

第2章 運動・行為における予測

1. 運動制御理論

運動・行為を予測という視点からみた場合、川人らの運動制御理論は参考になる。以下の記述は五味・川人 (1992), Wolpert (1997), Wolpert et al. (1998), Kawato (1999), Frith et al. (2000), Desmurget & Grafton (2000), Wolpert & Flanagan (2001), Blakemore et al. (2002), Blakemore & Sirigu (2003), 銅谷 (2005), Shadmehr et al. (2010) などに依っている。ここでは Blakemore et al. (2002) の図を載せておく (図 2-1)。なお、この図は Frith et al., 2000 の図と基本的に同じであり、両論文は共に運動の異常を扱っている。

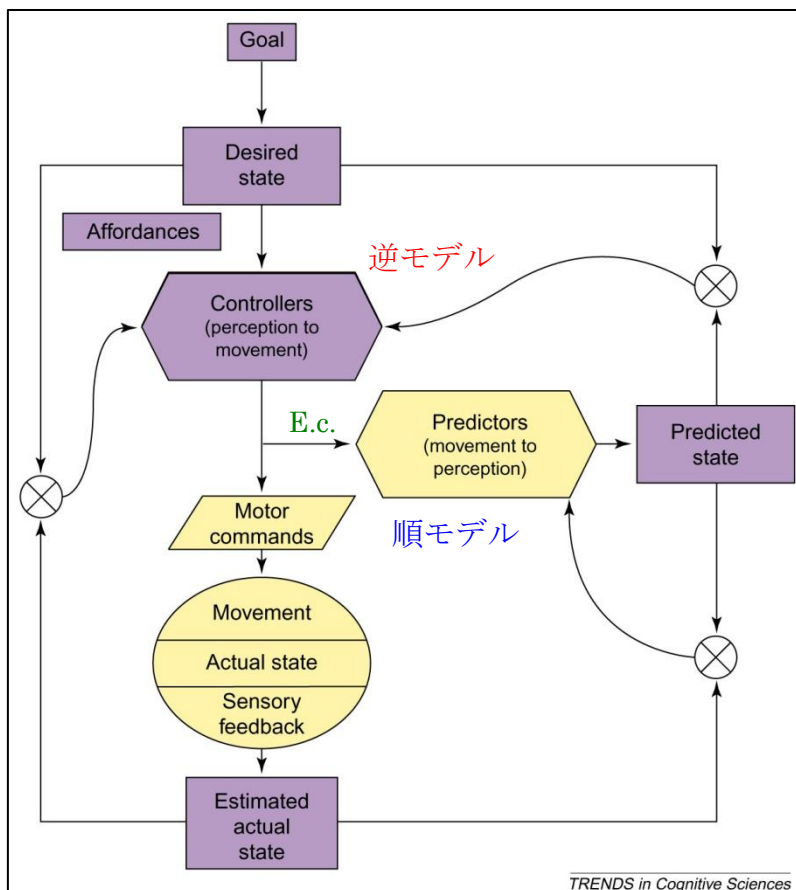


図 2-1

運動制御理論のモデル。図で紫色は意識できる要素、黄色は意識できない要素だが、ここではふれない。E.c.: 遠心性コピー。

Blakemore et al. 2002 を改変してある。

川人らは様々な context で適切に運動するには、身体や外部環境を mimic する内部モデルがあると主張する。この点で、ミラー・ニューロン・システム MNS の考えと相通じる面があるように思われる (Miall, 2003)。適応的な行動には学習が必須であるが、内部モデルは学習されると考えている。予測に関しては順モデルが主になると思われるが逆モデルも

紹介する。

内部モデル：逆モデル (inverse model; controller)

ある空間へ上腕を到達させるという単純な運動で説明する。このような目標 Goal をもった時、われわれはそれを達成する上腕の各時点における望ましい状態 (Desired state) をあらかじめにもつ。それは上腕の軌道のプランである。逆モデルはその軌道のプランを実現させる筋や関節の活動を計算し、それに基づく運動指令 (Motor command) を発令する。と同時に、運動指令の遠心性コピー (Efference copy, E.c.) を順モデルに送る。軌道の計算は無数の可能性から一つを選択することになる。その選択では、通常 cost を最小にする最適制御が考えられている。

川人らは、下の図 2-2 に示す、フィードバック誤差学習による逆モデルの制御モデルを提案した。この図に基づいて説明する。逆モデルはフィードフォワード的な運動指令を発令する。そして運動が実行された結果、視覚的、体性感覚的なフィードバックがある。それはフィードバック制御器 feedback controller に入るが、その出力は運動指令の誤差の教師信号となり逆モデルを修正する一方、フィードバック的な運動指令 Feedback motor command として、運動指令に影響を与える。フィードバック制御器は感覚座標上の誤差を運動指令座標の誤差 (Motor command error) に変換する。ただし、問題はこれらの感覚フィードバックに時間的な遅れがあり、それらに基づいて運動を修正することは有効でないことである。これを克服するオンラインの予測、予測誤差については次の順モデルのところでふれる。

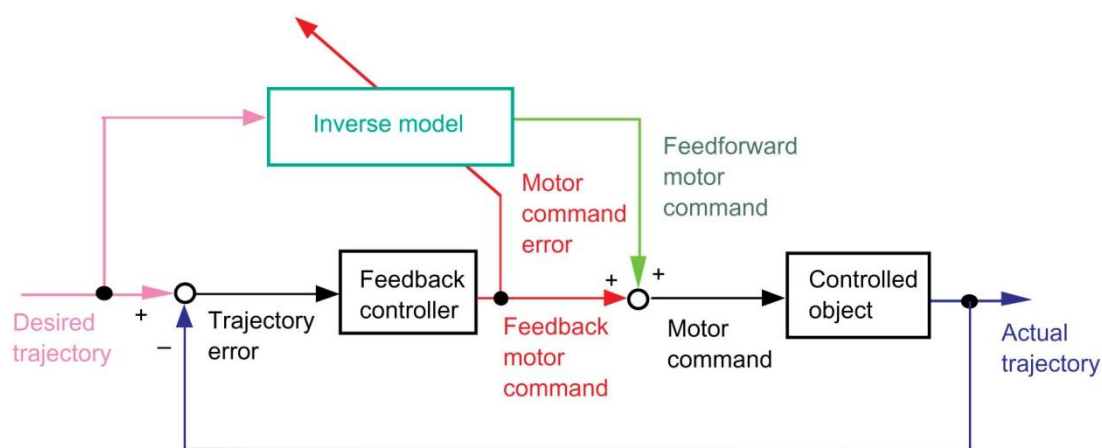


図 2-2. 川人らのフィードバック誤差学習のモデル。Wolpert et al. (1998) より。

内部モデル：順モデル (forward model; predictor)

順モデルの考えは Helmholtz に始まる。われわれは眼球を能動的に動かした場合、視野内のものは網膜上を移動するが、それらのものが実際に移動しているとは感じられない。

ところが、眼球を押すなどして受動的に動かされた場合は、外界のものは動いて見える。運動指令の遠心性コピーを利用して、眼球運動が感覚に与える影響を予期し、補正するためと考えられている。この運動指令の遠心性コピーの考えが順モデルに発展した。

順モデルが存在することの説明は **grip force-load force coupling** 現象で行われることがある。これはある重みのある物体を掴んで、例えば持ち上げる時の握る力 **grip force** は、物体が持ち上がることによる垂直方向の力 **vertical force** と同期的な変化をして、物体が手から滑り落ちることを未然に防いでいる現象である（例えば、Flanagan et al., 1993）。類似の現象を Wolpert & Flanagan (2001)は図 2-3 に示す例で説明している。この図では自分で

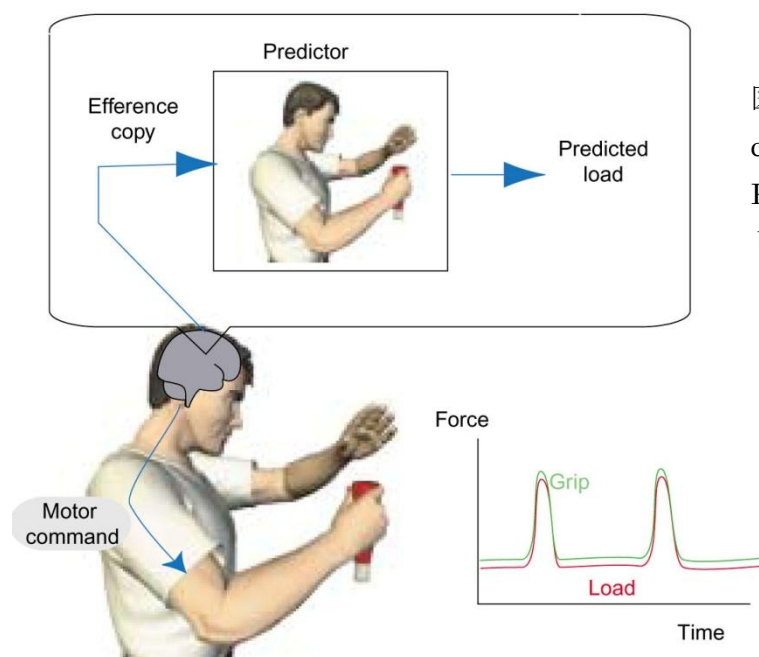


図 2-3. grip force-load force coupling の例。Wolpert & Flanagan (2001)の図を改変した。

ケチャップの瓶の底を叩いている。Predictor、すなわち順モデルが叩く運動の結果としての load force の変化を予測し、それに合わせて grip force を強めている。両者が時間的に同期しているので、瓶が滑り落ちることはない。他者が叩く場合は、運動指令の遠心性コピーがないので、同期はとれない。このような coupling は順モデルが存在することの証明になると考えられている。

運動制御理論にはいろいろな立場があると思うが、順モデルの必要性を Desmurget や Shadmehr らの考えに沿って説明する (Desmurget & Grafton, 2000; Shadmehr et al, 2010)。運動制御にはフィードフォワード、フィードバック、両者を統合的に考える 3 つの説がある。まず、フィードバックをあまり重視しないフィードフォワード的な考えが力を得たが、それはいくつかの実験結果に基づいている。例えば、自己受容感覚の遮断 deafferentation があっても、運動は正確に行われる。また、感覚フィードバックは一般に

時間遅れがあるので、それに依存しては運動が混乱してしまう。さらに、速く持続が短い運動を考えた時、運動の結果生じる感覚のフィードバックは運動の終了後に到達するので、それを利用することはできない。しかし、運動は正確に行われる。この説は次のように考える。運動前に運動指令が計算され、それが実行に移される。それはフィードバックの影響を受けない。感覚フィードバックは、それが利用可能になる運動の最後の段階で、運動を調節する（2段階説）。

フィードフォワード、フィードバックの両者を統合的に考える説（例えば、**Wolpert et al., 1995**. これは順モデルと等しい）では、フィードフォワードの側面に関しては運動指令の遠心性コピーを考える。フィードバックの側面に関しては次のように考える。効果器の状態に関する感覚情報と遠心性コピーを統合して、次の効果器の状態、運動の結果を予測する（**Predicted state**）。この場合、時間遅れはない。目標位置と運動の最終段階の予測された効果器の位置の比較で、予測誤差を計算し、運動指令を修正する。上の2段階説と異なり、オンライン・フィードバックが比較的早い時期から運動指令を調節すると考える。最終的には、順モデルの予測は実際の感覚フィードバックにより修正されることになる。すなわち、学習が起こり、適応的になる。

このような考えを支持する実験には次のものがある。**Guthrie et al. (1983)** はサルの上肢追跡課題 **saccadic tracking task** で、凝視点を消燈すると同時にサッケードの目標が **50 ms** 間点燈した。サッケードの目標が消燈し、しかしサッケードが始まる前に、上丘へ微弱な電気刺激 **microstimulation** を与えて眼球位置をサッケードの目標から遠ざけた。このような攪乱条件を与えても、サルは新しい眼球位置から目標へ到達した。暗闇かつ眼筋からの自己受容刺激を遮断しても、同じ結果が得られた。したがって、このような補償的な眼球運動は感覚刺激に依存しない遠心性コピーによるものと考えられた。

到達運動 **reaching** において順モデルが機能している証拠を **Goodale et al. (1986)** や **Bard et al. (1999)** が報告した。ここでは **Bard** らの研究を紹介する。かれらは2段階攪乱法を用いた。参加者は中央の凝視点を **1.5s / 2s** 見つめている。凝視点が消えると周辺の3つの位置（**12 / 18 / 24°**）の一つが点燈し、参加者はその刺激に眼を向け、腕を伸ばすことが求められた。1段階試行では、周辺の刺激は **1 s** 点燈し、消えたら手をもとの位置に戻すよう求められた。2段階試行では、先ず **18°** の刺激が点燈した。眼球が軌道の **1/3** に達した時に、これはサッケード抑制 **saccadic suppression** が最大になる時期である、目標の **18°** の刺激が消えると同時に **12 / 24°** の刺激が点いた（攪乱）。課題は二種類あり、目標へ向かって手を伸ばす運動の方向だけを問題にする課題と、目標へ正確に到達することが求められる課題があった。参加者は健常な人と、一人の **deafferented** な患者だったが、移動する手を見ることはできない。この方法で興味深いのは、参加者は目標が移動したことを意識せず、固定した目標に **reach** していると思っている点である。その結果、患者は視覚、自己受容感覚の入力情報がないにもかかわらず、運動をオンラインで修正し、新しい目標に到達することができた。ただし、**reaching** は健常な人ほど正確ではなかった。このこと

は遠心性コピーと感覚情報が統合されてはじめて正確な **reaching** ができることを示している。すなわち、順モデルにより運動は正確に行われる。

別の例を上げると、同じ運動でも運動指令は条件によって異なってくる。例えば、高い報酬と結びついた目標への運動は速い。また、持続の短い眼球運動で、同じ条件を反復するとスピードが低下する。ただし、目標には正しく到達する。これは眼球運動の後半で順モデルがスピードの低下を補正するように運動指令を調節していることによる (Xu-Wilson et al., 2009)。

まとめとして Desmurget & Grafton (2000) の図を掲げておく (図 2-4)。予測は実際のフィードバックには遅延がある中で正確な運動を維持するのに利用される。運動指令の発令とその感覚的結果の知覚の間の遅延は大きい。もし運動系がエラーを決定するのに目標とした望ましい結果と実際に知覚された結果を比較すると、遅延のために不正確になる。順モデルは遅延なしに運動指令の結果、状態の予測に使われ、この予測と望ましい結果が比較される。実際の感覚フィードバックの前に行為の予測された結果のフィードバックが利用できる。

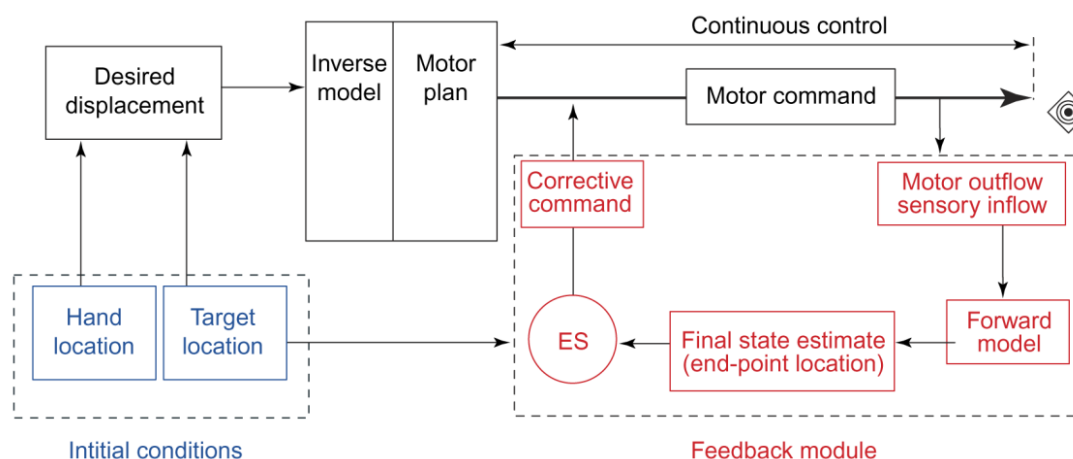


図 2-4 Desmurget & Grafton (2000)の運動制御の図。順モデルは feedback module の一部。

予測は自己の運動によって生じる感覚情報をフィルターするのに使われる。自己の運動では予測される結果と実際の結果の間に差異はないか小さい。それに対して、他者を含む外部から与えられた感覚は遠心性コピーにより予測されたものではないので、この差異は大きい。予測により自己の運動の感覚は減弱され、自他の区別がつく。他者にくすぐられた場合に比べ、自分がくすぐるとくすぐったくないのはこれによる。Shadmehr et al. (2010) は、感覚には予測と実際の入力の二つの側面があり、両者が働くことによりより正確な感覚が生じると考えている。これは第 1 章で述べた感覚・知覚における predictive coding の考えに近い。

また、内部モデル（順モデルと逆モデル）は運動学習、とくに順応 adaptation において重要な役割を果たす。学習とはこれら内部モデルの可塑的な変化、学習によると考えられる。内部モデルは身体や外部環境を mimic するので、イメージ・トレーニングなど運動のイメージ生成に関係する。さらに、模倣を含む社会的認知の基盤になっていると考えられた（Wolpert & Flanagan, 2001; Wolpert et al., 2003）。MNS との接近が予想される。

運動の経過

この理論からは、簡単な運動は以下の経過をたどり、学習が進み行動が適応的になると考えられる。

1. 願望やプランが望ましい状態をつくる。
2. 実際の状態と望ましい状態の相違から、逆モデルは適切な運動指令を発令する。
3. ひとたび運動指令が発令されると、順モデルがシステムの予測される状態を計算する。
4. その後、あるいは並行して運動が実行される。
5. 運動が実行されると、感覚フィードバックと運動指令についての知識から新しい状態が推定される（Estimated actual state）。
6. 望ましい状態と推定された実際の状態および予測された状態との誤差は逆モデルの機能を高め、予測された状態と推定された実際の状態との誤差は順モデルの機能を高める。

2. 運動制御理論の脳内表現

川人らの運動制御理論は小脳の研究に基づいているが、それとともに感覚運動の統合に関係することから頭頂葉が問題になることが多い。

逆モデル

川人のフィードバック誤差学習モデルと小脳の関係は図 2-5 に示されている。この図の色分けは前の図 2-2 に対応している。すなわち、小脳皮質に逆モデルがあると考えている。この図が示すように、苔状線維（Mossy fiber）からの入力を顆粒細胞（Granule cell）が受け、平行線維（Parallel fiber）に出力する。平行線維はプルキンエ細胞（Purkinje cell）とシナプスする。プルキンエ細胞は小脳の出力細胞で、この系はフィードフォワードの運動指令に関係すると考えられる。一方、フィードバック制御器の出力は下オリーブ核からの登上線維（Climbing fiber）を介して、プルキンエ細胞にシナプスする。これが感覚座標から運動指令座標に変換された誤差（教師）信号である。この信号が逆モデルの機能を高める、すなわち、学習を推進する。学習の神経メカニズムは、平行線維と登上線維の同時入

力で、平行線維シナプスが弱まる長期減弱（Long-term suppression, LTD）によるという（Ito et al., 1982）。

川人のモデルは追従眼球反応（Ocular-following response, OFR）で検討された。図 2-6 にそれを示す。OFR は広い視野の刺激の動きで誘発される反射的な眼球運動である。この

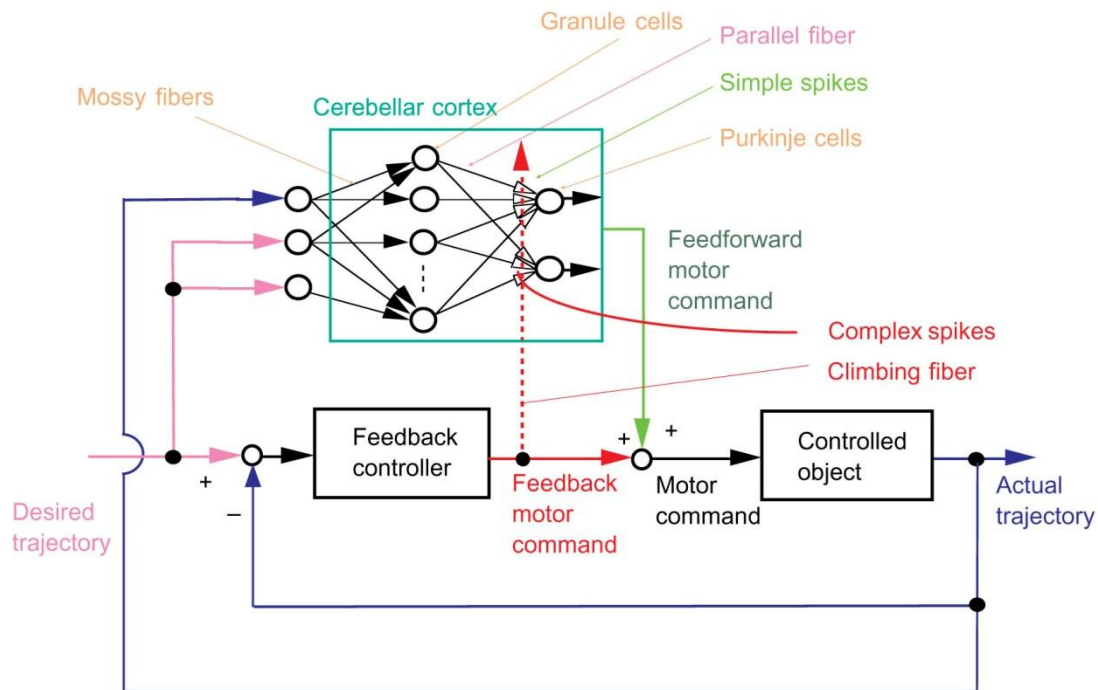


図 2-5. 川人のモデルと小脳の関係。小脳皮質に逆モデルがあると考える。Wolpert et al. (1998) より。

図は OFR に関わる神経系の模式図である。視覚刺激は網膜から外側膝状体 (LGN) を経て、視覚領野にくる。重要なのは MST (medial superior temporal) 領域で、その出力は背側橋核 (DLPN)、小脳皮質の腹側傍片葉 (VPFL) を経て、脳幹の前庭神経核から外眼筋の運動ニューロン (EOMN) に運動指令が運ばれる。小脳皮質には逆モデルがあると考えられており、小脳内の回路は図 2-5 と同じである。MST と DLPN のニューロンは全方位の方向選択性を示すが、小脳 VPFL のプルキンエ細胞は垂直と水平方向である。

副次的視覚系 (Accessory Optic System, AOS) や下オリーブ核 (Inferior olive) はフィードバック誤差に関係する。AOS には視蓋前域 (Pretectum, PT) と視索核 (Nucleus of optic tract, NOT) があり、それぞれ運動指令の上方、対側への眼球運動に関係する。AOS の出力は下オリーブ核を経て、小脳のプルキンエ細胞に運動指令誤差を運ぶとともに、脳幹の眼球運動系へ行く。

プルキンエ細胞のスパイク発射には単純スパイクと複雑スパイクがある。前者はフォワード運動指令を表象しており、後者は登上線維からの運動指令誤差を表象していると考えられる。この二つのスパイクの方向選択性は対称的である (緑が単純、赤が複雑スパイク)。

平行線維と登上線維入力でプルキンエ細胞に可塑的な変化、すなわち学習が起こることはすでに述べた。

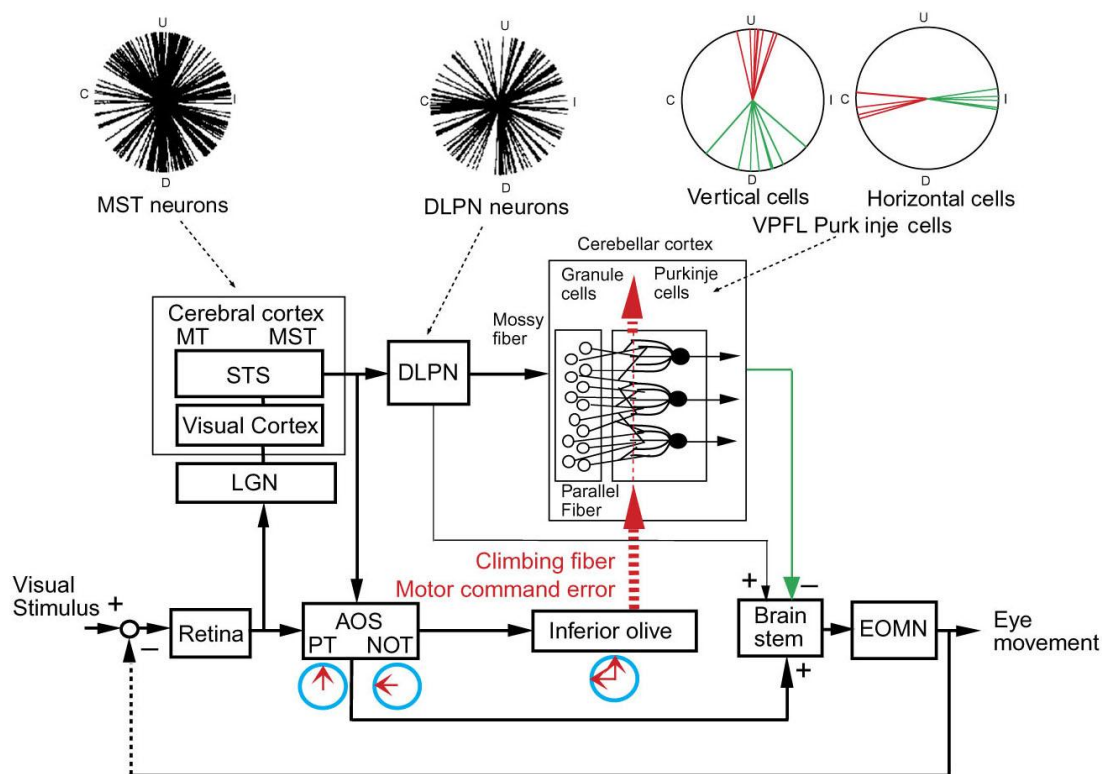


図 2-6. OFR を説明する川人のフィードバック誤差学習モデル。Kawato (1999) を改変。

順モデル

予測という観点からすると、順モデルが重要な役割を演じる。すでに述べたが、われわれが眼を動かしても、外界のものは網膜上を移動しているが、安定しているように見える。ところが、受動的に眼を動かされると外界は動いて見える。眼球運動が感覚に与える結果を予測して補正していると考えられる。このようなプロセスに関するニューロンの活動が、サルの前頭葉（LIP）で見出された（Duhamel et al., 1992）。すなわち、ある点を凝視している時、ある LIP ニューロンは受容野に提示された刺激 A に応答する。眼球を別の位置に移動させる時、そのニューロンの新しい受容野に刺激 B を眼球運動開始前に提示すると（刺激 A は消失している）、眼はまだ元の凝視点にあるにもかかわらず、したがって受容野には何も刺激はないのに、ニューロンは刺激 B に反応する。眼球運動の結果を予測しているかのような反応である。

順モデルに関する grip force-load force coupling に関して、Kawato et al. (2003) はヒトに fMRI を適用して、関連する脳領域を調べた。条件は対象（球）を移動させる grip force-load force coupling 条件、grip force だけの条件、grip が必要のない load force だけの条

件、安静条件である。その結果、右の小脳前部に **coupling** 条件で他の条件よりも活性が強い領域を見出し、また、異なる分析では左の小脳の二腹小葉に類似の活性を見出し、これらの領域が **grip force-load force coupling** に関係すると考えている。小脳変性の患者は **coupling** のパターンが健常者と異なる (Babin-Ratté et al., 1999)。例えば、対象を上に移動させる時、**grip force-load force** の **coupling** で両 **force** の最大値の時間がずれる。また、その他の **grip force** の時間経過も異なっていた。この結果は、小脳の順モデルに障害があることによると考えられた。

順モデルのオンライン フィードバックに頭頂皮質が関係するという研究が多数ある。これは順モデルが運動面 (運動指令の遠心性コピー) と感覚面の統合に関係するからだろう。頭頂葉は感覚運動統合の領域と考えられてきたから。Desmurget et al. (1999) は手が見えない状況で目標に手を伸ばす **reaching** の実験を行った。その際、目標が移動しない条件と移動する条件を設けた (2段階攪乱法)。そして、後部頭頂皮質に磁気刺激を与えて、その影響を見た。その結果、5人中4人の実験参加者は目標の移動に対応できず、移動前の目標位置に **reach** した。この結果は後部頭頂葉が順モデルに関係することを示している。

Miall et al. (2007) は次の実験を行った。実験参加者はゴーグルを着用して右手をスタートキイに置いている。当初ゴーグルは透明で、最終目標の点を見ることができる。聴覚的な刺激でキイから手を離し右方向へ手を動かす。キイから手を話すとゴーグルは不透明になり、手の動きは見えない。500-1500 ms 後に Go 信号 (音) が鳴り、前上方にある目標に手を伸ばすことが求められた。この音の 1 s 後にゴーグルは再び透明になり、目標と手の位置を見ることができた。半数の試行で Go 信号後 50 ms, 100 ms, 150 ms に小脳に磁気刺激 (TMS) が与えられた (下の図 2-7)。

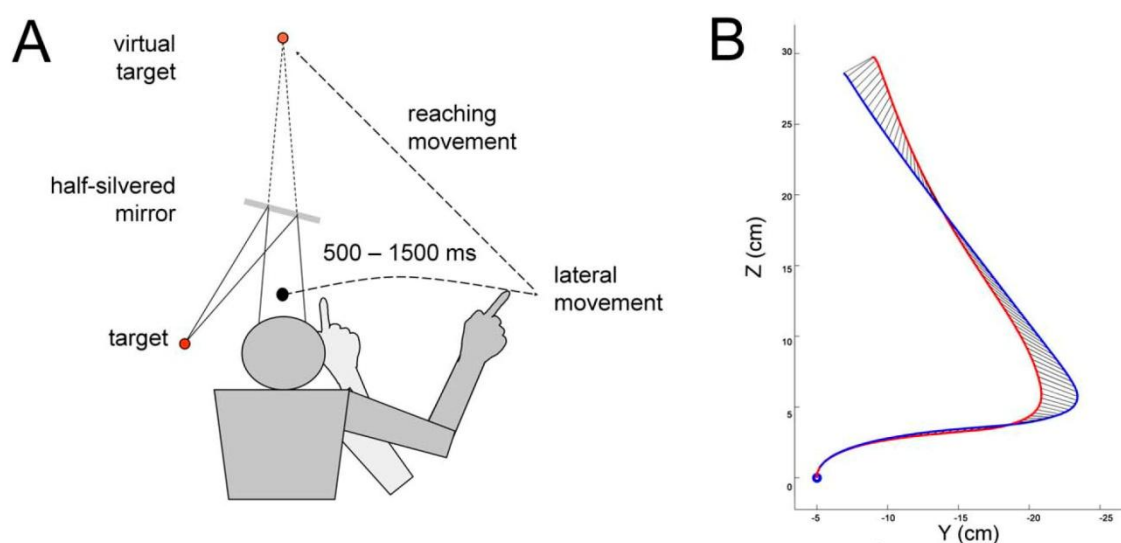


図 2-7. Miall et al. (2007) の図を改変した。B で赤が TMS あり、青がなしの手の軌道。

その結果、小脳に TMS が与えられると、そうでない時に比べて、右方向へ手を動かした時にはより左に、目標へ reach する場合はより右へずれた（上の図の赤の手の軌道）。これは小脳への TMS により、小脳にあると考えられる順モデルが働かず、少し前（最大 150 ms）の状態推定に基づいて、目標への reaching の運動指令を発令するためと考えられた。すなわち、小脳に順モデルがあると結論した。

Synofzik et al. (2008) は小脳損傷の患者が、順モデルの機能である、運動の感覚的な結果の予測の更新に障害があることを示した。また、Bhanpuri et al. (2013) は小脳損傷患者運動時の自己受容の障害があること、それは運動の予測に絡む active proprioceptive deficit であるとした。Pisella et al. (2000) は 2 段階攪乱法による目標位置の変化をオンラインで補償する 'automatic pilot' が後部頭頂皮質にあると考えた。この領域を損傷した患者はオンラインの補償に障害がみられた。これらの脳障害の結果は小脳や後部頭頂皮質に順モデルがあることを示唆している。

内部モデルは学習によって獲得される。運動学習、とくに順応 adaptation、に小脳が関係するという脳機能画像研究がある。Imamizu et al. (2000) はコンピュータ・マウスとカーソルの関係を 120° 変換させる条件で、学習の経過により小脳の活性がどのように変化するかを検討した。この研究は、学習完成後に運動の記憶は小脳から離れるという説を検討する面もあった。Imamizu らは学習の進行により、エラーの減少と関連して低下する活性、一方、次第に強まる活性があることを予測した。前者のエラー関連の活性は外側小脳の後上裂付近で広くみられ、後者の学習に伴い強まる活性は前者の活性の一部にみられた。前者はエラーに関連するので、順モデルの関与が大きいだらう。後者は順、逆両モデルが関係していると思われる。学習完成後に小脳に後者の活性があることは、運動記憶に関係する内部モデルが小脳内にあることを示している。なお、この 2 つの活性に関して Miall & Jenkinson (2005) も類似した結果を得ている。

Prism adaptation にも初期のエラーによる修正と後期の順応、spatial realignment の二つの過程がある。初期の過程に小脳と頭頂葉が関係することが分っていたが、後期については研究が進んでいなかったという。Chapman et al. (2010) はこの後期に関係する脳領域を検討した結果、右小脳の後部、右の下頭頂小葉一角回、右下頭頂小葉前部で、後期で初期よりも大きな活性がみられた。なお、参加者は右手を使用した。Inoue et al. (1997) も prism 的な状況で感覚運動学習を行わせ、特に学習の初期に主に右の後部頭頂皮質に広がる活性を見出した。後期には後中心回に活性が移るという。また、右小脳にも活性がみられた。課題が異なり、結果も一致しないところはあるが、小脳と頭頂葉が運動学習に関係している。

自己が行う行動では、運動指令の遠心性コピーにより、その結果を予測できる。したがって、予測した結果と実際の結果の差、予測誤差は小さい。いっぽう、他者が行う場合は、遠心性コピーはなく、予測は難しく予測誤差は大きい。すなわち、予測は自他の運動の区別に使われる。あるいは、感覚情報のフィルターに使われることもある。これを示す実験が **Blakemore et al. (1998)** によって行われた。皮膚刺激を自分が与えるか、他者により受動的に与えられるかの比較を行い、**fMRI** で脳の活性を測定した。その結果、小脳では自己が与えた場合が他者による場合よりも活性が小さかった。また、頭頂葉の体性感覚野でも、自己による場合の方が活性は小さく、他者による方が大きかった。著者らは小脳に運動の感覚的な結果を予測する機能があると考えている。自分でくすぐってもあまりくすぐったくないのは、このようなメカニズムによるのだろう。なお、運動制御理論の社会的認知への適用については別に述べる。

運動のイメージ生成には補足運動野などの高次の運動野の関与が知られている（このホームページの『脳と心：認知神経科学入門』を参照ください）。運動のイメージが内部モデルに関係するならば、小脳や頭頂葉の損傷による障害や脳機能画像における活性が予想される。**Sirigu et al. (1996)** は片側の頭頂皮質を損傷した患者に手や指の運動をイメージ生成させて、そのタイミングを検討した。例えば、ポインティングでは目標の大きさが小さいと通常反応はゆっくりになり、大きいと速くなる。健常者ではこのような現象は実行とイメージ生成の両方で見られる。頭頂葉損傷者の場合、損傷と同側の手では基本的に同じ結果になったが、対側の手では特にイメージ生成で、目標の大きさに関わらず、反応の持続時間は変わらなかった。**Gerardin et al. (2000)** は指の簡単な運動、複雑な運動を行っている時、イメージ生成している時に **fMRI** で脳の活性を測定した。その結果、前頭前野、高次運動領野に加えて、尾状核、そして後部頭頂皮質が、実行よりもイメージ生成に関与することを示した。**Higuchi et al. (2007)** は 16 種類の道具の使用とそのイメージ生成を行わせ、**fMRI** により脳の活性を計測した。その結果、後部頭頂皮質、補足運動野、運動前野、下前頭回弁蓋部そして小脳などに活性がみられた。小脳について詳細に検討をすると、イメージ生成では実行よりも外側部に活性があった。また、道具の種類によって活性の位置が異なることも見られた。

これらの結果は、内部モデルに関係する頭頂葉、小脳が運動野イメージ生成、すなわち内部モデルに関わることを示している。

引用文献

- Babin-Ratté, S. et al. (1999) EBR, 128:81-85
- Bhanpuri, N.H. et al. (2013) JNS, 33:14301-14306
- Blakemore, S.-J. et al. (1998) NNS, 1:635-640
- Blakemore, S.-J. et al. (2002) TICS, 6:237-242
- Blakemore, S.-J. & Sirigu, A. (2003) EBR, 153:239-245
- Chapman, H.L. et al. (2010) Neuropsychologia, 48:2595-2601
- Desmurget, M. et al. (1999) NNS, 2:563-567
- Desmurget, M. & Grafton, S. (2000) TICS, 423-431
- 銅谷賢治 (2005) 数理科学、No.509, 1-10
- Duhamel, J.-R. et al. (1992) Science, 255:90-92
- Flanagan, J.R. et al. (1993) NSL, 152:53-56
- Frith, C.D. et al. (2000) PTLSB,355:1771-1788
- Gerardin, E. et al. (2000) CC, 10:1093-1104
- Goodale, M.A. et al. (1986) Nature, 320:748-750
- Guthrie, B.L. et al. (1983) Science, 221:1193-1195
- 五味裕章・川人光男 (1992) 応用物理、10:1035-1038
- Higuchi, S. et al. (2007) Cortex, 43:350-358
- Imamizu, H. et al. (2000) Nature, 403:192-195
- Inoue, K. et al. (1997) Neuroreport, 8:3979-3983
- Ito, M. et al. (1982) JP, 324:113-134
- Kawato, M. (1999) COINB, 9:718-727
- Kawato, M. et al. (2003) PIBR, 142:171-188
- Miall, R.C. (2003) Neuroreport, 14:2135-2137
- Miall, R.C. & Jenkinson, E.W. (2005) EBR, 166:170-183
- Miall, R.C. et al. (2007) PLOS, 5:e316
- Pisella, L. et al. (2000)NNS, 3:729-736
- Shadmehr, R. et al. (2010) ARNS, 33:89-108
- Sirigu, A. et al. (1996) Science, 273:1564-1568
- Synofzik, M. et al. (2008) CB, 18:814-818
- Wolpert, D.M. (1997) TICS, 1:209-216
- Wolpert, D.M. et al. (1995) Science, 269:1880-1882
- Wolpert, D.M. et al. (1998) TICS, 2:338-347
- Wolpert, D.M. et al. (2003) PTLSB,358:593-602
- Wolpert, D.M. & Flanagan, J.R. (2001) CB, 11:R729-R732

Xu-Wilson, M. et al. (2009) JNS, 29:12930-12939

雑誌の略称

ARNS: Annual review of neuroscience

CB: Current biology

CC: Cerebral cortex

COINB: Current opinion in neurobiology

EBR: Experimental brain research

JNS: The journal of neuroscience

JP: Journal of physiology

NNS: Nature neuroscience

PIBR: Progress in brain research

PLOSB: Plos biology

PTLSB: Philosophical transaction of loyal society B

TICS: Trends in cognitive sciences