreferring rats. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 66(1), 113-121.
- O'Reilly, J. X., Woolrich, M. W., Behrens, T. E., Smith, S. M., & Johansen-Berg, H. (2012). Tools of the trade: psychophysiological interactions and functional connectivity. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 7(5), 604-609.
- Oldfield, R. C. (1971). The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia*, 9(1), 97-113.
- Olton, D. S., Walker, J. A., Gage, F. H., & Johnson, C. T. (1977). Choice behavior of rats searching for food. *Learning and Motivation*, 8(3), 315-331.
- Pescetelli, N., Rees, G., & Bahrami, B. (2016). The perceptual and social components of metacognition. *Journal of Experimental Psychology: General*, 145(8), 949.
- Preuss, T. M. (1995). Do rats have prefrontal cortex? The Rose-Woolsey-Akert program reconsidered. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 7(1), 1-24.
- Proust, J. (2003). Does metacognition necessarily involve metarepresentation? *Behavior and Brain Sciences*, 26(3), 352-352.
- Raichle, M. E. (2015). The brain's default mode network. *Annual Review of Neuroscience*(0).
- 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 of Sciences*, 98(2), 676-682.
- Roberts, W., McMillan, N., Musolino, E., & Cole, M. (2012). Information

- Seeking in Animals: Metacognition? *Comparative Cognition & Behavior Reviews*, 8, 85-109. doi:10.3819/ccbr.2012.70005
- Schnyer, D. M., Nicholls, L., & Verfaellie, M. (2005). The role of VMPC in metamemorial judgments of content retrievability. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17(5), 832-846.
- Schraw, G., & Dennison, R. S. (1994). Assessing Metacognitive Awareness. *Contemporary Educational Psychology*, 19, 460-475.
- Schwartz, B. L. (2002). The strategic control of retrieval during tip-of-the-tongue states. *The International Journal of Creativity & Problem Solving*, 12(1), 27-37.
- Sejnowski, T. J., Churchland, P. S., & Movshon, J. A. (2014). Putting big data to good use in neuroscience. *Nature Neuroscience*, 17(11), 1440-1441.
- Seligman, M. E. (1970). On the generality of the laws of learning. *Psychological Review*, 77(5), 406.
- Shea, N., Boldt, A., Bang, D., Yeung, N., Heyes, C., & Frith, C. D. (2014). Supra-personal cognitive control and metacognition. *Trends Cogn Sci*, 18(4), 186-193. doi:10.1016/j.tics.2014.01.006
- Shimamura, A. P. (2000). Toward a cognitive neuroscience of metacognition. *Conscious Cogn*, 9, 313-323. doi:10.1006/ccog.2000.0450
- Shimamura, A. P. (2008). A neurocognitive approach to metacognitive monitoring and control. *Handbook of metamemory and memory*, 373-390.
- 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(5), 648-663.
- Sladky, R., Höflich, A., Küblböck, M., Kraus, C., Baldinger, P., Moser, E., Lanzenberger, R., Windischberger, C. (2013). Disrupted effective connectivity between the amygdala and orbitofrontal cortex in social anxiety disorder during emotion discrimination revealed by dynamic causal modeling for fMRI. *Cerebral Cortex*, 25(4), 895-903.
- Smith, J. D. (2009). The study of animal metacognition. *Trends Cogn Sci*, 13(9), 389-396. doi:10.1016/j.tics.2009.06.009
- Smith, J. D., Beran, M. J., Couchman, J. J., & Coutinho, M. V. (2008).

- The comparative study of metacognition: sharper paradigms, safer inferences. *Psychon Bull Rev*, 15(4), 679-691. doi:10.3758/pbr.15.4.679
- Smith, J. D., Couchman, J. J., & Beran, M. J. (2014). Animal metacognition: a tale of two comparative psychologies. *J Comp Psychol*, 128(2), 115-131. doi:10.1037/a0033105
- Smith, J. D., Coutinho, M. V., Church, B. A., & Beran, M. J. (2013). Executive-attentional uncertainty responses by rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *J Exp Psychol Gen*, 142(2), 458-475. doi:10.1037/a0029601
- Smith, J. D., & Schull, J. (1989). A failure of uncertainty monitoring in the rat. *Unpublished data; mentioned in Smith et al., 2003*.
- Smith, J. D., Schull, J., Strote, J., McGee, K., Egnor, R., & Erb, L. (1995). The uncertain response in the bottlenosed dolphin (*Tursiops truncatus*). *Journal of Experimental Psychology: General*, 124(4), 391.
- Smith, J. D., Shields, W. E., & Washburn, D. A. (2003). The comparative psychology of uncertainty monitoring and metacognition. *Behavioral and Brain Sciences*, 26(3), 317-339.
- Smith, J. D., Zakrzewski, A. C., & Church, B. A. (2015). Formal models in animal-metacognition research: the problem of interpreting animals' behavior. *Psychonomic Bulletin & Review*, 1-13.
- Tanaka, A., & Funahashi, S. (2007). Neurophysiological approaches to metamemory using primates. *Primate Research*, 23(2), 91-105.
- Terrace, H. S., & Son, L. K. (2009). Comparative metacognition. *Curr Opin Neurobiol*, 19(1), 67-74. doi:10.1016/j.conb.2009.06.004
- Uylings, H. B., Groenewegen, H. J., & Kolb, B. (2003). Do rats have a prefrontal cortex? *Behavioural Brain Research*, 146(1), 3-17.
- Uylings, H. B., & van Eden, C. G. (1991). Qualitative and quantitative comparison of the prefrontal cortex in rat and in primates, including humans. *Progress in Brain Research*, 85, 31-62.
- Van Den Heuvel, M. P., & Pol, H. E. H. (2010). Exploring the brain network: a review on resting-state fMRI functional connectivity. *European Neuropsychopharmacology*, 20(8), 519-534.
- Vogt, B. A., & Paxinos, G. (2014). Cytoarchitecture of mouse and rat cingulate cortex with human homologies. *Brain Structure and Function*, 219(1), 185-192.

- Watson, J. B. (1913). Psychology as the behaviorist views it. *Psychological Review*, *20*(2), 158.
- Weinstein, B. (1941). Matching-from-sample by rhesus monkeys and by children. *Journal of Comparative Psychology*, *31*(1), 195.
- Wells, A. (2005). The metacognitive model of GAD: Assessment of meta-worry and relationship with DSM-IV generalized anxiety disorder. *Cognitive Therapy and Research*, *29*(1), 107-121.
- Whitebread, D., Coltman, P., Pasternak, D. P., Sangster, C., Grau, V., Bingham, S., . . . Demetriou, D. (2009). The development of two observational tools for assessing metacognition and self-regulated learning in young children. *Metacognition and Learning*, *4*(1), 63-85.
- Yuki, S., & Okanoya, K. (2014a). Behavioral correlates of 50-kHz ultrasonic vocalizations in rats: Progressive operant discrimination learning reduces frequency modulation and increases overall amplitude. *Animal Behavior and Cognition*, *1*(4), 452-463. doi:10.12966/abc.11.03.2014
- Yuki, S., & Okanoya, K. (2014b). Relatively high motivation for context-evoked reward produces the magnitude effect in rats. *Behav Processes*, *107*, 22-28. doi:10.1016/j.beproc.2014.07.007