

第 107 回日本精神神経学会学術総会

教 育 講 演**誤った知覚から世界に関する修正不能な信念が生じる脳内メカニズム**

乾 敏 郎 (京都大学大学院情報学研究所)

本稿では統合失調症に見られる陽性症状，すなわち幻覚や被害関係妄想などに関する最近の理論を解説する。まず，ベイズ推定に基づく視覚理論，および，我々が提唱した視覚皮質の計算理論を解説する。これらの理論は，ヘルムホルツの無意識的推論を実現する神経回路を示唆するものである。次に，自己主体感や自己モニタリングにとって重要となる行為の予測メカニズムについて説明する。最後に，最近の脳イメージング研究に基づいて，統合失調症の陽性症状を説明するための概念的枠組みについて議論する。

<索引用語：統合失調症，幻覚，妄想，ベイズ推定，誤信念>

In this paper, we outline a recent theory of positive symptoms of schizophrenia, such as hallucination and delusions of passivity experiences. We first introduce a vision theory based on Bayesian estimation and our computational theory of visual cortical areas. These suggest implementations of Helmholtz's theory of unconscious inference in the brain. Next, we show the mechanisms for predicting consequences of motor actions, which is important for sense of self-agency and self-monitoring. Finally, we discuss the conceptual framework explaining positive symptoms in schizophrenia based on recent brain imaging studies.

<Key words: schizophrenia, hallucination, delusion, Bayesian estimation, false belief>

本稿では統合失調症の陽性症状である幻覚と妄想を説明できる枠組みを考察する。まず，この枠組みにおける健常者の認知機能の基盤メカニズムを説明し，それに基づいて統合失調症において陽性症状が生じる理由について考察する。

I. 安定な視覚世界の形成機構

精神疾患でよく見られる現象に，妄想と受動性がある。これらの脳内メカニズムにアプローチする重要な出発点となるのが，かつてヘルムホルツ

の呈した疑問である。ヘルムホルツは，なぜ目を動かしても世界が止まって見えるのかという疑問を持った。目を動かすと網膜像は流れてしまうのに，私たちには止まった世界が見えるのはなぜか，ということである。頭や眼を動かせば，対象は静止していてもその網膜像は動く。したがって，像の動きに関する何らかの修正が脳内でなされて，このような安定した視覚世界が作り上げられているものと考えねばならない。この問題を解明するために，von Holst が次のような実験を行っ

第 107 回日本精神神経学会学術総会=会期：2011 年 10 月 26～27 日，会場：ホテルグランパシフィック LE DAIBA，ホテル日航東京

総会基本テーマ：山の向こうに山有り，山また山 精神科における一層の専門性の追求

教育講演 誤った知覚から世界に関する修正不能な信念が生じる脳内メカニズム 座長：加藤 忠史 (理化学研究所脳科学総合研究センター)

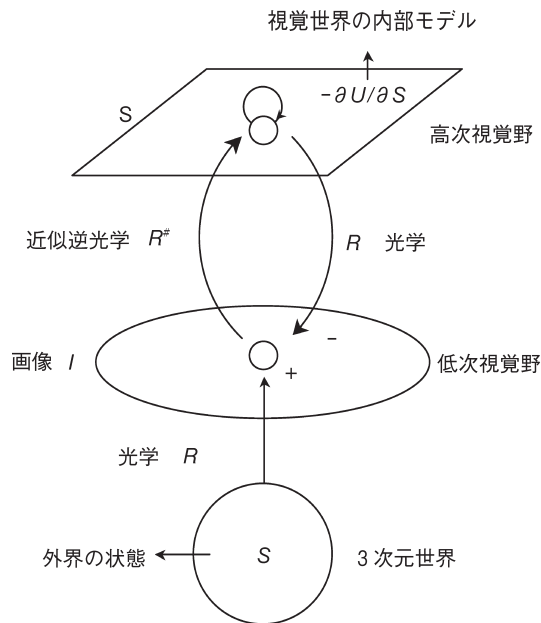


図1

た^{22,23}。まず被験者の眼筋を麻酔によって麻痺させて、眼を動かそうとしても眼球が動かないような状態をつくる。このとき、右に眼を動かそうと思ったら世界はどのように見えるのだろうか。これを検証するのが彼の実験の目的だった。そして実際に観察してみると、右に眼を動かそうとした場合、世界の像は右の方に動いて見えることがわかった。von Holst は、私たちが自己の運動指令信号を使って網膜像の動きをキャンセルしているために、こうした現象が生じるのだと考えた。すなわちこの実験により、自己の運動指令信号を使って網膜像の動きを補正することで、私たちの視覚世界の安定性が実現されていることが明らかになったのである。ここで重要なのは、運動指令によって感覚情報の変化（すなわち網膜像の動き）が推定されているということである。

II. 視覚世界の形成機構

なぜ私たちには今見えているように外界が見えるのだろうか。私たちが見ている世界すなわち視

覚世界は、網膜に入ってくるデータから外界の構造を脳内で推定した結果であるといえる。つまり基本的にヘルムホルツの無意識的推論を行っているのである。では脳はどのようにこれを実現しているのだろうか。視覚科学では、このプロセスをベイズ推定の枠組みでとらえている。視覚システムは何らかの制約条件を用いて、2次元網膜像から3次元構造を推測する。ベイズの定理を用いると、これは次のように書くことができる（補遺参照）。

$$P(\text{構造} | \text{網膜像}) \propto P(\text{網膜像} | \text{構造}) \cdot P(\text{構造})$$

右辺第1項は条件付確率であり、この場合光学系（広い意味で撮像系だけでなく神経の前処理を含めてもかまわない）の特性を表している。第2項はどのような構造が出現しやすいかを表しており、問題の制約条件となる。この制約条件の下で、多くの可能性の中から事後確率を最大にする構造を計算し、それを実際に眼前にある世界の構造だと推定するのである。これを最大事後確率推定（Maximum a posteriori estimate : MAP 推定）という。事前確率が与えられた場合、ベイズの定理から事後確率が計算でき、これを最大にする構造によって網膜像が生成されたとみなす。

我々は、このような推定過程が脳内で以下のように実現されていると考えた¹⁰。外界の様々な構造や属性を S で表すことにしよう。そして大脳では網膜像 I からこの S が推定されると考える。我々は、視覚大脳皮質が網膜像から大まかに構造 S を推定する過程 ($R^{\#}$)、推定された構造 S から網膜像 I を計算する内部モデル (R)、および S の内部モデル（すなわち構造の事前確率）を用いて、視覚の問題を解く計算理論とアルゴリズムを提案した。視覚計算は基本的には MAP 推定だと考える。図1で、2次元網膜像データ I は視覚低次中枢に、視覚世界の構造 S は視覚高次中枢に表現されている。高次から低次への逆方向神経結合は、網膜像生成過程 R の順方向モデルを与える。一方、低次から高次への順方向神経結合は、網膜像生成過程 (R) の逆の過程 R^{-1} の近似逆

モデル R^* を与える。そして高次中枢内の固有神経結合は S の内部モデルを表現している。網膜像 I が入力されると、低次から高次への順方向神経結合によって S の粗い推定値 $R^*(I)$ が計算されるが、これは MAP 推定にはなっていない。そこで本モデルでは、引き続き順方向・逆方向結合をループで用いる繰返し計算モードを想定する。高次中枢の推定 S から逆方向結合によって、網膜像データの推定値 $R(S)$ が計算され、それが低次中枢で実際の網膜像と比較されて誤差 $I - R(S)$ が求められる。この誤差が順方向結合を通して高次中枢に戻されて、 $R^*\{I - R(S)\}$ が入力される。一方、高次中枢内の固有神経結合は外界の構造の事前確率を与えている。この繰返し計算によって、入力網膜像をよく説明し、かつ内部モデルに照らしてより確率の高い、視覚世界の推定値が、安定平衡状態として求められる。

III. 脳内での予測制御

運動指令が出てから手が動くまでの時間は 0.1 秒以上ある。手が動いたことを確認するには、自分の手を見ればよい。だが、視覚情報が脳の中枢に到達するまでにも、やはり遅れがある。これを踏まえると私たちは、外界で起きたことを常に 0.1 秒くらい遅れて見ていることになる。しかし実際にはそのようなずれが生じているとは考えにくい。たとえばスポーツの場面を考えればわかるように、外界に対してそのような遅れた動作をしているようには見えない。おそらく私たちは脳内で常に予測制御を行っていて、視覚においても予測的な認識をしているのだろう。運動指令が出てから自分の感覚フィードバックを使えるまでには 200~300 ミリ秒位の遅延があり、さらに、神経系に存在するさまざまなノイズの影響を受けて遅延は増大することになる。これが予測制御の重要となる理由である。

ここで脳内の予測制御について、全体的なスキームを考えてみたい。私たちは自分の手の内部モデルを利用し、自分の運動指令を頭の中でコピーすることで、「手はこう動くはずだ」ということ

を無意識にモニターしていると考えられる。しかし自分の身体モデルを使うだけでは、ノイズなどの影響で正確に予測できない。そこで、実際に手を動かした結果生じる感覚フィードバックで、予測の正しさをチェックすると考える。このとき、感覚フィードバックもやはり遅れて伝わってくるので、少し過去にさかのぼって予測との差分をとる必要がある。こうして得られた誤差を利用することで予測を更新することができる。ここで重要なことは、自分の身体モデルを利用して手の動きを予測している点である。つまり我々は、自己の運動指令から感覚フィードバックを予測し、実際との誤差を利用してより正確な予測をしているのではないかと考えられる (図 2)。

以上のような仮説を背景に、我々は自己運動と外部運動の予測・推定に関わる神経基盤の違いを検討した¹⁴⁾。実験では被験者に、スクリーン上を正弦波状に運動するターゲットに対し、マウスカーソルを使って追跡 (トラッキング) させた (図 3)。このとき、ターゲット (外部物体)、あるいはマウスカーソル (自己) の運動のいずれかが、追跡の途中で一時的に視覚遮断される試行をランダムに設けた。このような運動をしているときの脳活動を分析したところ、視覚遮断なしの試行に比べ、ターゲット、あるいはマウスカーソルが視覚遮断される試行に共通して、前補足運動野 (pre-Supplementary Motor Area : pre-SMA) の活動が見られた。また後部頭頂皮質 (Posterior Parietal Cortex : PPC) では、ターゲットとカーソルの視覚遮断においてそれぞれ、左右半球の側性が見られた。前者では右半球の上/下頭頂小葉 (Superior Parietal Lobule/Inferior Parietal Lobule : SPL/IPL) が、後者では左半球の IPL が高い活動を示した。この結果から、pre-SMA は自己、他者運動に依存しない視覚運動の内的なイメージ化に関連し、後部頭頂皮質における左 IPL, 右 SPL/IPL はそれぞれ自己、他者の内的な運動推定に関与することが示唆された。以上の結果は、我々がこれまで行ってきた腕や手指の模倣、および道具使用のイメージ化に関する研

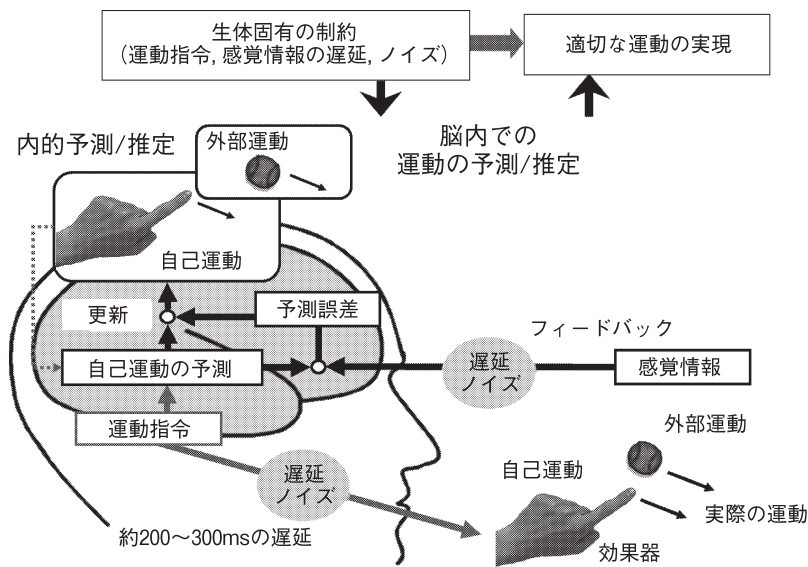


図2

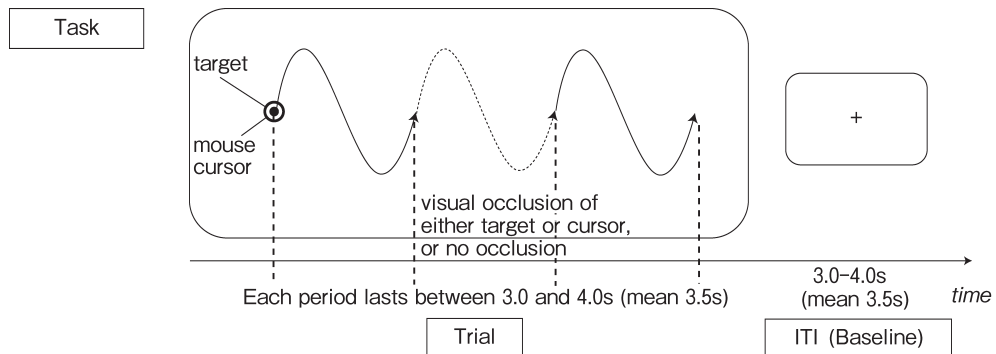


図3

究の結果とよく対応している^{8,9,12,20,21)}。また我々が提案してきた到達把持運動の実験やモデルともよく対応する結果である^{7,16-19)}。

IV. 予測とイメージの脳内回路

動く点をトラッキングする場合や曲線をトレースする場合などでは、まず、現在の効果器の状態と目標状態とを比較し、運動指令が運動野や小脳で生成される。この運動指令が効果器に送られ、

実際の運動が実現されるのに並行して、頭頂葉にも同様の運動指令が遠心性コピーとして送られる。この運動指令と現在の効果器の状態推定を入力として、運動によって変化する効果器の状態予測が行われる。III章で述べた実験結果から、こうした状態予測、および体性感覚野からの自己受容感覚フィードバックに基づく状態推定が左IPLで行われると考えられる¹⁴⁾。また我々の先行研究から、この状態推定と視覚フィードバックとの誤差の評

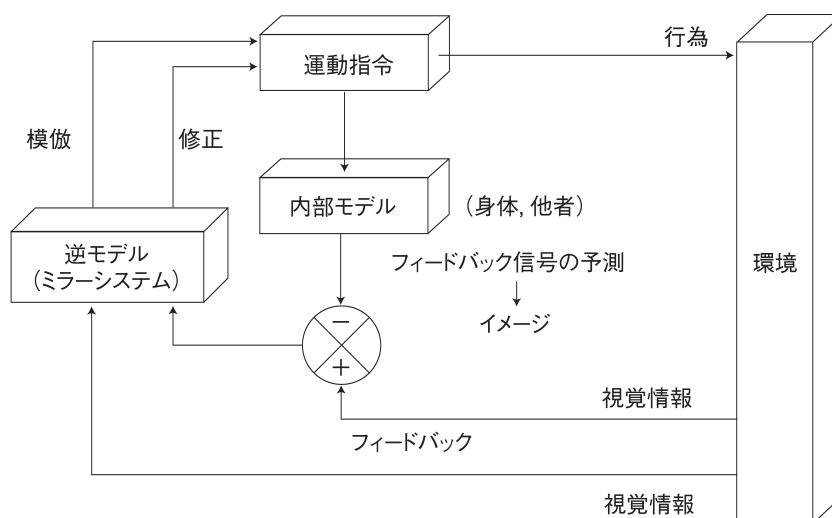


図 4

価には右頭頂間溝 (Intra-Parietal Sulcus: IPS) が関与すること, 右側頭頭頂接合部 (Temporo-Parietal Junction: TPJ) が視覚運動誤差と状態推定の適切な統合に関連することが示唆されている^{13,15)}。さらに前述した通り, 外部 (外界) 運動の推定の際には右 SPL/IPL が過去の視空間情報を利用した運動予測・推定に関連し, そして動作主が自己か外部かに関わらない視覚運動イメージ化には pre-SMA が関連する¹⁴⁾。

この予測制御のメカニズムは, 以下に示すようなカルマンフィルタの枠組みで記述することができる。

(内部モデルによる身体または外界の予測)

+ (身体または外界の感覚信号の予測と実際に生じた感覚信号との誤差)

ここでの内部モデルとは, 身体や外界の対象に対する知識のことである。これまで述べてきたように, このような内部モデルを用いた予測や予測誤差は, 頭頂葉の特定の部位で計算されることが示唆されている。また, 遠心性コピーから予測される感覚フィードバックは感覚信号と同じ役割を果たすといえる。我々はこのことを踏まえ, イメージ生成とは感覚フィードバックが生じないとき

の, 内部モデルによる感覚信号の予測に相当するのではないかと考えている (図 4)。

V. 自己主体感と自己所有感

本稿で扱う話題には, 自己主体感や自己所有感といった感覚も重要な要素である。自己主体感 (sense of self-agency) は, 「ある動作を自分自身が行った」という感覚のことをいう。一方, 自己所有感 (sense of self-ownership) は, たとえば「この手は私の手だ」というような身体に関する所有感覚のことである。このうち自己主体感は, 以下のようなメカニズムになっていると考えられる。私たちの脳が何か運動指令を出すと, それに従って運動が生じ, 感覚フィードバックが返ってくる。私たちの脳内には自らのボディ・イメージやボディ・スキーマ, および運動モデルが備わっているため, 「こういう指令を出せばこのようなフィードバックが返ってくる」と予測することができる。そしてフィードバックが予測通りに返ってきた場合には, 予測機構が出力する誤差は 0 となる。このときには, 運動に対する特別な意識や注意は喚起されない。しかし, 予測と大幅に異なるフィードバックが返ってくると, その運動は自

分によってなされたものではないと感じられ、自己主体感が失われるのである。たとえば統合失調症で見られる「させられ体験 (delusion of control)」なども、このような予測そのものの障害によって引き起こされると考えられている⁶⁾。

こうした予測障害の問題に関連して、Blakemoreらは、健常者を対象とした催眠実験を行っている¹⁾。この実験では、被験者が自分で手を上げるか、もしくは滑車によって完全に受動的に手を持ち上げられるという操作が加わる。先述の通り、普通の状態では健常者は自分の運動指令から予測することができる。こうした予測機構は頭頂葉にあり、自らが動かす条件では活動は低くなる。一方、滑車によって受動的に手を持ち上げられる場合には、自分の運動指令と感覚フィードバックが食い違うために同部位の活動が活発になる。しかし協力者が催眠状態にあった場合、すなわち自分で手を上げているにもかかわらず「何か外から力が働いて上がっていた」と感じられる場合にも、受動条件と同じように頭頂葉の活動が高くなったのである。この結果からも、予測誤差が大きい場合は自己主体感が生じず、「誰かにさせられた」という感覚が生じることが示唆される。また、健常者では、前頭葉の活動が高くなれば側頭葉の活動は低くなるというような活動の逆相関が見られる。こうした逆相関は前頭葉と頭頂葉の間でも見られることが多く、前頭葉の活動が高くなれば頭頂葉での活動は低くなる。しかし統合失調症においては、このような逆相関が見られなくなるといったことも知られている¹¹⁾。

VI. 運動意図

Desmurgetらは、電気刺激を用いて行為の意識に関する実験を行っている^{3,4)}。これらの報告によると、驚くべきことに角回を電気刺激することで「自分は手を動かそうとした」という内因的な運動意図が惹起されるという。しかし実際には被験者の手は動いておらず、筋電図 (electromyogram : EMG) を計測した結果でも筋収縮は見られなかった。また、同じ被験者に

「どのように手を動かしたか」を質問したところ、はっきり回答することができなかった。一方で、運動前野を刺激した場合は、実際に手は動くが、このとき被験者は「自分の意図に反して運動を制御できない」と感じたという報告している。これは角回での活動を伴わずに運動が生じたためであろうと考えられる。すなわち、角回の活動が運動意図や気づきに繋がっているのである。角回の活動でこれらが生じる原因は、おそらく運動の順モデルのようなものが駆動されるためであろう。これが「この信号を送ればこのように動くのではないか」という予測であり、そのために運動の意図と気づきが生じるのではないかと考えられる。また、この部位はIII章で述べたようにこの部位が運動予測の中核であるという我々の結果と一致している。

このように角回は意図や気づきにとって重要であり、一方で運動前野への刺激では運動に気づくことなく運動が発現される。このとき被験者ははっきりと運動はしていないと答えており、また補足運動野に対する刺激では意図に反して抑制できない要求を感じたという。さらに角回は、意図や気づきだけでなく、幻覚とも深く結びついている。

VII. 誤信念の形成と修正不能性

統合失調症の症状の1つに、世界に関する誤信念というものがある。この誤信念が形成されるメカニズムについて考察したい。私たちはあらゆる行動に対して予測し、その予測誤差をモニターしている。健常な脳では、この予測誤差が正しく評価されているのに対して、統合失調症の患者では、この予測誤差自体が正確ではないと考えられる。したがって統合失調症では誤ったデータに基づき信念が書き換えられていき、結果として世界について誤った信念を持つに至る。換言すれば、知覚異常が学習によって誤信念を導いたということだろう。

統合失調症の患者が予測誤差を適切に評価していないことは、実験的に示されている⁹⁾。この実験では、患者に医師の役割を演じてもらう。その仮定の下で行うのは、患者役の人がさまざまな食

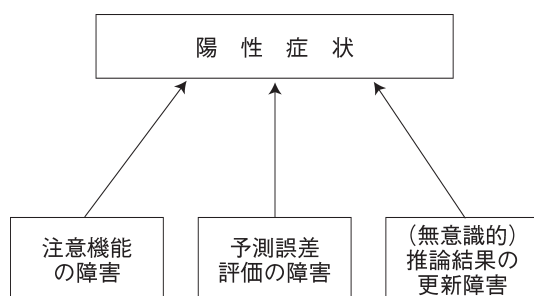


図5

べ物の組み合わせでアレルギーを起こすかどうかを診断するという課題である。学習後のテスト試行では、食べ物が1つ提示され、それがアレルギー反応を引き起こすかどうかを予測して、反応ボタンを押してもらおう。この実験では、反応の結果が医師役の患者にフィードバックされた。このとき、期待を裏切るようなフィードバックが返ってくる場合と、期待通りのフィードバックが返ってくる場合が存在する。この実験の結果、健常者が医師役を務めた統制群では、テスト試行での期待の裏切りに対して、右前頭前野の45野や46野で特徴的な活動が見られた。一方、統合失調症患者の場合には、同じ条件でこれらの領域の活動が極めて低いことがわかった。さらに、妄想スコアと右前頭前野の活動の関係を調べたところ、妄想スコアが低い場合には右前頭前野の活動が統制群とあまり差がないが、妄想スコアが高い場合にはその活動が極めて低かった。すなわち、右前頭前野の活動と妄想スコアの間に関係が見られることがわかった。以上のことから、統合失調症の患者では予測誤差が正しく評価されていないこと、したがってそれゆえに予測誤差を学習に取り込めていないということが明らかにされた。

VIII. 総合考察

統合失調症の陽性症状の基礎として、以下の2つの点が指摘されている⁹⁾。第一に、統合失調症患者では、適切な刺激と不適切な刺激の識別力が低下しているということである。そのため、課題

とは無関連な刺激に対しても、同様に注意を払ってしまうことがある。第二に、統合失調症では自己モニタリングの機能が障害されるのではないかとある。統合失調症の多くは、前述のように自己生成した行為を他者に帰属することがある。これは、新しく呈示された証拠に対して、それを自己の信念へ統合するプロセスの異常ではないかとも考えられている。

本稿では、まず視覚世界の形成について、ヘルムホルツの無意識的推論がベイズ推定の枠組みでどのように実現されているかについて述べた。ベイズ推定の枠組みは、強化学習なども繋がる枠組みであり、予測誤差あるいは仮説検証のための誤差の計測が重要である。これは自己モニタリング機能に対応しており、妄想や受動性を考える上でも大切な考え方である。同時に、世界に関する誤信念を解釈する上でも極めて重要である。

学習においては、予測誤差をできるだけ小さくするように解釈され、それに基づいて私達は世界に関する概念を変えていくことが知られている。特に強化学習においては、予測誤差がドーパミンニューロンによって伝えられ、それが学習率を調整していることもわかっている。さらにドーパミンニューロンは、ワーキングメモリの更新 (updating) や保持においても重要な役割を果たす。ドーパミンニューロンの異常によって情報の過剰な保続や情報の干渉が起こりやすくなるメカニズムについても、計算論的に明らかにされている。以上の議論を踏まえると、幻覚や妄想が生じる原因は次のようにまとめることができるだろう (図5)。

幻覚 = (顕著性の高いものへの注意機能低下) + (自己モニタリング機能の低下)

妄想 = (階層的ベイズ推定による双方向処理) + (ノイズも考慮した予測誤差評価の不全)

ただし、本稿で論じてきたベイズ推定を多階層で行う階層的ベイズ・ループに修正して考えると、幻覚と妄想を一連の流れでとらえることができ、明確に区別する必要はなくなる。また妄想におい

て信念の書き換えが進まないのは、予測誤差に対するノイズが多いことに起因すると予想される²⁾。ベイズ推定の枠組みには、ノイズが多い場合は予測誤差自体の信頼性が低下するので考慮されなくなる、といった具合に、ノイズによる調整が自然に組み込まれている。

なお最後に、このようなノイズが上昇する機構について述べたい。1つの可能性として、次のような機構が考えられる。まず NMDA 受容体の機能不全により、皮質下と中脳のドーパミンニューロンを含む皮質において、求心路の GABA 作動性脱抑制が生じる。これを経て、前頭前野の細胞外グルタミン酸塩レベルが上昇する。この結果、AMPA レセプタが刺激され、それがノイズにつながるのではないかと考えられている²⁾。

[補遺] ベイズの定理

ここでベイズの定理について簡単な例を挙げて説明する。今、2つの確率的に生ずる事象を考え、それらを x , y としよう。たとえば、 x を「泥棒が入る」という事象、 y を「窓ガラスが割れている」という事象と考えよう。泥棒が入る確率 $P(x)$ を「事前確率」、泥棒が入ったときに窓ガラスが割れている確率 $P(y|x)$ を「条件付き確率」と呼ぶ。窓ガラスが割れているときに泥棒が入ったといえる確率 $P(x|y)$ を「事後確率」と呼ぶ。一般に

$$P(y|x) \cdot P(x) = P(x|y) \cdot P(y)$$

が成り立つから、

$$P(x|y) = \frac{P(y|x) \cdot P(x)}{P(y)}$$

となる。この式から事後確率が条件付き確率と事前確率の積に比例することがわかる。

ここで、さまざまな事象 x_1, x_2, \dots, x_n がたがいに素、つまり無関係に生じるものであり、かつ、 $x_1 \cup x_2 \cup \dots \cup x_n = \Omega$ (すべての事象；基礎空間) であるとき、

$$P(y) = P(y|x_1) \cdot P(x_1) + \dots + P(y|x_n) \cdot P(x_n)$$

が成り立つので、

$$P(x_i|y) = \frac{P(y|x_i) \cdot P(x_i)}{\sum P(y|x_k) \cdot P(x_k)}$$

となる。これを「ベイズの定理」と呼ぶ。 x_1 は「泥棒が入った」という事象を、 x_2 は「子どもがキャッチボールをしている」という事象だと考えよう。 y は先ほどと同様「窓ガラスが割れている」という事象である。

文 献

- 1) Blakemore, S.-J., Oakley, D.A., Frith, C.D.: Delusions of alien control in the normal brain. *Neuropsychologia*, 41; 1058-1067, 2003
- 2) Corlett, P.R., Murray, G.K., Honey, G.D., et al.: Disrupted prediction-error signal in psychosis: evidence for an associative account of delusions. *Brain*, 130; 2387-2400, 2007
- 3) Desmurget, M., Reilly, K.T., Richard, N., et al.: Movement intention after parietal cortex stimulation in humans. *Science*, 324; 811-813, 2009
- 4) Desmurget, M., Sirigu, A.: A parietal-premotor network for movement intention and motor awareness. *Trends in Cognitive Science*, 13; 411-419, 2009
- 5) Fletcher, P.C., Frith, C.D.: Perceiving is believing: a Bayesian approach to explaining the positive symptoms of schizophrenia. *Nature Reviews Neuroscience*, 10; 48-58, 2009
- 6) Frith, C.D., Blakemore, S.J., Wolpert, D.M.: Explaining the symptoms of schizophrenia: Abnormalities in the awareness of action. *Brain Research Reviews*, 31; 357-363, 2000
- 7) Fukui, T., Inui, T.: The effect of viewing the moving limb and target object during the early phase of movement on the online control of grasping. *Human Movement Science*, 25; 349-371, 2006
- 8) Imazu, S., Sugio, T., Tanaka, S., et al.: Differences between actual and imagined usage of chopsticks: an fMRI study. *Cortex*, 43; 301-308, 2007
- 9) Inui, T., Kato, C., Matsuo, K., et al.: Neural networks involved in action imitation and prediction learning of a sequence of actions. XXVII International Congress of Psychology, Stockholm, 2000-07-23/28
- 10) 川人光男, 乾 敏郎: 視覚大脳皮質の計算理論。

電子情報通信学会論文誌, J73-D-II; 1111-1121, 1990

11) McGuire, P.K., Frith, C.D.: Disordered functional connectivity in schizophrenia. *Psychological Medicine*, 26; 663-667, 1996

12) 中村真一郎, 田中茂樹, 乾 敏郎: 指構成課題における身体順モデルの利用. *認知科学*, 10; 139-144, 2003

13) Ogawa, K., Inui, T., Sugio, T.: Separating brain regions involved in internally guided and visual feedback control of moving effectors: an event-related fMRI study. *Neuroimage*, 32, 1760-1770, 2006

14) Ogawa, K., Inui, T.: Lateralization of the posterior parietal cortex for internal monitoring of self-versus externally generated movements. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 19; 1827-1835, 2007

15) Ogawa, K., Inui, T., Sugio, T.: Neural correlates of state estimation in visually guided movements: an event-related fMRI study. *Cortex*, 43, 289-300, 2007

16) 竹村尚大, 乾 敏郎, 福井隆雄: 感覚・運動統合による到達把持運動の運動予測制御モデル. *電子情報通信学会技術研究報告*, 103; 1-6, 2004

17) 竹村尚大, 乾 敏郎, 福井隆雄: 到達把持運動における課題遂行可能性を考慮した予測制御モデル. *日本認知心理学会第2回大会*, 京都, 2004-05-08/09

18) Takemura, N., Fukui, T., Inui, T.: A stochastic feedback control model for grasping movement:

Simulation of visual occlusion. Workshop on Bridging the Gap between Sensation and Motor Control, Germany, 2006-06-13/16

19) Takemura, N., Inui, T., Fukui, T.: An online control model for prehension based on stochastic prediction considering future sensory feedback. 3rd Annual Computational Cognitive Neuroscience Conference, San Diego, 2007-11-01/02

20) Tanaka, S., Inui, T., Iwaki, S., et al.: Neural substrates involved in imitating finger configurations: An fMRI study. *NeuroReport*, 12; 1171-1174, 2001

21) Tanaka, S., Inui, T.: Cortical involvement for action imitation of hand/arm postures versus finger configuration: an fMRI study. *NeuroReport*, 13; 1599-1602, 2002

22) von Holst, E., Mittelstaedt, H.: Das reafferenzprinzip (Wechselwirkungen zwischen zentralnervensystem und peripherie). *Naturwissenschaften*, 37; 464-476, 1950

23) von Holst, E., Mittelstaedt, H.: The reafference principle (Interaction between the central nervous system and the periphery). *The Behavioural Physiology of Animals and Man. The Selected papers of Erich von Holst*. Translated by Robert Martin, Methuen, London, p. 139-173, 1973