

UNIVERSITA' DEGLI STUDI DI PADOVA

Dipartimento di Fisica ed Astronomia "Galileo Galilei"

Corso di Laurea in Fisica

Relazione per la prova finale

Dimensionalità dell'attività in reti neurali

Relatore: Dott. Allegra Michele

Studente: Ruotolo Alessandro
2067079

Anno Accademico 2025/2026

Indice

1	Introduzione	3
2	Metodi	4
2.1	Teoria	4
2.2	Setup delle analisi	11
3	Risultati	13
3.1	Input stocastici ad alta dimensionalità in RNN di rango uno	13
3.2	Input stocastici in RNN di rango due	17
4	Analisi di dati reali	19
5	Discussione	22

1 Introduzione

Una delle maggiori sfide odierne nelle neuroscienze teoriche riguarda la comprensione del legame tra la struttura della connettività di una rete di neuroni e l'attività emergente della popolazione in esame. Un'area di ricerca particolarmente attiva oggi indaga l'emergenza di pattern a bassa dimensionalità nell'attività di una popolazione di neuroni all'interno di circuiti neurali a larga scala. Questo tipo di pattern si osservano comunemente nelle registrazioni neurali durante compiti comportamentali, in particolare nelle aree corticali coinvolte in funzioni di alto livello come la pianificazione motoria e il processo decisionale [3, 14, 2]. Per lo studio di reti neurali biologiche un modello ampiamente utilizzato nelle neuroscienze computazionali è quello delle reti neurali ricorrenti (RNNs) addestrate ad eseguire compiti neuroscientifici [12, 9, 1, 15]. In questo particolare modello di rete, l'attività emergente è risultato dell'interazione tra un input esterno che simula tutti i segnali informativi legati al compito (stimoli o regole) e l'input ricorrente del circuito, conseguenza diretta delle connessioni interne tra le singole unità. In particolare una classe di modelli introdotta negli ultimi anni, le reti neurali ricorrenti con connettività a basso rango, offrono un modello flessibile ed analiticamente trattabile per lo studio di questo fenomeno, rappresentando direttamente l'idea di dinamica collettiva a bassa dimensionalità. Le RNN a basso rango si basano su matrici di connettività vincolate ad essere a basso rango, ovvero presentano un numero finito di valori singolari e possono essere descritte da un ridotto insieme di vettori di connettività, le quali generano direttamente una dinamica a bassa dimensionalità.

È di particolare interesse l'indagine sull'origine della cosiddetta "attività spontanea" delle reti neurali legata alla risposta delle reti a fluttuazioni stocastiche ("rumore"), modellate tramite segnali di input che possono essere o a bassa dimensionalità, quando originati da un piccolo set di segnali stocastici altamente correlati tra unità, o ad alta dimensionalità, quando invece l'input è originato da un grande insieme di segnali stocastici non correlati tra unità. La struttura della dimensionalità della rete potrebbe variare notevolmente a seconda delle proprietà del rumore in input, in particolare della sua dimensionalità.

In questa tesi replichiamo i risultati di [6], nel quale l'autrice indaga

la risposta di reti neurali ricorrenti a basso rango ad input stocastici alto e basso dimensionali, analizzando in particolare le proprietà geometriche e statistiche dell'attività emergente tramite un'analisi delle proprietà della sua matrice di covarianza.

Inoltre, dato un caso reale di rete neurale approssimativamente a basso rango, si cercano di inferire le proprietà del rumore dall'osservazione dell'attività.

2 Metodi

2.1 Teoria

Si considera una rete neurale ricorrente stocastica (stochastic recurrent neural network, SRNN) composta da N unità, con dinamica governata dall'equazione lineare:

$$\tau \frac{d\mathbf{x}(t)}{dt} = -\mathbf{x}(t) + W\mathbf{x}(t) + U\chi(t) \quad (1)$$

dove per semplicità la scala di evoluzione temporale è impostata a $\tau = 1$. Il primo termine nel lato destro dell'equazione rappresenta il termine di dispersione, il secondo termine modella le interazioni ricorrenti tra neuroni mediate dalla matrice di connettività sinaptica W ed il terzo termine corrisponde all'input stocastico esterno. L'analisi si focalizza sull'attività generata da questo modello in regime stazionario, condizione raggiunta se la parte reale degli autovalori della matrice di connettività W è minore di 1, necessario per la stabilità della dinamica autonoma. In questo regime le proprietà statistiche dell'attività possono essere calcolate equivalentemente sul tempo o sulle realizzazioni dell'input.

Per rappresentare la connettività della rete vengono inizialmente utilizzate matrici di rango uno, che possono essere espresse come:

$$W = k\mathbf{m}\mathbf{n}^T$$

dove k è uno scalare positivo e $\mathbf{m}$, $\mathbf{n}$ sono vettori unitari N -dimensionali. Gli elementi W_{ij} quantificano la forza della connessione sinaptica dall'unità j all'unità i . Tale formulazione è ottenuta tramite Decomposizione a Valori Singolari (singular value decomposition, SVD) della matrice W , dove $\mathbf{n}$ è il vettore singolare destro, il quale racchiude l'informazione su come la rete legge gli input ricorrenti in arrivo, e $\mathbf{m}$

è il vettore singolare sinistro, che fornisce la direzione lungo la quale è diretta la risposta della rete all'input ricorrente. Questi vettori (**connectivity vectors**), caratterizzano la struttura della connettività sinaptica.

Definendo la funzione di sovrapposizione tra due vettori ν e ν' come:

$$\rho_{\nu\nu'} = \boldsymbol{\nu}^T \boldsymbol{\nu}' \quad (2)$$

otteniamo, di conseguenza, $\rho_{mm} = \rho_{nn} = 1$. In generale, la sovrapposizione tra $\mathbf{m}$ ed $\mathbf{n}$ è quantificata da $\rho_{mn} = \mathbf{m}^T \mathbf{n}$, che varia nell'intervallo $[-1, 1]$. Gli estremi di questo intervallo corrispondono, rispettivamente, ai casi in cui i vettori siano anti-allineati o coincidenti (si ottiene in questi casi una matrice W simmetrica), mentre il valore mediano 0 corrisponde al caso in cui i vettori siano ortogonali (per cui W risulta massimamente asimmetrica). L'unico autovalore non nullo della matrice W è dato da $\lambda = k\rho_{mn}$ ed è associato all'autovettore $\mathbf{m}$.

L'input stocastico è espresso in termini di un processo Gaussiano $\boldsymbol{\chi}(t)$, a media nulla, scorrelato tra unità e temporalmente bianco. Viene iniettato nella rete tramite una matrice di pesi U . La covarianza dell'input stocastico totale è dunque data da:

$$\langle U\boldsymbol{\chi}(t)[U\boldsymbol{\chi}(s)]^T \rangle = \bar{\Sigma}_{inp}\delta(t-s) \quad (3)$$

ove $\langle \cdot \rangle$ indica una media sulle realizzazioni dell'input, e indichiamo con $\bar{\Sigma}_{inp}$ la parte statica della covarianza.

Integrando sul tempo (1) e concentrandoci sul regime stazionario, si ricava (4):

$$\mathbf{x}(t) = \int_0^t \exp[(W - I)(t - u)] U \boldsymbol{\chi}(u) du \quad (4)$$

Tale espressione si può semplificare sviluppando il propagatore $\exp[(W - I)t]$, il quale presenta una forma semplice nel caso di matrici di connettività di rango uno:

$$\exp[(W - I)t] = \exp(-t) \left[I + \frac{\exp(\lambda t) - 1}{\lambda} k \mathbf{m} \mathbf{n}^T \right] \quad (5)$$

Il primo termine nella parentesi corrisponde al propagatore di una rete sconnessa, dove la dinamica è governata esclusivamente dal filtraggio locale dell'input esterno, dovuto al termine diffusivo. Il secondo termine modella invece il contributo al propagatore dato dalla matrice

W . Inserendo (5) in (4), si può esprimere l'attività in termini dei contributi di una componente locale e una componente ricorrente:

$$\mathbf{x}(t) = \mathbf{x}^{loc}(t) + \mathbf{x}^{rec}(t) \quad (6)$$

dove abbiamo definito

$$\mathbf{x}^{loc}(t) = \int_0^t \exp[-(t-u)] U \boldsymbol{\chi}(u) du \quad (7)$$

$$\mathbf{x}^{rec}(t) = k \mathbf{m} \mathbf{n}^T \int_0^t \frac{\exp[-(t-u)] \exp[\lambda(t-u)] - 1}{\lambda} U \boldsymbol{\chi}(u) du \quad (8)$$

La componente locale descrive il comportamento di una RNN non connessa e rappresenta l'integrazione temporale degli input stocastici effettuata dalle singole unità. La direzione del vettore $\mathbf{x}^{loc}(t)$ varia ad ogni istante in base alla direzione del segnale di input più recente. La componente ricorrente $\mathbf{x}^{rec}(t)$ rappresenta il contributo all'attività dato dall'integrazione temporale dei segnali ricorrenti effettuata dalle connessioni della rete. La direzione della componente ricorrente è fissa, ed è determinata dal vettore $\mathbf{m}$.

Le proprietà statistiche e geometriche dell'attività emergente possono essere ricavate dalla sua matrice di covarianza, definita come $\Sigma \equiv \langle \mathbf{x}(t) \mathbf{x}(t)^T \rangle$. calcolando la covarianza utilizzando 6 si ottiene:

$$\Sigma = \frac{1}{2} \left[\bar{\Sigma}_{inp} + \frac{k}{2-\lambda} [\bar{\Sigma}_{inp} \mathbf{n} \mathbf{m}^T + \mathbf{m} \mathbf{n}^T \bar{\Sigma}_{inp}] + \frac{k^2}{(2-\lambda)(1-\lambda)} \mathbf{m} \mathbf{n}^T \bar{\Sigma}_{inp} \mathbf{n} \mathbf{m}^T \right] \quad (9)$$

Il primo e l'ultimo termine sul lato destro dell'equazione corrispondono rispettivamente alle covarianze dei termini $\mathbf{x}^{loc}(t)$ e $\mathbf{x}^{rec}(t)$ mentre i termini tra questi compresi corrispondono alle loro covarianze incrociate. Dalla precedente equazione si ricava che la covarianza dell'attività è determinata da moltiplicazioni matriciali tra la covarianza statica dell'input stocastico ed i vettori $\mathbf{m}$ ed $\mathbf{n}$.

Per rendere più chiara la struttura geometrica della covarianza, la possiamo riscrivere come

$$\Sigma = \frac{1}{2} \left[\bar{\Sigma}_{inp} + \frac{k}{2-\lambda} [\mathbf{d} \mathbf{m}^T + \mathbf{m} \mathbf{d}^T] + \frac{\sigma k^2}{(2-\lambda)(1-\lambda)} \mathbf{m} \mathbf{m}^T \right]$$

ove $\mathbf{d} = \bar{\Sigma}_{inp} \mathbf{n}$ e $\sigma = \mathbf{n}^T \bar{\Sigma}_{inp} \mathbf{n}$. Il primo termine, corrispondente alla covarianza dell'input, può essere a basso o ad alto rango, in base

alla dimensionalità degli input, mentre i rimanenti termini sono matrici uno-dimensionali, generate da $\mathbf{m}$ e dal vettore $\mathbf{d}$, vettore la cui direzione è determinata sia da $\mathbf{n}$ che dalla covarianza dell'input.

Input stocastici ad alta dimensionalità

Consideriamo input stocastici ad alta dimensionalità, per i quali l'input ad ogni neurone della rete è scorrelato ed ha uguale varianza. Per costruire questo modello, costruiamo la matrice dei pesi U come una matrice composta da N vettori ortonormali, di conseguenza la matrice di covarianza dell'input andrà a coincidere con la matrice identità $\bar{\Sigma}_{inp} = UU^T = \mathbf{1}$ ed il vettore $\mathbf{d}$ andrà a coincidere con il vettore $\mathbf{n}$; la covarianza diventa dunque:

$$\Sigma = \frac{1}{2} \left\{ \mathbf{1} + \frac{k}{2-\lambda} \left[\mathbf{nm}^T + \mathbf{mn}^T + \frac{k}{1-\lambda} \mathbf{mm}^T \right] \right\} \quad (10)$$

La matrice di covarianza è a rango massimo per via dell'azione della componente legata alla covarianza dell'input stocastico, ma nonostante ciò esibisce una forma particolarmente semplice, infatti si presenta come una perturbazione a basso rango generata dai vettori $\mathbf{m}$ ed $\mathbf{n}$ sulla matrice identità, ciò permette di trovare gli autovalori e gli autovettori in forma chiusa.

Dalle proprietà della matrice identità si ricava per gli autovalori di Σ la forma:

$$\mu_i = \frac{1}{2}(1 + \mu_i^{lr})$$

dove $\{\mu_i^{lr}\}_i$ sono gli autovalori della componente a basso rango della covarianza

$$\Sigma^{lr} = \frac{k}{2-\lambda} \left[\mathbf{nm}^T + \mathbf{mn}^T + \frac{k}{1-\lambda} \mathbf{mm}^T \right] \quad (11)$$

Poiché Σ^{lr} presenta $N - 2$ autovalori nulli, i corrispondenti autovalori di Σ sono uguali al valore di riferimento $\mu_{ref} = \frac{1}{2}$. Questi autovalori corrispondono ad autovettori (Componenti Principali, PCs) lungo i quali l'attività è dominata dagli input esterni e non riceve contributo dalle interazioni ricorrenti. Per ricavare gli autovalori di Σ^{lr} non nulli

si ricorre al metodo delle matrici ridotte e si ottiene:

$$\mu_{\pm}^{lr} = \frac{k}{2(2-\lambda)} \left[2\rho_{mn} + \frac{k}{1-\lambda} \pm \sqrt{\left(2\rho_{mn} + \frac{k}{1-\lambda}\right)^2 + 4(1-\rho_{mn}^2)} \right] \quad (12)$$

da cui si ricavano gli autovalori di Σ da (2.1). Questi autovalori corrispondono ad autovettori lungo i quali l'attività è frutto delle interazioni ricorrenti. Da (12) si può vedere che μ_+^{lr} e μ_-^{lr} assumono valori rispettivamente sempre positivi e negativi, di conseguenza μ_+ e μ_- risultano sempre rispettivamente maggiori e minori di μ_{ref} , ciò implica che le componenti principali associate con μ_+ e μ_- identificano direzioni lungo le quali l'attività viene massimamente amplificata o massimamente inibita.

Per ricavare queste direzioni, assumiamo l'ipotesi:

$$\nu_{\pm} = \gamma_{\pm} \mathbf{m} + \mathbf{n} \quad (13)$$

si trova facilmente che $\gamma_{\pm} = \mu_{\pm}^{lr} \frac{2-\lambda}{k-\rho_{mn}}$. Si conclude quindi che l'attività è isotropa con ampiezza pari al valore di riferimento, lungo ogni direzione ortogonale al piano generato dai vettori $\mathbf{m}$ ed $\mathbf{n}$. Entro questo piano, l'attività mostra maggior varianza lungo una dimensione (corrispondente alla componente principale associata all'autovettore maggiore della matrice di covarianza μ_+ , PC 1) e minor varianza lungo l'altra (corrispondente alla componente principale associata al autovalore minore della matrice di covarianza μ_- , PC N). Risulta di conseguenza uno spettro degli autovalori della matrice di covarianza per la quasi totalità piatto, con valori differenti alle due estremità.

Dipendenza dalla sovrapposizione dei connectivity vectors

Analizziamo il comportamento degli autovalori e degli autovettori della covarianza come funzione del parametro di sovrapposizione dei connectivity vectors ρ_{mn} . L'attività della rete risulta stabile per valori del parametro compresi tra -1 e $1/k$, punto in corrispondenza del quale l'autovalore della matrice di connettività, λ , raggiunge 1. Ad un estremo, quando $\mathbf{m}$ ed $\mathbf{n}$ sono fortemente negativamente correlati, la rete funziona come un auto-encoder monodimensionale, nel quale la connettività ricorrente genera forti feedback negativi. Al contrario, all'estremo opposto, quando $\mathbf{m}$ ed $\mathbf{n}$ sono fortemente positivamente

correlati, la rete si comporta come un attrattore di linea, nel quale la connettività ricorrente media l'integrazione dei segnali esterni generando feedback positivi che bilanciano la dinamica diffusiva.

Esaminiamo il caso di forte sovrapposizione positiva. Usando $\rho_{mn} \rightarrow 1/k$ e $\lambda \rightarrow 1$ e mantenendo solamente i termini dominanti:

$$\mu_{\pm}^{lr} \simeq \frac{k}{2} \left[\frac{k}{1-\lambda} \pm \left| \frac{k}{1-\lambda} \right| \right] \quad (14)$$

da cui si ricava $\mu_+^{lr} \rightarrow +\infty$ e $\mu_-^{lr} \rightarrow 0$ o, allo stesso modo, $\mu_+ \rightarrow +\infty$ e $\mu_- \rightarrow 1/2$. L'attività è di conseguenza caratterizzata da una componente divergente lungo ν_+ , dovuta all'integrazione del rumore. Lungo le altre direzioni, inclusa ν_- , l'ampiezza dell'attività è fissa al valore di riferimento. La dimensionalità, di conseguenza, tende ad uno. La componente principale ν_+ è allineata principalmente con il vettore $\mathbf{m}$, come si nota dal fatto che $\gamma_+ \rightarrow \infty$, ma nonostante ciò mantiene una sovrapposizione non nulla con $\mathbf{n}$ in quanto $\mathbf{m}$ ed $\mathbf{n}$ non sono ortogonali.

Esaminando lo scenario opposto, con $\rho_{mn} \rightarrow -1$ e $\lambda \rightarrow -k$, si trova che il valore di μ_+ si stabilizza sul valore di riferimento, mentre il valore di μ_- si riduce sensibilmente, tendendo a zero all'aumentare della forza della connettività ricorrente, k . L'attività, di conseguenza, è caratterizzata da una componente fortemente ridotta lungo ν_- , mentre lungo tutte le altre componenti principali, inclusa ν_+ , l'ampiezza è fissa al valore di riferimento. Dal momento che la soppressione lungo ν_- ha un impatto limitato sull'attività, la dimensionalità è alta. La componente principale ν_- è allineata principalmente ad $\mathbf{n}$, in quanto $\gamma_- \rightarrow 0$ per alti valori di k . Anche in questo caso ν_- rimane parzialmente sovrapposto ad $\mathbf{m}$ in quanto $\mathbf{m}$ ed $\mathbf{n}$ sono fortemente allineati. Infine, per valori di ρ_{mn} intermedi, l'attività è caratterizzata da proprietà intermedie: i valori di μ_+ e μ_- sono rispettivamente maggiore e minore del valore di riferimento, di conseguenza l'attività è caratterizzata da una componente amplificata lungo ν_+ ed una inibita lungo ν_- e l'attività assume dimensionalità intermedia. Le due componenti principali ν_+ e ν_- hanno componenti non nulle lungo entrambi i vettori $\mathbf{m}$ ed $\mathbf{n}$, con ν_+ che mantiene una sovrapposizione maggiore con $\mathbf{m}$ e ν_- una sovrapposizione maggiore con $\mathbf{n}$.

Attività in reti a rango maggiore

Le matrici di connettività di rango maggiore possono essere scritte come

$$W = k \sum_{r=1}^R \mathbf{m}^r \mathbf{n}^{rT} \quad (15)$$

dove k è ancora uno scalare positivo ed i vettori $\mathbf{m}^r$ e $\mathbf{n}^r$ ($r = 1, \dots, R < N$) sono unitari. In particolare ci concentreremo su un sottoinsieme di matrici a basso rango per le quali gli autovalori non nulli sono dati da $\lambda^r = k\rho_{m^r n^r}$, ciascuno associato all'autovettore $\mathbf{m}^r$.

Per queste matrici è ancora possibile esprimere il propagatore in forma chiusa, di conseguenza l'attività può essere calcolata analiticamente. In analogia con (6) si può scrivere:

$$\mathbf{x}(t) = \mathbf{x}^{loc}(t) + \sum_{r=1}^R \mathbf{x}^{rec,r}(t) \quad (16)$$

ove la componente $\mathbf{x}(t)^{loc}$ è data da (7), ed ogni componente $\mathbf{x}^{rec,r}$ è data da (8), con $\mathbf{m}$, $\mathbf{n}$ e λ sostituiti rispettivamente da $\mathbf{m}^r$, $\mathbf{n}^r$ e λ^r . Di conseguenza l'aumento del rango della connettività ha come effetto principale l'aumento del numero delle componenti indipendenti dell'attività generate dalla dinamica ricorrente.

In maniera simile al caso a rango uno, è possibile calcolare la matrice di covarianza

$$\begin{aligned} \Sigma = & \frac{1}{2} \left\{ \bar{\Sigma}_{inp} + \sum_{r=1}^R \frac{k}{2 - \lambda^r} [\mathbf{d}^r \mathbf{m}^{rT} + \mathbf{m}^r \mathbf{d}^{rT}] + \right. \\ & \left. + \sum_{r=1}^R \sum_{r'=1}^R \frac{\sigma^{rr'} k^2 (4 - \lambda^r - \lambda^{r'})}{(2 - \lambda^r - \lambda^{r'})(2 - \lambda^r)(2 - \lambda^{r'})} \mathbf{m}^r \mathbf{m}^{r'T} \right\} \end{aligned} \quad (17)$$

ove abbiamo definito $\mathbf{d}^r = \bar{\Sigma}_{inp} \mathbf{n}^r$ e $\sigma^{rr'} = \mathbf{n}^{rT} \bar{\Sigma}_{inp} \mathbf{n}^{r'}$.

Per esaminare le proprietà della matrice di covarianza ci soffermeremo sul caso di input stocastico ad alta dimensionalità, per il quale si trova

$$\begin{aligned} \Sigma = & \frac{1}{2} \left\{ \mathbf{1} + \sum_{r=1}^R \frac{k}{2 - \lambda^r} [\mathbf{n}^r \mathbf{m}^{rT} + \mathbf{m}^r \mathbf{n}^{rT}] + \right. \\ & \left. + \sum_{r=1}^R \sum_{r'=1}^R \frac{\rho_{n^r n^{r'}} k^2 (4 - \lambda^r - \lambda^{r'})}{(2 - \lambda^r - \lambda^{r'})(2 - \lambda^r)(2 - \lambda^{r'})} \mathbf{m}^r \mathbf{m}^{r'T} \right\} \end{aligned} \quad (18)$$

Tale matrice di covarianza è ad alto rango, in quanto è data dalla somma di un termine di rango massimo (il primo termine nel lato destro dell'equazione) e di un termine di basso rango con rango massimo $2R$. Quest'osservazione generalizza i risultati ottenuti per reti di rango uno: in presenza di input stocastici ad alta dimensionalità, l'attività della rete diventa potenzialmente alto-dimensionale, con l'attività modellata dalla connettività ricorrente che si sviluppa lungo un numero di dimensioni pari a due volte il rango massimo della connettività. Ciò accade in quanto l'attività è strutturata lungo entrambi i set di vettori $\mathbf{m}$ ed $\mathbf{n}$.

Il caso appena trattato può essere immediatamente generalizzato al caso in cui le componenti della matrice di connettività W abbiano pesi diversi,

$$W = k \sum_{r=1}^R \mu_r \mathbf{m}^r \mathbf{n}^{rT} \quad (19)$$

dove μ_r sono i pesi associati alle diverse componenti. In questo caso, otteniamo per la covarianza la formula:

$$\begin{aligned} \Sigma = & \frac{1}{2} \left\{ \mathbb{1} + k \sum_{r=1}^R \frac{\mu_r}{2 - \lambda^r} [\mathbf{n}^r \mathbf{m}^{rT} + \mathbf{m}^r \mathbf{n}^{rT}] + \right. \\ & \left. + k^2 \sum_{r=1}^R \sum_{r'=1}^R \frac{\rho_{n^r n^{r'}} \mu_r \mu_{r'} (4 - \lambda^r - \lambda^{r'})}{(2 - \lambda^r - \lambda^{r'})(2 - \lambda^r)(2 - \lambda^{r'})} \mathbf{m}^r \mathbf{m}^{r'T} \right\} \end{aligned} \quad (20)$$

con $\lambda_r = k \mu_r \rho_{m^r n^r}$.

2.2 Setup delle analisi

SRNN di rango uno

Sono state effettuate simulazioni numeriche in Python del comportamento di una SRNN con matrice di connettività di rango uno al variare della dimensionalità dei segnali di input e del parametro di sovrapposizione tra i vettori $\mathbf{m}$ ed $\mathbf{n}$. L'equazione della dinamica (1) è stata integrata numericamente tramite il metodo di Eulero-Murayama, estensione del metodo di Eulero ad equazioni differenziali stocastiche, necessario per la corretta gestione del termine di input. L'integrazione della dinamica dell'attività è stata suddivisa in due contributi, uno

legato alla componente deterministica dell'equazione differenziale (termine di drift) e uno legato alla componente stocastica dell'equazione (termine di diffusione). Il tempo totale di integrazione dell'equazione è stato discretizzato in n intervalli equispaziati; dopo aver definito un istante iniziale $t_0 = 0$ ed un istante finale $t_n = T$, il passo temporale è stato definito come $dt = \frac{t_n - t_0}{n}$ con gli istanti temporali successivi $t_1 = t_0 + dt$, $t_2 = t_1 + dt$, ... $t_{i+1} = t_i + dt$. Al pari del metodo di Eulero esplicito, l'algoritmo calcola iterativamente l'attività ad un determinato istante temporale a partire dal valore dell'attività all'istante temporale precedente, con l'aggiunta di un termine necessario alla modellizzazione dell'incremento legato alla variabile stocastica $d\chi_k$

$$\mathbf{x}(t_{k+1}) = \mathbf{x}(t_k) + (W - \mathbb{1})\mathbf{x}(t_k)dt + U d\chi_k \quad (21)$$

L'incremento legato al termine stocastico nell'intervallo di tempo dt è una variabile casuale estratta da una distribuzione normale, con media zero e varianza pari a dt , si può scrivere:

$$d\chi_k = \boldsymbol{\xi}_k \sqrt{dt}$$

dove $\boldsymbol{\xi}_k$ è un vettore di numeri casuali estratti indipendentemente da una distribuzione normale standardizzata: $\boldsymbol{\xi}_k \sim \mathcal{N}(0, 1)$.

Si ottiene dunque per l'integrazione del termine stocastico:

$$\mathbf{x}_k^{stocastico} = U \boldsymbol{\xi}_k \sqrt{dt}$$

Per la costruzione della connettività ricorrente è stato inizialmente generato casualmente un set di due vettori ortonormali $\{\mathbf{z}^i\}_{i=1,2}$. Successivamente è stato assegnato $\mathbf{m} = \mathbf{z}^1$ e $\mathbf{n}$ è stato costruito utilizzando il parametro di sovrapposizione, con $\mathbf{n} = \rho_{mn}\mathbf{z}^1 + \sqrt{1 - \rho_{mn}^2}\mathbf{z}^2$.

Per l'input stocastico N -dimensionale la matrice dei pesi ortonormale U , è stata costruita generando inizialmente una matrice casuale $N \times N$, l'ortonormalizzazione dei vettori colonna è stata eseguita utilizzando la funzione *linalg.qr* della libreria Numpy. Il segnale stocastico è stato invece costruito generando un vettore di N numeri casuali tratti da una distribuzione normale a media 0 e varianza 1 ad ogni passo temporale, tramite la funzione *random.randn* della libreria Numpy.

E' stata simulata una rete di $N = 50$ unità per un tempo totale di $T = 4000s$ utilizzando un passo temporale $dt = 0.05s$, come parametro di forza della connettività ricorrente è stato utilizzato $k = 2$.

SRNN di rango due

Per la costruzione della connettività ricorrente di rango due nelle due specifiche parametrizzazioni utilizzate per le simulazioni, si è proceduto in maniera simile a quanto fatto per la connettività di rango uno. Prendendo in input due parametri di sovrapposizione ρ_1 e ρ_2 sono stati generati casualmente quattro vettori ortonormali $\{\mathbf{z}^i\}_{i=1,2,3,4}$. Sono poi state effettuate le seguenti associazioni: $\mathbf{v}^1 = \mathbf{z}^1$, $\mathbf{v}^2 = \rho_1 \mathbf{z}^1 + \sqrt{1 - \rho_1^2} \mathbf{z}^2$, $\mathbf{v}^3 = \mathbf{z}^3$ e $\mathbf{v}^4 = \rho_2 \mathbf{z}^3 + \sqrt{1 - \rho_2^2} \mathbf{z}^4$. Si è quindi posto per i vettori connettività per la prima parametrizzazione $\mathbf{v}^1 = \mathbf{m}^1$, $\mathbf{v}^2 = \mathbf{n}^1$, $\mathbf{v}^3 = \mathbf{m}^2$ e $\mathbf{v}^4 = \mathbf{n}^2$ e per i parametri di sovrapposizione $\rho_1 = \rho_{m^1 n^1}$ e $\rho_{m^2 n^2}$. Per la seconda parametrizzazione, invece si è posto $\mathbf{v}^1 = \mathbf{m}^1$, $\mathbf{v}^2 = \mathbf{m}^2$, $\mathbf{v}^3 = \mathbf{n}^1$ e $\mathbf{v}^4 = \mathbf{n}^2$, con $\rho_1 = \rho_{m^1 m^2}$ e $\rho_2 = \rho_{n^1 n^2}$.

Per le simulazioni di ciascuna le parametrizzazione sono state utilizzate 200 combinazioni di ρ_1 e ρ_2 per parametrizzazione, i quali valori sono stati generati casualmente da una distribuzione uniforme, per la prima parametrizzazione nel range $\rho_i \in [-1, 1/k]$ e per la seconda parametrizzazione $\rho_i \in [-1, 1]$.

Per le simulazioni della dinamica sono state utilizzate le stesse procedure seguite per il caso a rango uno.

Simulazione sui dati reali

L'approssimazione a basso rango della matrice di connettività ricavata dai dati sperimentali è stata calcolata utilizzando la formula 19, ove le componenti dell'equazione sono state ricavate a partire dalla matrice empirica tramite scomposizione a valori singolari (SVD), con $\mathbf{u}^r$ vettori singolari sinistri, $\mathbf{v}^{rT}$ vettori singolari destri e μ_r valori singolari della matrice. Di questi set di vettori sono stati utilizzati i primi 10 ($\{\mathbf{u}^r\}_{r=1,\dots,10}$, $\{\mathbf{v}^r\}_{r=1,\dots,10}$, $\{\mu_r\}_{r=1,\dots,10}$), data la predominanza dei relativi valori singolari $\{\mu_i\}_{i=1,\dots,10}$ sui rimanenti.

3 Risultati

3.1 Input stocastici ad alta dimensionalità in RNN di rango uno

È stata inizialmente simulata la dinamica di una RNN di rango uno a cui sono stati forniti input stocastici ad alta dimensionalità al va-

riare del parametro di sovrapposizione $\rho_{mn} \in [-1, 1/k]$ (il cui estremo superiore è stato scelto in maniera tale da non uscire dal regime stazionario), andando, per ogni simulazione, a ricavare i parametri necessari alla caratterizzazione geometrica e statistica dell'attività ed effettuando un confronto con i valori teorici attesi. In particolare, dall'integrazione della dinamica del sistema è stata calcolata la relativa matrice di covarianza come

$$\Sigma = \frac{\mathbf{X}\mathbf{X}^T}{l-1} \quad (22)$$

con $\mathbf{X}$ matrice avente sulle colonne i valori dell'attività di ogni neurone ad ogni passo temporale, ed $l = T/dt$ numero totale di passi temporali su cui è stata eseguita l'integrazione. È stato quindi ricavato l'andamento degli autovalori della matrice di covarianza, della dimensionalità dell'attività tramite Participation Ratio [], nonché la composizione degli autovettori della matrice di covarianza in funzione dei vettori $\mathbf{m}$ ed $\mathbf{n}$ e, infine, la sovrapposizione tra gli autovettori della matrice di covarianza ed i vettori $\mathbf{m}$ ed $\mathbf{n}$. In Fig. 1 sono riportati gli andamenti analitici, Fig. 2 i corrispettivi andamenti ottenuti nelle simulazioni numeriche. Si può osservare qualitativamente che l'andamento delle simulazioni ricalca abbastanza fedelmente i risultati teorici, in particolare per quanto riguarda gli andamenti descritti nei primi quattro grafici. Per quanto riguarda l'andamento degli overlap tra gli autovettori della matrice di covarianza ed i vettori di connettività si osservano comportamenti anomali in corrispondenza degli estremi; nel caso dell'autovettore ν_+ per $\rho_{mn} \rightarrow -1$ si nota un comportamento irregolare ed appiattito a zero per i primi valori sia per quanto riguarda $\mathbf{m}$ che per quanto riguarda $\mathbf{n}$; per quanto riguarda l'autovettore ν_- si osservano anomalie per $\rho_{mn} \rightarrow 1/k$, si può infatti notare come l'andamento dell'overlap tra l'autovettore e $\mathbf{n}$ nella simulazione “crolli” a zero, quando invece nel caso teorico la curva mantiene un andamento lineare leggermente decrescente, mentre per l'andamento dell'overlap tra l'autovettore ed $\mathbf{m}$ si nota un appiattimento a zero analogo a ciò che si è osservato per l'autovettore ν_+ . Tali comportamenti agli estremi sono probabilmente causa degli effetti del rumore stocastico sugli autovalori della matrice di covarianza simulata. Analizzando l'intero spettro degli autovalori della matrice di covarianza, infatti, si nota che l'andamento costante degli autovalori del “bulk” predetto dalla

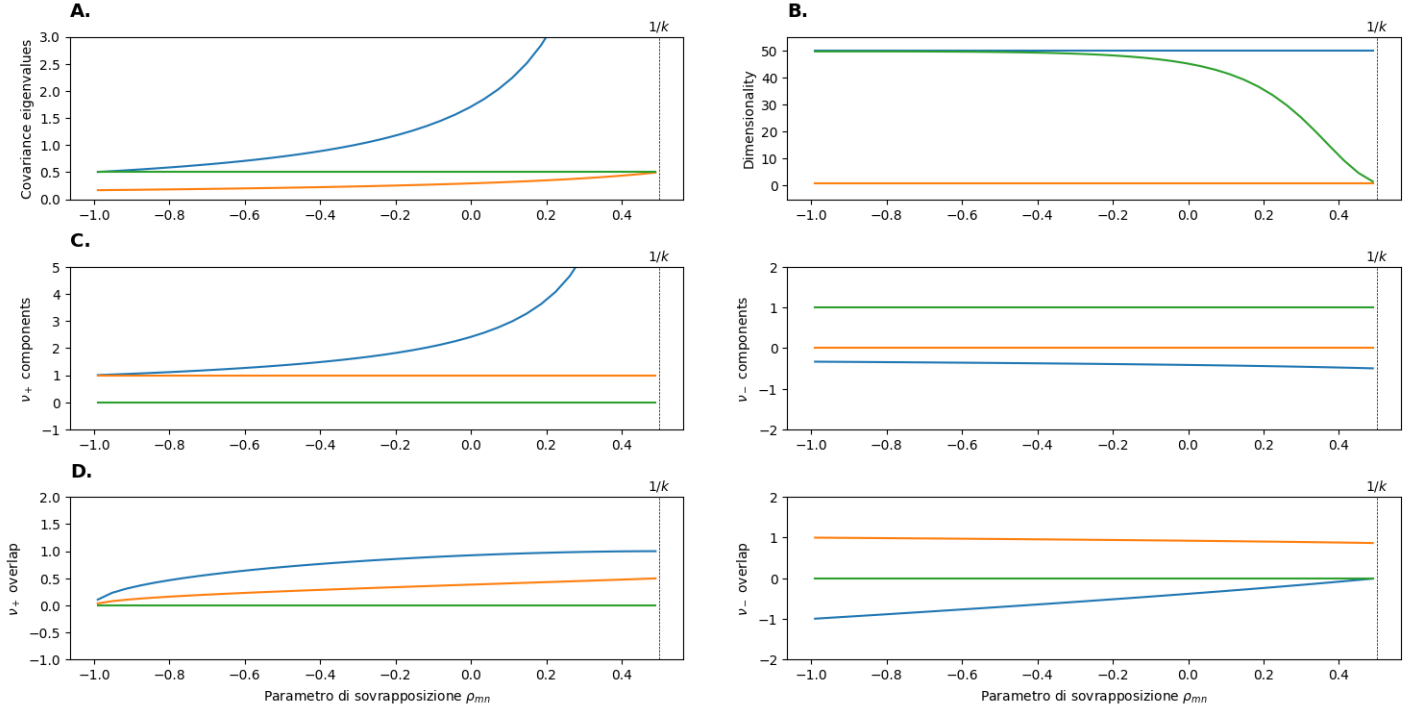


Figura 1: **Risultati teorici per input stocastici ad alta dimensionalità in RNN di rango uno.** **A.** Autovalori della covarianza in funzione della sovrapposizione ρ_{mn} . La linea tratteggiata indica il valore del parametro per il quale la dinamica diventa instabile. **B.** Dimensionalità. Le linee orizzontali blu e arancio indicano rispettivamente i valori massimo (N) e minimo (1). **C.** Componenti di ν_+ (PC1, a sinistra) e di ν_- (PCN, a destra) lungo i vettori $\mathbf{m}$ ed $\mathbf{n}$ come da Eq.13. **D.** Sovrapposizione tra le componenti principali ν_+ (sinistra) e ν_- (destra) normalizzate, ed i vettori $\mathbf{m}$ ed $\mathbf{n}$.

teoria, con gli autovalori pari al valore di riferimento $\mu_{ref} = 1/2$, non viene rispettato; si riscontra invece una dispersione di questi autovalori attorno a μ_{ref} , con valori massimi $\mu_{bulk,max} \approx 0.8$ e valori minimi disposti simmetricamente rispetto a μ_{ref} , $\mu_{bulk,min} \approx 0.2$, risultato, come accennato precedentemente, degli effetti del rumore stocastico i quali per via del tempo finito di integrazione non vengono mediati a zero, andando così ad influenzare lo spettro degli autovalori della matrice di covarianza. Questa dispersione degli autovalori finisce ad interferire con la ricerca delle componenti principali modificate dalle connessioni ricorrenti, in quanto in corrispondenza degli estremi gli autovalori μ_+ (per $\rho_{mn} \rightarrow -1$) e μ_- (per $\rho_{mn} \rightarrow 1/k$) si appiattiscono a μ_{ref} , facendo sì che l'algoritmo di ricerca (il quale individua nello spettro gli autovalori maggiore e minore) vada in questi casi ad assumere come μ_+ e μ_- due autovalori del bulk il cui valore risulta sensibilmente aumentato/diminuito per le fluttuazioni stocastiche, il

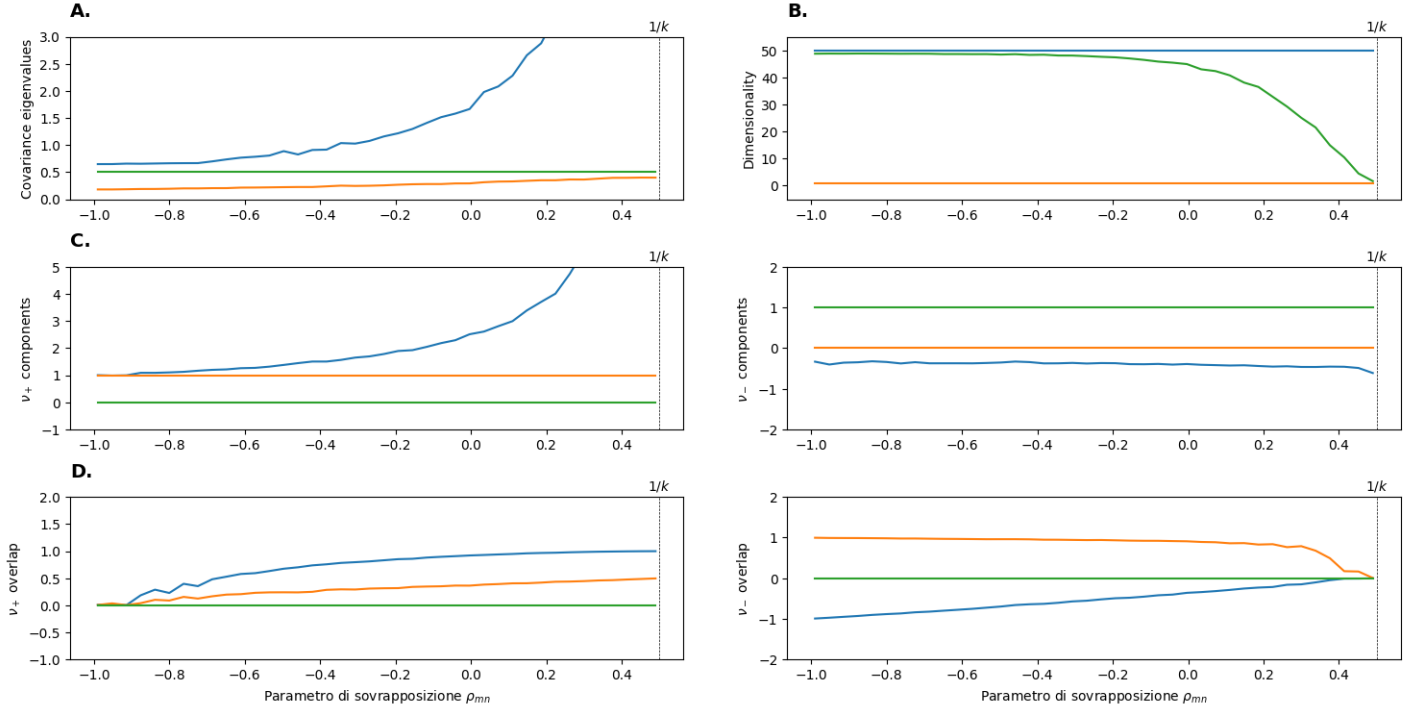


Figura 2: **Simulazione numerica di input stocastici ad alta dimensionalità in RNN di rango uno.** I grafici corrispondono a quelli di Fig.3.1. Si notano particolarmente le discrepanze agli estremi in **D.**; tali discrepanze sono dovute all'impossibilità di integrazione su intervalli di tempo infiniti

cui autovettore associato non risulti strutturato come combinazione lineare dei vettori $\mathbf{m}$ ed $\mathbf{n}$ ed andando ad influenzare pesantemente alcuni valori dell'overlap tra $\nu_{\pm}$ ed i vettori di connettività.

Si è poi proceduto con il calcolo dell'errore relativo tra i punti simulati numericamente ed i punti calcolati analiticamente. I risultati sono stati disposti in Fig. 3 per renderne immediata la visualizzazione. Si è poi effettuato un test del χ^2 per ogni simulazione, andando a valutare i risultati assumendo a priori un errore del 10% sui dati simulati. I risultati sono esposti in tabella:

	μ_+	μ_-	PR	δ_+	δ_-	ρ_{ν_+m}	ρ_{ν_+n}	ρ_{ν_-m}	ρ_{ν_-n}
χ^2	31.92	17.70	4.46	11.16	55.21	2.29×10^6	4.20×10^5	2.33×10^3	3.50×10^4

Come anticipato precedentemente nella discussione qualitativa, si nota che i valori anomali del χ^2 sono quelli legati agli overlap tra gli autovettori della matrice di covarianza $\nu_{\pm}$ ed i vettori connettività. I singoli dati anomali sono facilmente individuabili sullo scatter plot di Fig. 3: si nota infatti come nei grafici raffiguranti gli andamenti degli

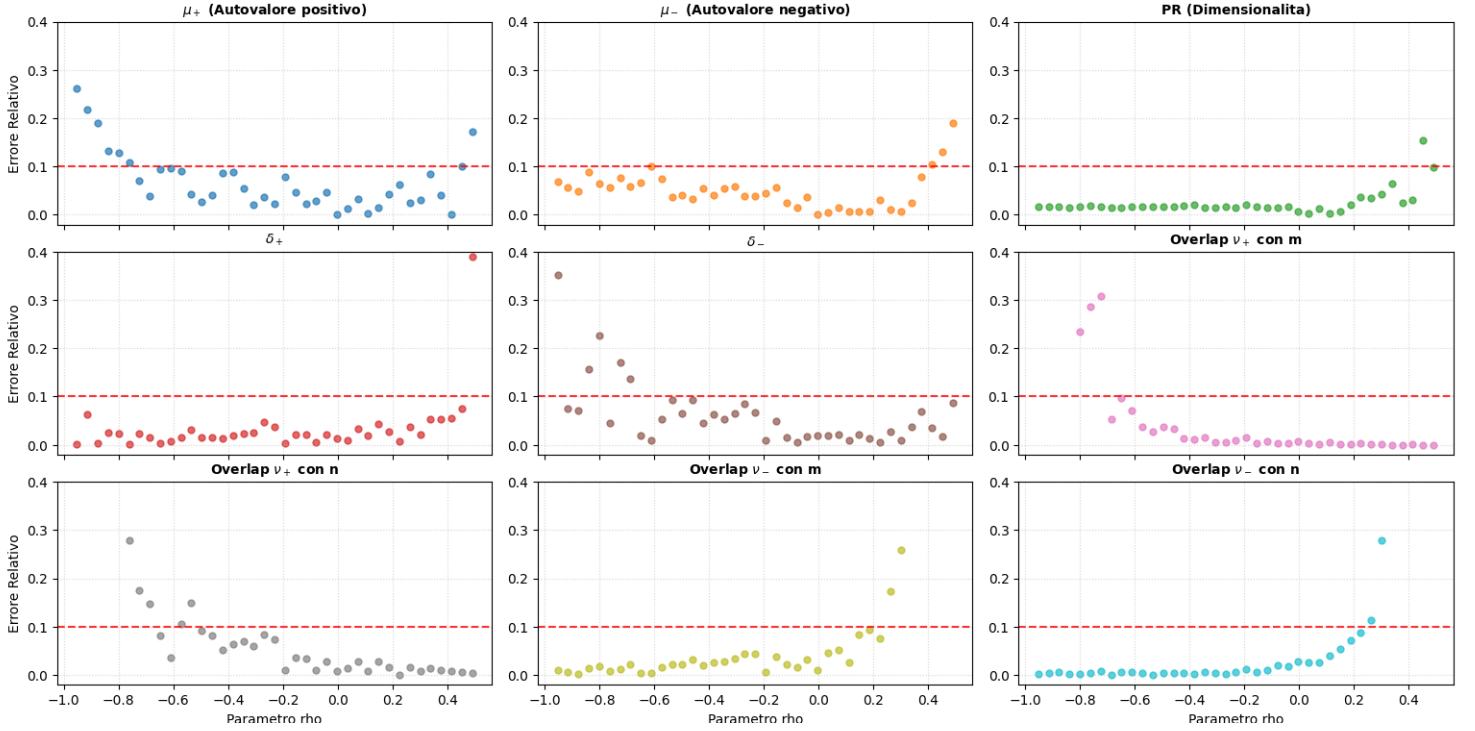


Figura 3: Scatter plot degli errori relativi tra la simulazione ed i risultati teorici. La linea tratteggiata rossa corrisponde all'errore percentuale sui valori considerato (soglia del 10%)

overlap di ν_+ con i vettori connettività i dati si dispongono con un andamento decrescente, assumendo valori ben oltre i 4σ per $\rho_{mn} \rightarrow -1$, mentre nel caso di ν_- si nota come i dati comincino a crescere fino a divergere all'avvicinarsi al limite $\rho_{mn} \rightarrow 1/k$.

3.2 Input stocastici in RNN di rango due

È stata poi simulata la dinamica di RNN di rango due a cui sono stati forniti input stocastici ad alta dimensionalità al variare dei vari parametri di sovrapposizione, ricavando per due specifiche parametrizzazioni della connettività gli autovalori perturbati della matrice di covarianza. In particolare vengono fissati nel primo caso (Fig. 4(A.)) i parametri $\rho_{m^1 m^2}$ e $\rho_{n^1 n^2}$ a zero, mentre vengono fatti variare i parametri $\rho_{m^1 n^1}$ e $\rho_{m^2 n^2}$, si ottengono in questo modo due componenti della connettività di rango uno operanti su sottospazi ortogonali; nel secondo caso (Fig. 4(B.)) vengono fissati i parametri $\rho_{m^1 n^1}$ e $\rho_{m^2 n^2}$ a zero, facendo variare i parametri $\rho_{m^1 m^2}$ e $\rho_{n^1 n^2}$, risultando in una matrice di connettività con autovalori nulli, e correlazioni arbitrarie tra le diverse componenti di rango uno. Come si nota da Fig. 4, nelle simulazioni

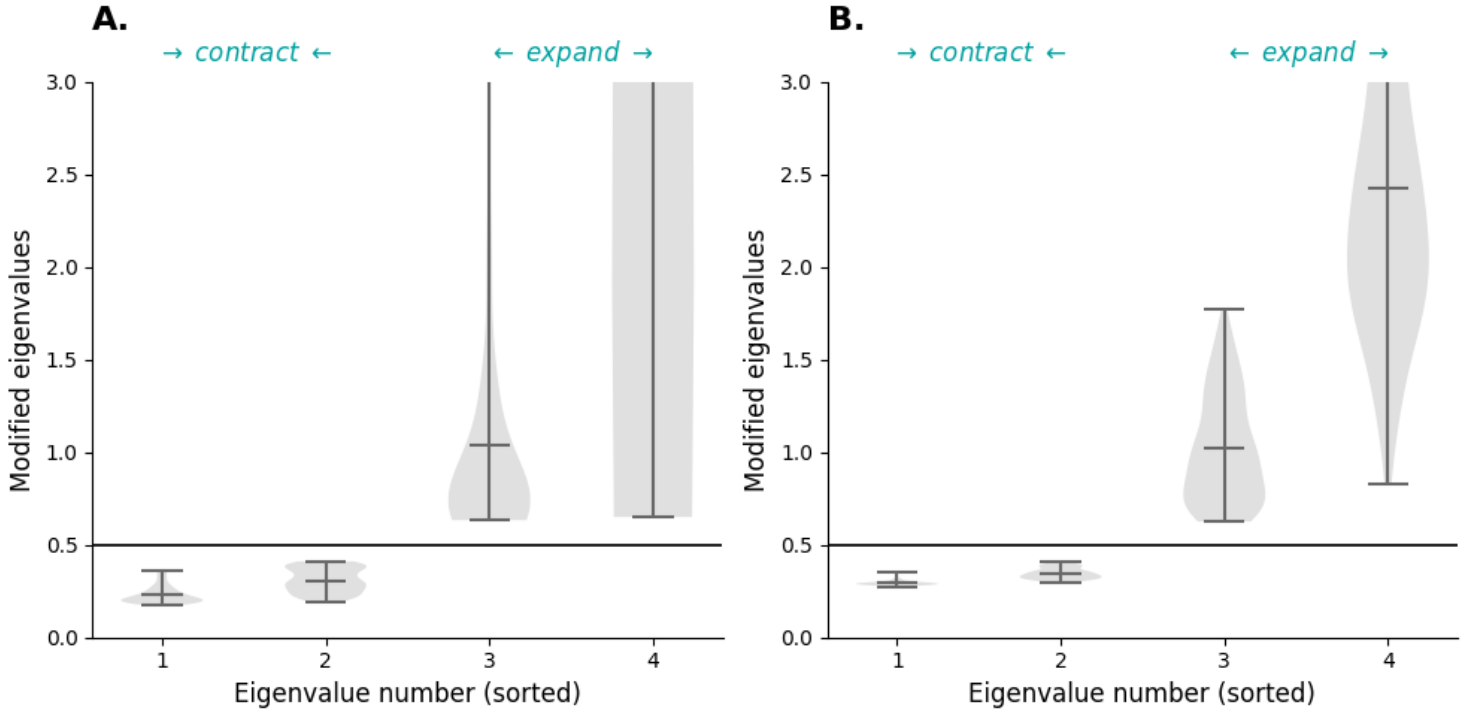


Figura 4: **Variazione degli autovalori relativi componenti principali modificate.** **A.** Se la connettività è di rango 2 vengono perturbati 4 autovalori, qui, vengono disposti in ordine crescente. Si mostra il caso $\rho_{m^1 m^2} = 0$ e $\rho_{n^1 n^2} = 0$ al variare di $\rho_{m^1 n^1}$ e di $\rho_{m^2 n^2}$. Si noti che, per ogni combinazione di $\rho_{m^1 n^1}$ e $\rho_{m^2 n^2}$ due autovalori vengono amplificati e due contratti rispetto a μ_{ref} . **B.** Come nella figura precedente, ma vengono posti $\rho_{m^1 n^1} = 0$ e $\rho_{m^2 n^2} = 0$ e si analizzano gli autovalori al variare di $\rho_{m^1 m^2}$ e di $\rho_{n^1 n^2}$.

per entrambe le parametrizzazioni la connettività ricorrente influenza la covarianza modificando il valore di quattro autovalori, due di questi vengono amplificati rispetto al valore di μ_{ref} mentre gli altri due vengono contratti. Di conseguenza, in analogia a quanto accade nelle reti di rango uno, l'attività è amplificata lungo due dimensioni ed inibita lungo altre due dimensioni.

Si nota nei grafici delle simulazioni che i valori minimi registrati per gli autovalori modificati non partono mai dal valore di riferimento, come invece ci si aspetterebbe dalla teoria (sono indicati in Fig. 4 per ogni colonna dai segnalini più “vicini” al valore μ_{ref}); ciò è dovuto sia alle fluttuazioni legate agli effetti del rumore stocastico già discusse nel paragrafo precedente, che alla limitatezza delle combinazioni di parametri di sovrapposizione utilizzati per le simulazioni. Si sottolinea infine come l'amplificazione degli autovalori relativi alla $PC4$ nel caso di sovrapposizione nulla tra $\mathbf{m}^1$, $\mathbf{m}^2$ e tra $\mathbf{n}^1$ ed $\mathbf{n}^2$ raggiunga valori molto alti, tali da far sì che la mediana della distribuzione non si

compresa nell'intervallo $[0, 3]$ che comprende quasi interamente la distribuzione analiticamente predetta. Ciò indica un'attività emergente particolarmente amplificata lungo quella direzione, che a sua volta implica una proprietà di bassa dimensionalità. Riportiamo comunque il valore medio degli autovalori relativi alla $PC4$, $\mu_{med} = 5.4$ ed il valore massimo $\mu_{max} = 53.9$.

4 Analisi di dati reali

Da ultimo, abbiamo effettuato un test della teoria su dati reali. A tale scopo, abbiamo considerato un connettoma su larga scala (cioè, una matrice delle connessioni anatomiche tra regioni cerebrali macroscopiche) nella parcellazione Schaefer-100 [10], ottenuto da dati di imaging a tensore di diffusione (Diffusion Tensor Imaging, DTI) del consorzio Human Connectome Project (HCP) [13] e reso disponibile tramite l'Enigma Toolbox [4]. Abbiamo inoltre considerato registrazioni di risonanza magnetica funzionale (fMRI) di 5 soggetti, anch'esse provenienti dal consorzio HCP. Per ciascun soggetto, i dati sono stati sottoposti alla pipeline minima di pre-processing dell'HCP e sono state estratte le serie temporali regionali nella medesima parcellazione Schaefer-100. A partire da tali serie temporali, abbiamo calcolato le matrici di covarianza funzionale individuali nella parcellazione Schaefer-100. Le matrici individuali sono state successivamente mediate per ottenere una matrice di covarianza funzionale media a livello di gruppo. Lo spettro del connettoma strutturale ha mostrato 10 autovalori dominanti (Fig. 5, sx).

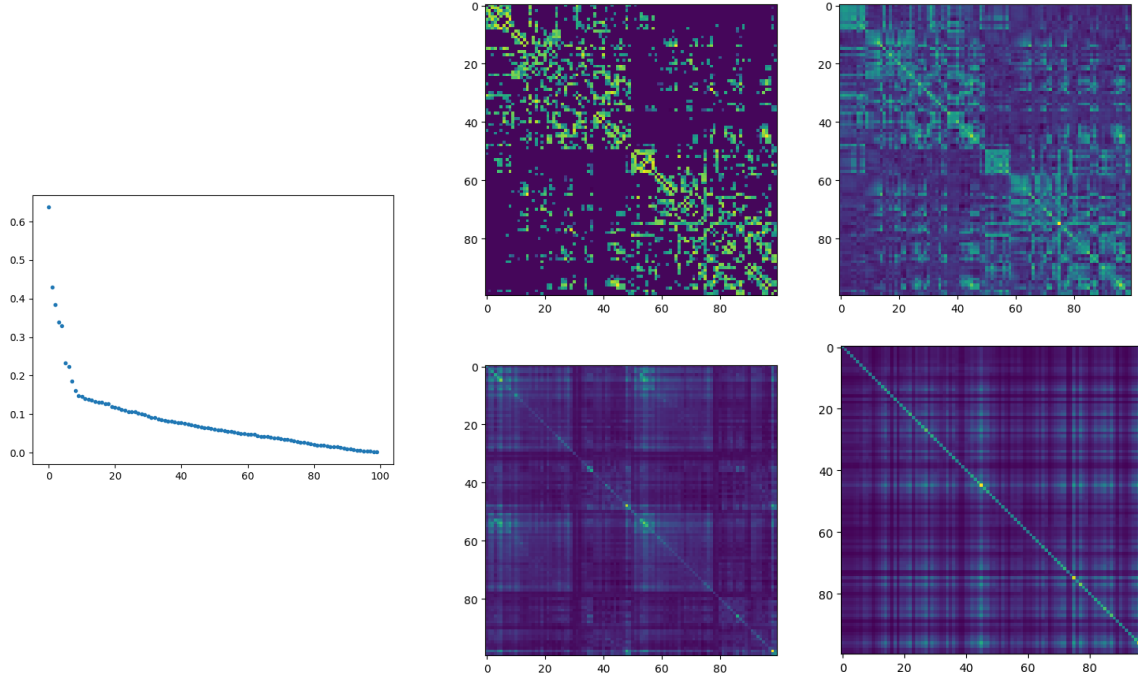


Figura 5: **Confronto tra il connettoma considerato e l'approssimazione a basso rango e tra la matrice di covarianza dei dati funzionali e teorica** A sinistra lo spettro della matrice di connettività strutturale; a destra le matrici empiriche e teoriche. La riga superiore contronta la matrice di connettività originaria (destra) e la sua approssimazione a basso rango (sinistra). La riga inferiore mostra la matrice di covarianza empirica misurata dai dati fMRI (a sinistra) e la matrice di covarianza ottenuta dalla teoria assumendo che gli accoppiamenti nella rete fossero dati dall'approssimazione a basso rango della matrice di connettività strutturale. La matrice di covarianza teorica è stata calcolata ottimizzando il parametro k_{opt} .

Abbiamo quindi approssimato il connettoma mediante una matrice di rango 10, secondo la formula (19), dove i parametri μ_r sono stati posti uguali ai valori singolari della matrice.

Abbiamo quindi calcolato le matrici di covarianza teoriche utilizzando le formule riportate nell'equazione (20). Il parametro k , che riscalda globalmente tutti gli accoppiamenti nella dimanica, è stato ottimizzato in modo da massimizzare la correlazione tra gli spettri delle matrici di covarianza empirica e teorica. A tale fine, abbiamo variato k nell'intervallo $[1/(\mu_{max} + 100), 1/\mu_{max}]$ ove μ_{max} indica il massimo valore singolare della matrice di connettività, fattore necessario per normalizzare l'intero spettro della matrice di connettività. Per ogni k , abbiamo calcolato gli autovalori (ordinati) della matrice di covarianza teorica, e ne abbiamo calcolato la correlazione con gli autovalori (ordinati) della matrice di covarianza di gruppo empirica. Abbiamo quindi selezionato il valore di k_{opt} tale per cui la correlazione era massima, ottenendo $k_{opt} = 0.0051$. In Fig. 6 mostriamo la correlazione tra gli

spettri delle matrici di covarianza teorica ed empirica (entrambi gli spettri sono stati normalizzati in modo tale che il massimo autovalore fosse uguale a 1). Come si può vedere, viene raggiunto un valore di correlazione elevato, il calcolo del coefficiente di Pearson utilizzando k_{opt} porge $\rho_{Pearson} \approx 0.99$.

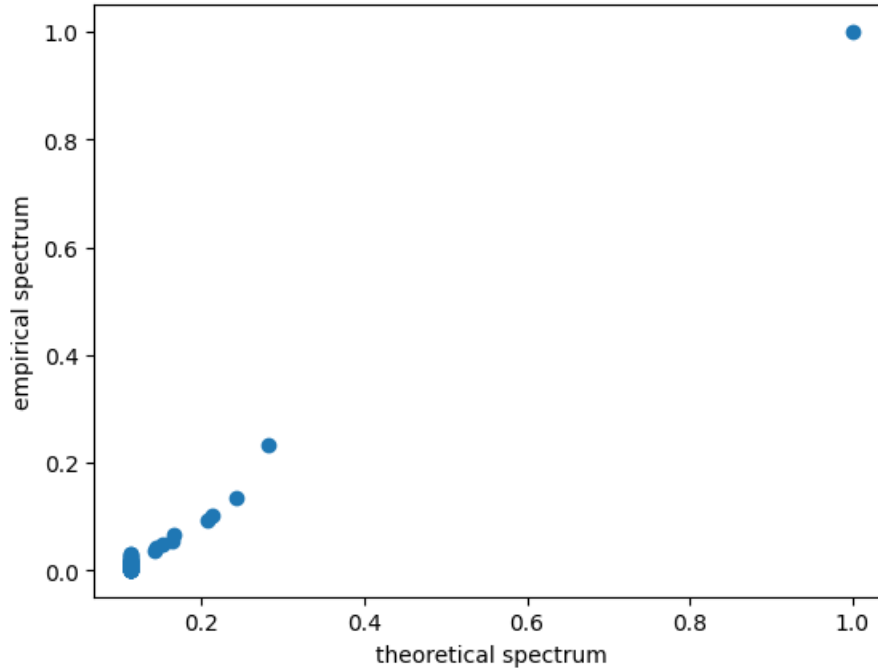


Figura 6: Correlazione tra lo spettro della matrice di covarianza teorica e lo spettro della matrice di covarianza empirica

5 Discussione

Il rapido avanzamento delle tecniche sperimentali nell'ultimo decennio ha permesso di ottenere grandi quantità di dati sull'attività di singoli neuroni lungo differenti popolazioni ed aree del cervello [11, 5], così come ha permesso di ottenere mappe sempre più dettagliate delle connessioni sinaptiche [8, 7]. Una sfida chiave in questo campo consiste nello sviluppo di modelli teorici utili a comprendere il collegamento tra questi due livelli della funzionalità cerebrale. Questa tesi ha analizzato alcuni dei risultati ottenuti da Mastrogiuseppe in [6]: in particolare ci si è soffermati sul caso di una RNN a rango uno stimolata da input stocastici ad alta dimensionalità e sul caso di una RNN di rango due stimolata da input stocastici sempre ad alta dimensionalità, confrontando, tramite opportune metriche utili a caratterizzare l'attività emergente, le predizioni teoriche avanzate nell'articolo con simulazioni numeriche. Nel primo caso si è osservata una congruenza molto buona tra le simulazioni ed i risultati analitici, con alcune discrepanze parziali dovute a limiti tecnici legati all'impossibilità di prolungare arbitrariamente il tempo di integrazione, confermando la consistenza generale del modello. Nel secondo caso i risultati ottenuti hanno confermato qualitativamente le predizioni attese: infatti, il comportamento degli autovalori della matrice di covarianza simulata ha rispettato l'analisi analitica presentata da Mastrogiuseppe in [6]. Tuttavia, anche in questo caso sono emersi i limiti tecnici del metodo utilizzato. L'impossibilità di simulare la dinamica per un numero elevato di combinazioni di parametri, unito alla già menzionata impossibilità di prolungare arbitrariamente il tempo di integrazione, portano a osservare discrepanze tra i risultati analitici ed i risultati numerici.

Infine, si è proceduto tentando di applicare i risultati di Mastrogiuseppe ad un set di dati empirici, partendo da una matrice di connettività empirica [13] ed approssimandola ad una matrice di basso rango, calcolando la matrice di covarianza utilizzando la formula 20 e confrontandola con una matrice di covarianza ricavata da una serie di dati funzionali. Anche in questo caso i risultati del confronto confermano il modello teorico, come viene indicato dall'ottima correlazione tra lo spettro della matrice di covarianza teorica e lo spettro della matrice di covarianza empirica.

Riferimenti bibliografici

- [1] Omri Barak. Recurrent neural networks as cognitive models. *Current Opinion in Neurobiology*, 46:1–6, 2017.
- [2] Juan Ramon Cueva, Adolfo Saez, Encarni Marcos, Aldo Genovesio, Mehrdad Jazayeri, Ranulfo Romo, et al. Low-dimensional dynamics for working memory and time encoding. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(37):23021–23032, 2020.
- [3] Peiran Gao and Surya Ganguli. On simplicity and complexity in the brave new world of large-scale neuroscience. *Current Opinion in Neurobiology*, 32:148–155, 2015.
- [4] Sara Larivière, Casey Paquola, Bo-yong Park, Jessica Royer, Yezhou Wang, Oualid Benkarim, Reinder Vos de Wael, Sofie L Valk, Sophia I Thomopoulos, Matthias Kirschner, et al. The enigma toolbox: multiscale neural contextualization of multisite neuroimaging datasets. *Nature methods*, 18(7):698–700, 2021.
- [5] Teresa A. Machado, Isaac V. Kauvar, and Karl Deisseroth. Multi-region neuronal activity: the forest and the trees. *Nature Reviews Neuroscience*, 23(11):683–704, 2022.
- [6] Francesca Mastrogiuseppe, Joana Carmona, and Christian K. Machens. Stochastic activity in low-rank recurrent neural networks. *PLOS Computational Biology*, 2025.
- [7] Rodrigo Muñoz-Castaneda, Brian Zingg, Katherine S. Matho, Xiaoyin Chen, Qiang Wang, Nicholas N. Foster, et al. Cellular anatomy of the mouse primary motor cortex. *Nature*, 598(7879):159–166, 2021.
- [8] Seung Wook Oh, Julie A. Harris, Lydia Ng, Benjamin Winslow, Nicholas Cain, Stefan Mihalas, et al. A mesoscale connectome of the mouse brain. *Nature*, 508(7495):207–214, 2014.
- [9] Kanaka Rajan, Christopher D. Harvey, and Laurence F. Abbott. Recurrent networks can perform flexible tasks using chaotic activities on templates. *Neuron*, 90(1):128–140, 2016.
- [10] Alexander Schaefer, Ru Kong, Evan M Gordon, Timothy O Laumann, Xi-Nian Zuo, Avram J Holmes, Simon B Eickhoff, and

- BT Thomas Yeo. Local-global parcellation of the human cerebral cortex from intrinsic functional connectivity mri. *Cerebral cortex*, 28(9):3095–3114, 2018.
- [11] Carson Stringer, Marius Pachitariu, Nicholas Steinmetz, Matteo Carandini, and Kenneth D. Harris. High-dimensional geometry of population responses in visual cortex. *Nature*, 571(7765):361–365, 2019.
 - [12] David Sussillo, Mark M. Churchland, Matthew T. Kaufman, and Krishna V. Shenoy. Computation through neural dynamics in a recurrent network model of motor cortex. *Neuron*, 88(5):1029–1040, 2015.
 - [13] David C Van Essen, Stephen M Smith, Deanna M Barch, Timothy EJ Behrens, Essa Yacoub, Kamil Ugurbil, Wu-Minn HCP Consortium, et al. The wu-minn human connectome project: an overview. *Neuroimage*, 80:62–79, 2013.
 - [14] Jing Wang, Devika Narain, Eghbal A. Hosseini, and Mehrdad Jazayeri. Flexible timing by temporal scaling of cortical responses. *Nature Neuroscience*, 21(1):102–110, 2018.
 - [15] Guangyu Robert Yang, Madhura R. Joglekar, H. Francis Song, and John D. Murray. Task representations in multi-task recurrent neural networks. *Nature Neuroscience*, 22(2):297–306, 2019.