

# 脳が働く仕組みを理論的に研究する

豊泉太郎

理化学研究所 脳神経科学研究センター  
東京大学大学院 情報理工学系研究科 数理情報学専攻

## はじめに

近年の観測技術の発展によって、脳科学の実験研究は目覚ましい進歩を遂げています。しかし、脳の情報処理メカニズムは未だに多くの部分が謎に包まれています。今後は理論研究が実験研究と並ぶ主軸となって脳科学分野を牽引していくことが期待されています。そこで、本講義では物理学の手法を用いて、脳の情報処理機構を理論的に研究した試みをご説明します。統計力学 [1, 2]、情報理論 [3, 4]、動力学 [5, 6] などの考え方は脳科学分野の新たな仮説を提唱したり、脳の情報処理からヒントを得てそれを応用したりする上で有用です。以下ではこのようなアプローチで脳科学の諸問題を取り扱った例を幾つかご紹介していきます。

## 1 二つの臨界現象をつなぐ

～脳内神経ネットワークの「カオスの縁」と「雪崩現象」～

### 1.1 背景

脳内における神経活動のダイナミクスを理解する上で、二種類の臨界現象が重要とされています。臨界現象とは、二つの性質の異なる状態の境界領域で観測される特殊な現象のことです。

臨界現象の一つは、神経活動のダイナミクスが非カオス状態からカオス状態<sup>1</sup>に転じる境界領域で観測される現象で、「カオスの縁」と呼ばれています (図 1)。非カオス状態の場合は、神経活動が少し乱されても将来の神経活動に大きな差は生じませんが、カオス状態の場合は、神経活動が少し乱されると、その影響が時間とともに拡大し、将来の神経活動には大きな差が生じることになります。カオスの縁では、神経ネットワークの計算効率が高まると報告されています [1]。

もう一つは、神経ネットワーク上で連鎖的に引き起こされる神経活動の規模 (活動時間や細胞数) の分布がべき乗則<sup>2</sup>に従うために大きくばらつく現象で、「雪崩現象」 [7] と呼ばれています (図 1)。一つの神経細胞が次の時刻に活動させる神経細胞の数が平均的に 1 未満の場合、連鎖的活動は指数関数的に減衰していき、1 より大きい場合は指数関数的に増大していきます。これら

<sup>1</sup>システムが決定論的な規則によって時間発展しているのにも関わらず、一見不規則に見える複雑な振る舞いを示す状態のこと。決定論的な規則に従うシステムでは、初期状態を決めるとその後の振る舞いが一意に定まる。しかしカオスの場合は、その初期状態にわずかでも誤差が乗ると、その誤差の影響が時間とともに拡大し、後に全く異なる値を予測してしまう。この性質を初期値鋭敏性と呼び、予測の困難性につながる。また、初期値鋭敏性はバタフライ効果とも呼ばれる。これは、エドワード・ローレンツの気象モデルが初期値鋭敏依存性を示したことから、一匹の蝶が飛んで気流を乱すと将来の気象が全く違うものになるというカオスの性質を標語的に表したものである。

<sup>2</sup>変数  $x$  のべき乗を  $x^a$  と表し、実数  $a$  のことを指数と呼ぶ。累乗 ( $x^2$  など) は、べき乗の指数が自然数の特殊な場合である。ガウス分布では、確率密度関数  $p(x)$  の裾が指数関数的に急速に減衰するのに対し、「べき分布」ではべき的に ( $a$  を正の実数として、 $|x|^{-a}$  に比例して) 緩やかに減衰する。べき分布は裾が厚いために、べき分布に従う量は非常に大きな値を取ることがある。べき分布の一例として、「コーシー分布」があるが、分布の裾が厚いために分散の値が無限大となる。観測量がべき分布を示すような現象を「べき乗則」に従っているといい、雪崩現象はその一例である。べき乗則に従う現象では、多くの小規模な事象と少数ではあるが非常に大規模な事象が、同じ機構により発生する。地震の発生頻度と規模もべき乗則に従うといわれている。

の境界領域、つまり、次の時刻に活動させる神経細胞の数が平均的にちょうど1となる場合、規模はべき分布に従い、規模の大きな連鎖活動や小さな連鎖活動が生じます。

脳は臨界現象を示す境界領域付近で機能しているのではないかと考えられていますが、一般的には、カオスの縁と雪崩現象は別の現象であることが分かっています。また、これまで、これらの臨界現象の研究には別々の神経ネットワークモデルが使用されてきたため、二つの臨界現象の関係はよく分かっていませんでした。

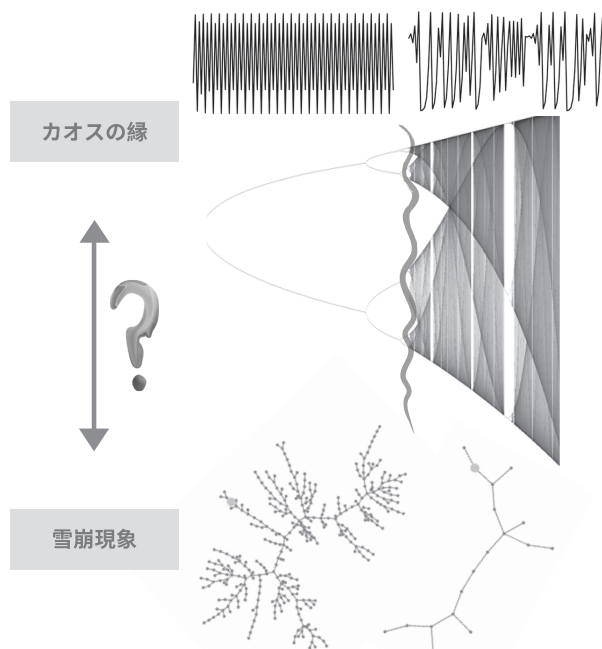


図 1: 脳内の神経ネットワーク活動における二つの臨界現象：(上部) カオスの縁の模式図。神経ネットワーク活動のダイナミクスがカオス状態になると、活動が不規則になる。(下部) 雪崩現象の可視化。トリガーとなる神経細胞（グレー）を始点として引き起こされる一連の神経活動。直接活動を引き起こした神経細胞を黒い線で結んだ。トリガーとなる神経細胞に応じて、規模の大きな連鎖活動や小さな連鎖活動が生じる。

## 1.2 研究手法と成果

脳内で神経細胞は、他の多数の神経細胞からシナプスを介して信号を受け取り、強い入力を受けると自ら活動して次の神経細胞へ信号を伝えます。この多数の神経細胞間における信号伝達を数学的に模した数理モデルを「神経ネットワークモデル」、シナプスが信号を出したときに、次の神経細胞に与える影響の強さを「シナプス強度」<sup>3</sup>といいます。

従来の研究では、解析のしやすさから、シナプス強度の確率分布がガウス分布を示す神経ネットワークモデルが研究されてきました [1, 2, 8]。ガウス分布では、確率密度関数の裾が指数関数的に急速に減衰します (図 2)。

我々は、まずこのシナプス強度がガウス分布に従う神経ネットワークモデルを解析しました。このモデルでは、シナプス強度が強くなるにつれて、非カオス状態とカオス状態が共存し、非カオス状態からカオス状態への不連続な転移 (不連続相転移<sup>4</sup>) が起こります。解析の結果、非カオ

<sup>3</sup>シナプスとは脳の神経細胞をつなぐ接合部位で、神経細胞間の信号伝達を担う。シナプスが伝達物質を放出したときに、次の神経細胞に与える影響の強さをシナプス強度と呼ぶ。

<sup>4</sup>物理学において「相転移」とは、温度などの変化によって物質が一つの相から別の相へ転移する現象である。相転

ス状態とカオス状態が離れているため、一旦転移が起こると元の状態には容易に戻れないことから、神経ネットワークの状態をカオスの縁に安定して保つことは困難であることが分かりました。

また、このモデルでは雪崩現象も観測できませんでした。シナプス強度の確率分布がガウス分布を示す場合、各シナプス強度はほとんど同じで、強度が桁違いに大きいシナプスは滅多に存在しません。そのため、同程度の強さのシナプスが協調して働くことで、神経細胞を活動させます。このモデルでシナプス強度を全体的に弱くすると、神経活動を維持できず活動が消えてしまい、反対に、シナプス強度を全体的に徐々に大きくすると、あるところで一気に多数の神経細胞が協調して次の神経細胞を活動させる状態に転移します。従ってこのモデルでは、雪崩現象で想定しているような一つの神経細胞が次の時刻に平均的に一つの神経細胞を活動させるという状況は生じません。

一方で近年、生理実験によってシナプス強度の確率分布が計測され、裾がガウス分布よりも厚い分布を示すことが報告されています。そこで、シナプス強度の分布がべき分布の一種であるコーシー分布を示す神経ネットワークモデルと、それを解析する理論を構築しました(図2)。すると、構築したモデルでは、シナプス強度が一定以上に強くなると、神経ネットワーク全体の活動度がゼロから連続的に上昇することが分かりました。それに伴い、非カオス状態からカオス状態への転移が連続的に起こり(連続相転移)、神経ネットワークの状態をカオスの縁に安定して保持できることが分かりました。さらに、このカオスの縁では、一つの神経細胞が他の一つの神経細胞を活動させるという条件が満たされ、雪崩現象が生じることが示されました。

### 1.3 今後の期待

本研究では、これまで神経ネットワークで研究されてきたカオスの縁と雪崩現象が、同じ臨界現象の別の側面として理解できることを示しました[9]。神経ネットワークは、カオスの縁において計算能力が高まるとの研究が報告されています。また、雪崩現象で特徴づけられるような脳の自発的活動が脳機能とどのように関係するかについても研究が進んでいます。今回構築したモデルおよび理論は、臨界現象と脳の情報処理との関係を理解する上で今後重要な役割を果たすと期待できます。

またカオスの縁や雪崩現象は、神経ネットワークに限らず、一般の物理システムでも広く研究されている概念です。脳がそれらをどのように利用しているかにヒントを得ることで、高感度のIoTネットワークを設計したり、計算効率のより高い人工ニューラルネットワーク<sup>5</sup>を構築したりすることが将来可能になるかもしれません。

## 2 最適な感覚統合で「主体感」を定量化

～心理実験を統一的に再現する理論～

### 2.1 背景

「主体感」とは、自らが「行動」を引き起こし、その行動をコントロールすることで、周囲に影響を与えているという感覚のことです。この主体感を被験者に直接尋ねることなく計測する代表的な方法として、「行動」と「帰結」の「時間知覚」をテストする心理実験が提案されています。

この実験では、被験者がボタンを押すと、一定時間後(実際には0.25秒後)に音が鳴ります。そして被験者は、ボタンを押した時刻(行動)と音が鳴った時刻(帰結)を推定して実験者に報告します。このとき、被験者が主体的にボタンを押した場合は、行動と音との時間差が対比条件

移は二つの相が共存する状態を伴う「不連続相転移」と、そうではない「連続相転移」がある。「臨界現象」は連続相転移に伴って起こる現象であり、ある物理量の発散などの異常な振る舞いや、特徴的な長さや時間スケールが発散して存在しなくなるなどの特異的な現象が起こる。

<sup>5</sup>神経細胞を模した計算ユニット(ニューロン)と、それらをつなぎ信号を伝達する役割を担う結合(シナプス)からなる数理モデルのこと。脳内の神経ネットワークの数理モデル化を端緒としているが、AI分野(機械学習分野)においてよく用いられている。近年注目を集めている深層学習は、ニューロンを配置した層を深く重ねた人工ニューラルネットワークで、与えられたデータを再現するように各層をつなぐシナプス強度を学習する技術である。

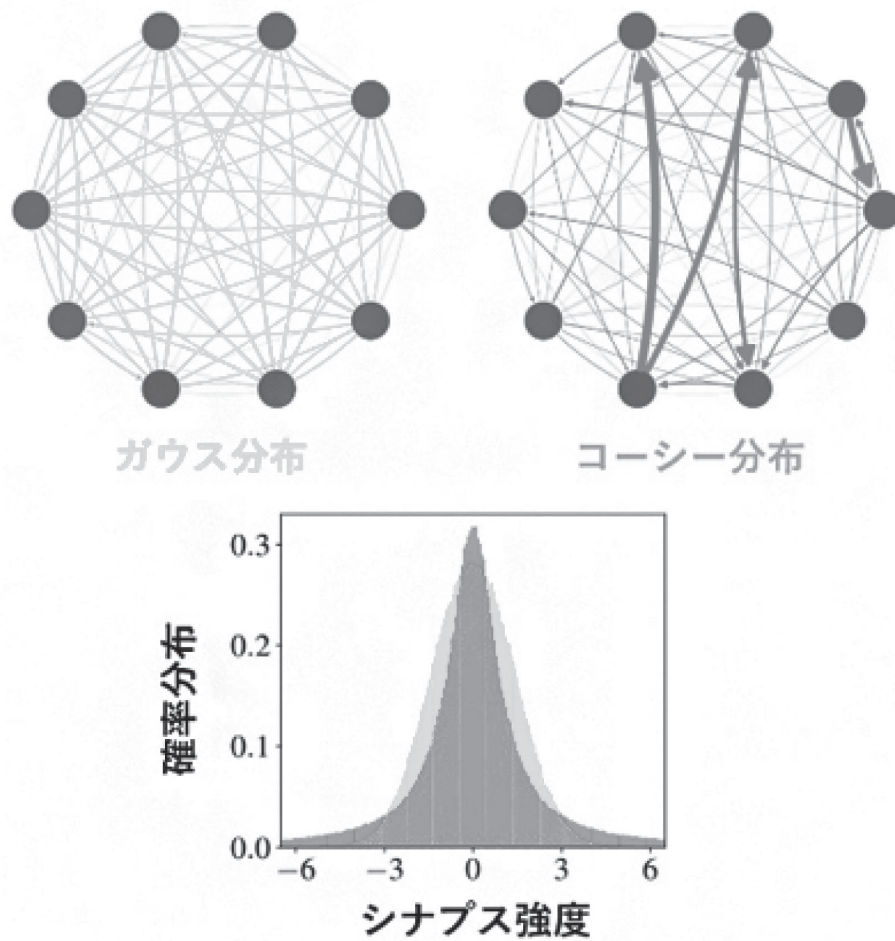


図 2: 神経ネットワークの模式図とシナプス強度の確率分布：(上部) シナプス強度がガウス分布とコーシー分布である二つの神経ネットワーク。黒丸が神経細胞を、矢印がシナプス結合（太さは強度の絶対値）を表す。(下部) 二つのシナプス強度の確率分布を示す。薄灰がガウス分布、濃灰がコーシー分布である。コーシー分布の方が、ガウス分布よりも分布の裾が厚い。



より短く感じられ、逆に、被験者が意図せずボタン押した場合（例えば、実験者が被験者の脳の運動野を外部から磁気刺激することで、指を動かした場合）は、行動と音の時間差が対比条件より長く感じられるという結果が報告されています [10]。この結果は、一般的には、被験者の行動を引き起こそうという「意思」が強い場合に、行動と帰結の間の「時間差」が短く知覚される現象と解釈されます。

しかし、この時間差の短縮は、他の要因によっても影響を受けます。例えば、「音時刻の推定精度」の違いが時間差の知覚に与える影響を調べた別の心理実験では、被験者は常に自らの意思でボタンを押しますが、音時刻の推定精度を低下させるためにバックグラウンドで雑音を流しました。すると、雑音がうるさいほど（主体感は弱いはずなのに）、時間差の短縮が大きいという結果が示されました [11]。

このように、「行動」と「帰結」の間の時間差の短縮は主体感を反映してはいるものの、時刻の推定精度にも影響されるため、主体感の定量化は容易ではありません。また、ボタンを押したときの体性感覚と音が鳴ったときの聴覚がどのように統合されて時刻推定が行われるかや、その推定過程が主体感とどのように関わるかは、これまで分かっていませんでした。

## 2.2 研究手法と成果

我々は、被験者が誤差を含む感覚（体性感覚と聴覚）を最適に統合することによって、行動時刻と音時刻を精度良く推定していると仮定し [12]、その場合にどのような推定結果が得られるかを理論的に導きました [13]。

この理論を導くにあたり重要な要素の一つは、行動と音の間に「因果関係」があるかどうかの推定です。「時間知覚」のボタンを押す実験において、仮に行動が音を引き起こした（行動と音に因果関係がある）とすれば、行動と音の時間差には一定の規則性があるはずなので、行動時刻と音時刻をその規則性に基づいて一緒に推定するほうが合理的です。一方、音が他の要因によって引き起こされた（行動と音に因果関係がない）とすれば、行動時刻と音時刻は独立であることから、個別に推定するほうが合理的です。つまり、行動時刻と音時刻を精度良く推定するためには、行動と音の因果関係の有無を同時に推定する必要があります。

もう一つの重要な要素は、時刻推定の「遅れ」（知覚の遅れ）と「ばらつき」（知覚の試行ごとのばらつき）には相関があるという点です。研究チームは、これまでの心理実験結果を解析し、時刻推定のばらつきが大きいほど知覚の遅れが大きいことを発見しました。

次に、これらの要素を統一的に扱うため、統計学におけるベイズ推定<sup>6</sup>という枠組みを用いて「最適な時間推定方法」を理論的に導出しました。その結果、主体感の強い状況では行動と音（帰結）の時間差が短く感じられ、他者によって行動が誘発された主体感の弱い状況では、行動と帰結の時間差が長く感じられるという実験結果を説明できました（図 3）。さらに、音時刻の推定精度が低いほど、行動と帰結の時間差が短く感じられるという実験結果も同時に説明できました。

上記の最適な感覚統合に基づく推定結果を導く上で、自然に計算される量として、因果関係を持った行動と帰結の認識に対する「確からしさ」が考えられます。この確からしさとは、感覚情報（体性感覚と聴覚）を受けた条件の下で、「推定した行動時刻」・「推定した音時刻」・「行動と帰結に因果関係があること」が真である確率のことを指します。研究チームは、上記の心理実験の状況で、この確からしさが想定される主体感の強弱と良く一致していることを発見しました。そこで、この確からしさを計算し、結果を数式として表現し、主体感の新しい指標として提案しました（図 4）。

## 2.3 今後の期待

上記のように、私たちは人の主体感を説明するベイズ理論を提唱しました [13]。この理論では、人は誤差を含む感覚を最適に統合して「行動」と「帰結」とその間の「因果関係」を認識している、

<sup>6</sup>条件付き確率の定義に基づいて、事前知識と観測事象をどのように組み合わせたら背後にある原因事象を最も精度よく推定できるかを定める理論。今回の研究では、行動が帰結を引き起こした場合に想定される事前知識と、実際に観測した誤差付きの感覚情報をうまく組み合わせることで行動時刻と帰結時刻を推定する。

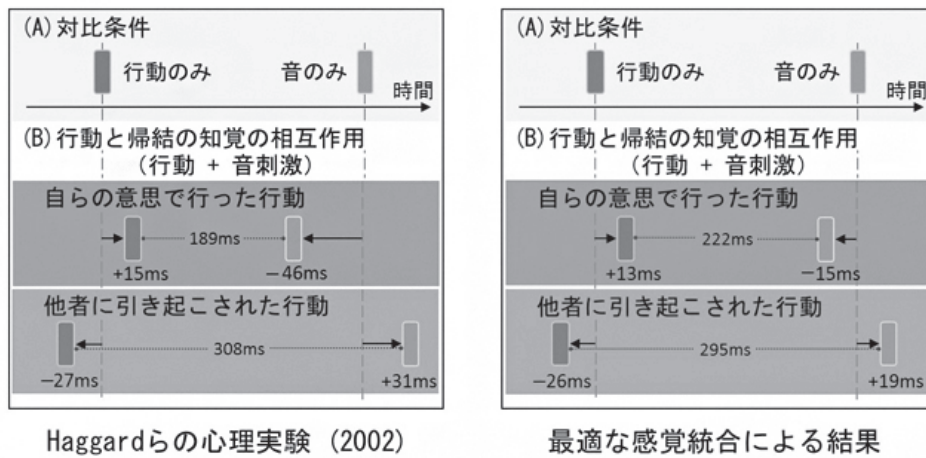


図 3: 行動と帰結の時間知覚: Haggard らの心理実験の結果 (左図)、および、今回提案した最適な感覚統合 (体性感覚と聴覚) に基づく時刻推定から導かれる結果 (右図)。今回提案した理論は、主体感が強い状況 (自らの意思で行った行動) では、行動と帰結 (音) の時間差が対比条件より短く感じられ、主体感が弱い状況 (他者に引き起こされた行動) では、行動と帰結 (音) の時間差が対比条件より長く感じられることを説明できる。

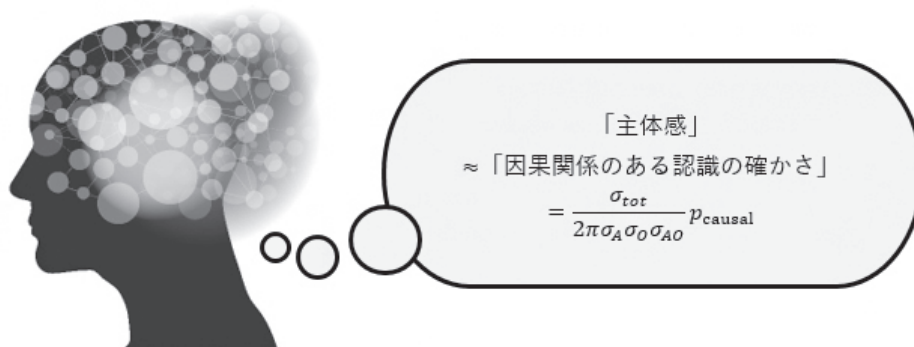


図 4: 数式として表された「主体感」の指標

と考えます。また、この時に計算される「因果関係をもった認識の確からしさ」が主体感の強弱に対応しているとしています。この理論によって、従来は統一的な理解が困難だった、主体感に関わる複数の心理実験の結果を端的に説明することができました。さらに、主体感を定量化する新しい数式も提案しました。

本理論からは、いくつかの新しい予測が導かれます。第一に、従来の心理実験では多数の試行を行って、その平均的結果に着目していました。しかし、本理論では、被験者は個々の試行ごとに行動と帰結の間の因果関係の有無を（無意識に）判定しているだろう、と予測しています。また、行動と帰結の時間差の知覚も、その判定に応じて異なるだろうと予測しています。将来、脳の計測技術が発達すれば、個々の試行ごとに因果関係の有無が判定され、主体感が生じる脳内メカニズムを明らかにできる可能性があります。

第二に、従来は、主体感を強く感じるのは行動が自らの意思によって引き起こされた場合だと考えられていました。しかし、本理論によれば、行動の意思は必ずしも必要でなく、感覚情報が鮮明で、行動と帰結の間の因果関係が強く示唆されれば、主体感を強く感じられるはずだと予測しています。つまり、モチベーションが低く主体感を感じにくい人でも、感覚情報を適切に調節することによって、主体感を高めることが原理的に可能だと予測しています。将来、バーチャルリアリティ<sup>7</sup>などの技術を用いて感覚情報やその精度を自由に調整したり、「行動」に対して予想外の「帰結」を与えたりできるようになれば、この予測を検証できるようになります。

主体感の強弱は、刑罰の判定、学習の効率、習慣の継続、対人関係などに重要な影響を与えます。また、統合失調症などの精神疾患は主体感の異常を伴います。主体感の生成メカニズムおよびその強弱が認知機能に与える影響を理解することは、将来の社会設計にインパクトを与えることを期待できます。

### 3 並列計算で感覚情報を分解

～神経回路型ハードウェアによる生命科学・工学・医学の境界領域開拓へ～

#### 3.1 背景

騒がしい場所で、複数の話者の話し声の中から特定の話者の声を聞き分けられることを「カクテルパーティ効果」と呼びます。このように脳には、複数の信号源が混在する感覚入力をうまく分解し、独立した情報として処理する能力があります。この能力を計算機上で再現するために、さまざまなアルゴリズムが提案されています。「独立成分分析 (Independent Component Analysis: ICA)」[14] もその一つです。

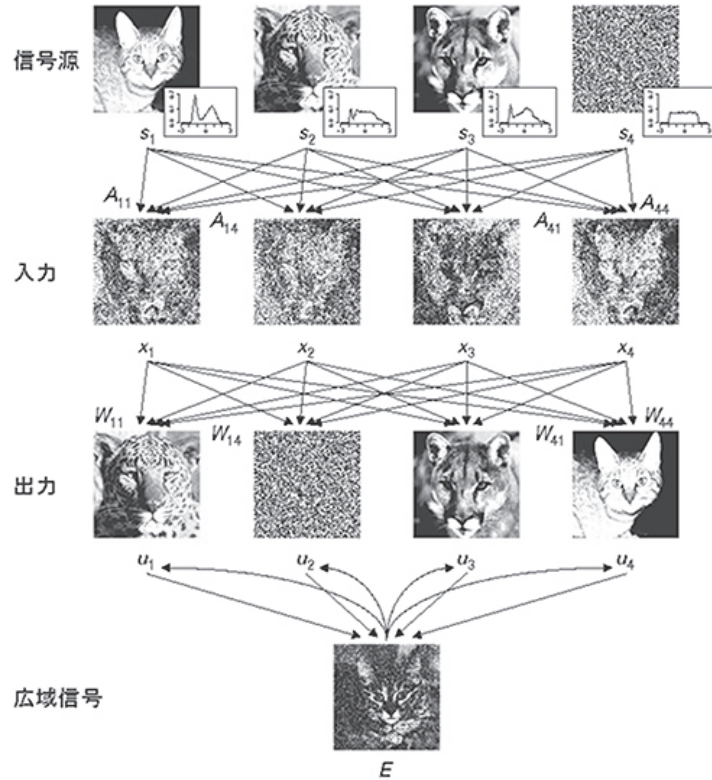
脳の神経細胞は、互いに電気信号をやり取りすることで複雑な情報処理をしています。私たちが経験を通じて学習できるのは、脳内の神経細胞間のシナプス強度が動的に変化する「可塑性」という性質を持つためです。これまでの研究から、神経細胞間で頻繁に使われたシナプス結合はより強くなり、あまり使われなかったシナプス結合はより弱くなるという「ヘブ型可塑性 (Hebbian plasticity)」によって、学習が進むと考えられています。

我々は、今回、感覚情報を表現する入力神経細胞と独立成分を抽出する出力神経細胞の間のシナプス強度 (図 5 上) を、経験に応じてどのように変化させたら ICA を実現できるかを調べ、神経回路型ハードウェアに ICA を実装可能とする新しいアルゴリズムの開発に取り組みました。

#### 3.2 研究手法と成果

脳の神経回路網を模倣した神経回路型ハードウェアで ICA を行うには、その計算方法は各神経細胞が並列・分散的に情報処理をするのに適したものである必要があります。

<sup>7</sup>現実ではないが機能としての本質は同じであるような仮想環境を、被験者の五感を含む感覚を刺激することで人工的に作り出す技術。仮想現実中では、例えば感覚情報やその精度などといった、現実世界では困難な実験的操作も被験者に対して行うことができる。そのため、主体感がどのように影響を受けるかを調べることが可能である。



EGHRの学習アルゴリズム

$\frac{dW_{ij}}{dt}$	$\propto$	$E \cdot g(u_i) \cdot x_j$
シナプス強度の変化	比例	エラー × 出力 × 入力

図 5: 神経回路モデルの構造と学習アルゴリズム：(上部) 数理モデルは、信号源  $s_i$  (1 段目)、感覚入力 (入力)  $x_i = \sum_j A_{ij}s_j$  (2 段目)、出力神経細胞の活動 (出力)  $u_i = \sum_j W_{ij}x_j$  (3 段目)、広域信号  $E = \sum_i f(u_i)$  (4 段目) からなる。ここで、 $i$  や  $j$  は複数ある信号源や神経細胞を特定するための添字、 $A_{ij}$  は信号源がどのように環境中で混じり合っているかを表現する係数、 $W_{ij}$  はシナプスの強さを表す係数、 $f$  は非線形関数である。出力神経細胞の情報表現が特定の信号源に偏るのを避けるため、広域信号によって入出力細胞間のシナプス可塑性を調節した。(下部) 学習アルゴリズムの数式。EGHR に従いシナプス強度  $W_{ij}$  を学習させると、出力神経細胞がそれぞれ独立な信号源を表現するように学習し、背後の信号源を推定できることを示した。数式中の  $dW_{ij}/dt$  はシナプス強度の時間変化、 $g$  は非線形関数。



我々はまず、神経回路の数理モデルを作成しました。現在、工学的によく用いられている計算方法では、神経細胞間に密な情報共有を必要としており、神経回路型ハードウェアに実装することは困難です。これまで、神経回路型ハードウェアへ実装可能な計算方法も提案されていますが、解析の結果、これらの従来法は信号源の分解の失敗につながる条件を多く持っており、適用範囲が狭いことが明らかになりました。さらに従来法では、実際に神経細胞間で観測されるよりも密度の高い配線が必要であることが分かりました。そのため従来法では、計算量とコストの両面の制約から、神経回路型ハードウェアで大規模なICA計算を実現することができませんでした。

一方、近年の生理実験により、ヘップ型可塑性は入出力の神経細胞の活動だけでなく、より広域に伝わる「分子信号（広域信号）」の影響も受けることが分かってきました [15]。そこで研究チームは、従来法では出力神経細胞間のシナプスが担っていた相互作用を、広域信号によるヘップ型可塑性の調節で代替することで、神経細胞間の密度の高い配線を不要とすることを目指しました。

本研究で開発した新しい計算方法では、シナプス強度の変化を「広域信号 × 入力神経細胞の活動 × 出力神経細胞の活動」という形で表現しています。広域信号は、それぞれの出力神経細胞の活動度に依存した信号を単純に足し合わせることで計算され、各シナプス結合で起こるヘップ型可塑性の速さと方向を一元的に調節する仕組みになっています (図 5)。研究チームは、広域信号に偏差（エラー）の意味があることから、新しい計算方法を「error-gated Hebbian rule (EGHR)」と名付けました [16]。

続いて、数理解析と計算機シミュレーションによって、EGHR と従来法を比較しました。そして、EGHR が従来法よりも計算の並列化に優れていること、従来法が処理できなかった時間的変動の速い信号にも対応でき適用の範囲が広がること、従来法ではうまく働かないさまざまな状況下でもICAを実行できることを示しました。特に、従来法が出力神経細胞の数と信号源の数が等しくないと働かないのに対し、EGHR は十分に多い神経細胞があれば、信号源の数が少ない場合でも、ICAを実行できることが分かりました。すなわち、EGHR では、信号源の数が動的に変化する現実的環境でも柔軟に計算できることが明らかになりました。更に、EGHR は自然画像 (図 5) や動画に対しても、ICA を容易に実現しました。

### 3.3 今後の期待

本成果で開発したEGHR [16] を神経回路型ハードウェアで実装しようという試みも進んでいます [17]。今後、このような工学実装によって大規模な現実のデータの並列処理ができるようになる可能性があります。高速な画像・音声信号の要素分解の実現など、工学や生命科学などさまざまな分野にインパクトを与えると期待できます。

また、EGHR を用いると、神経ネットワーク内の多数の神経細胞が協調的に動作することで、感覚入力の背後にある隠れた原因を読み取る過程をうまく説明できます。そのため、これまで詳細が分からなかった生命科学・工学・医学の境界領域を開拓できる可能性があります。このようなアプローチの局所的な学習則によって独立成分分析だけでなく主成分分析を実行したり [18]、状況依存的なICAにより入力信号を圧縮したり [19]、特定の状況下で非線形ICAの実行 [20] が可能になっており、今後更に応用が広がると期待できます。

## References

- [1] Taro Toyozumi and LF Abbott. Beyond the edge of chaos: Amplification and temporal integration by recurrent networks in the chaotic regime. *Physical Review E*, 84(5):051908, 2011.
- [2] Taro Toyozumi and Haiping Huang. Structure of attractors in randomly connected networks. *Physical Review E*, 91(3):032802, 2015.

- [3] Taro Toyozumi, Jean-Pascal Pfister, Kazuyuki Aihara, and Wulfram Gerstner. Generalized bienenstock-cooper-munro rule for spiking neurons that maximizes information transmission. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(14):5239–5244, 2005.
- [4] Zhengqi He and Taro Toyozumi. An information-theoretic progressive framework for interpretation. *arXiv preprint arXiv:2101.02879*, 2021.
- [5] Satohiro Tajima, Toru Yanagawa, Naotaka Fujii, and Taro Toyozumi. Untangling brain-wide dynamics in consciousness by cross-embedding. *PLoS Computational Biology*, 11(11):e1004537, 2015.
- [6] Christopher L Buckley and Taro Toyozumi. A theory of how active behavior stabilises neural activity: Neural gain modulation by closed-loop environmental feedback. *PLoS Computational Biology*, 14(1):e1005926, 2018.
- [7] John M Beggs and Dietmar Plenz. Neuronal avalanches in neocortical circuits. *Journal of Neuroscience*, 23(35):11167–11177, 2003.
- [8] Haim Sompolinsky, Andrea Crisanti, and Hans-Jurgen Sommers. Chaos in random neural networks. *Physical Review Letters*, 61(3):259, 1988.
- [9] Łukasz Kuśmierz, Shun Ogawa, and Taro Toyozumi. Edge of chaos and avalanches in neural networks with heavy-tailed synaptic weight distribution. *Physical Review Letters*, 125(2):028101, 2020.
- [10] Patrick Haggard, Sam Clark, and Jeri Kalogeras. Voluntary action and conscious awareness. *Nature Neuroscience*, 5(4):382–385, 2002.
- [11] Noham Wolpe, Patrick Haggard, Hartwig R Siebner, and James B Rowe. Cue integration and the perception of action in intentional binding. *Experimental Brain Research*, 229(3):467–474, 2013.
- [12] Yoshiyuki Sato, Taro Toyozumi, and Kazuyuki Aihara. Bayesian inference explains perception of unity and ventriloquism aftereffect: identification of common sources of audiovisual stimuli. *Neural Computation*, 19(12):3335–3355, 2007.
- [13] Roberto Legaspi and Taro Toyozumi. A bayesian psychophysics model of sense of agency. *Nature Communications*, 10(1):1–11, 2019.
- [14] Aapo Hyvärinen and Erkki Oja. Independent component analysis: algorithms and applications. *Neural Networks*, 13(4-5):411–430, 2000.
- [15] Łukasz Kuśmierz, Takuya Isomura, and Taro Toyozumi. Learning with three factors: modulating hebbian plasticity with errors. *Current Opinion in Neurobiology*, 46:170–177, 2017.
- [16] Takuya Isomura and Taro Toyozumi. A local learning rule for independent component analysis. *Scientific Reports*, 6(1):1–17, 2016.
- [17] Mohammed E Fouda, Emre Neftci, Ahmed Eltawil, and Fadi Kurdahi. Independent component analysis using rrams. *IEEE Transactions on Nanotechnology*, 18:611–615, 2018.
- [18] Takuya Isomura and Taro Toyozumi. Error-gated hebbian rule: A local learning rule for principal and independent component analysis. *Scientific Reports*, 8(1):1–11, 2018.

- [19] Takuya Isomura and Taro Toyoizumi. Multi-context blind source separation by error-gated hebbian rule. *Scientific Reports*, 9(1):1–13, 2019.
- [20] Takuya Isomura and Taro Toyoizumi. Dimensionality reduction to maximize prediction generalization capability. *Nature Machine Intelligence*, pages 1–13, 2021.