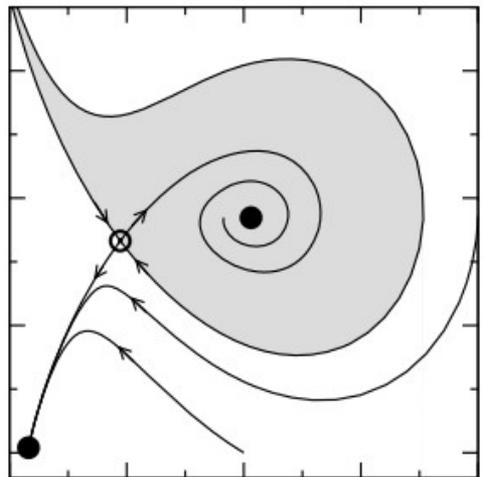
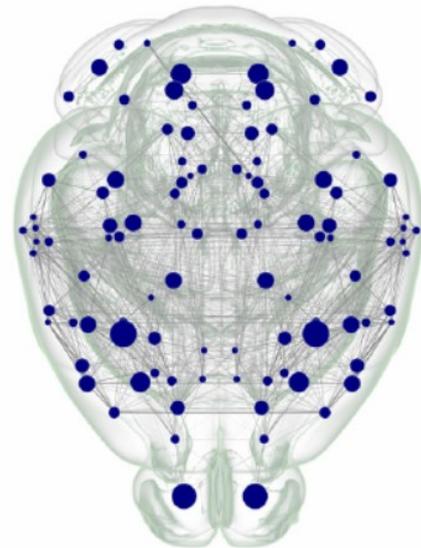


# Модели нейронных масс: теория и применение для моделирования мозга

Клиньшов Владимир Викторович

*ИПФ РАН, Нижний Новгород*

vladimir.klinshov@gmail.com



# Моделирование динамики мозга

## 1. Концептуальные модели

*Mirollo, Strogatz. Synchronization of pulse-coupled biological oscillators, SIAM Journal on Applied Mathematics 1990 – 2700+ цитирований*

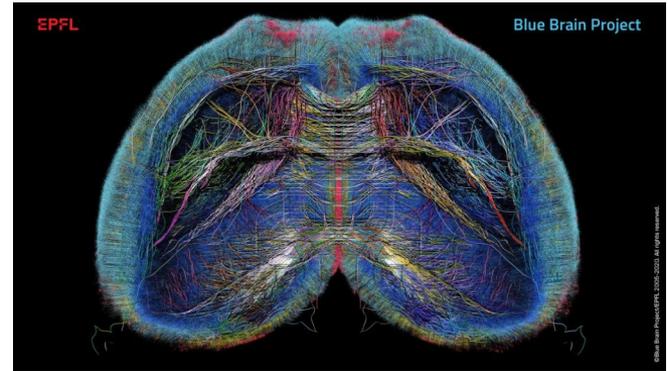
$$\frac{dx_i}{dt} = S_0 - \gamma x_i, \quad 0 \leq x_i \leq 1, \quad i = 1, \dots, N.$$

$$x_i(t) = 1 \Rightarrow x_j(t^+) = \min(1, x_j(t) + \varepsilon) \quad \forall j \neq i.$$

# Моделирование динамики мозга

## 2. Реалистичные модели

Blue Brain Project  
Генри Маркрам,  
Лозанна, Швейцария  
2005 – н.в.



### 2015: Модель кортикальной колонки

*H. Markram et al, Reconstruction and Simulation of Neocortical Microcircuitry. Cell 2015 – 1500+ цитирований*

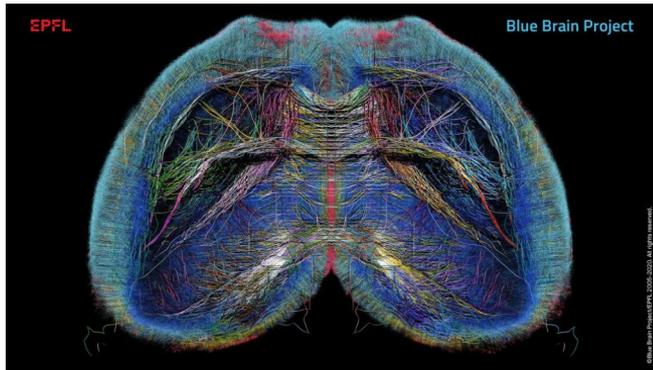
### 2019: Модель неокортекса мыши

*Reimann, M.W., Gevaert, M., Shi, Y., Lu, H., Markram, H., and Muller, E. A null model of the mouse whole-neocortex micro-connectome. Nature Communications 2019 – 48 цитирований*

# Моделирование динамики мозга

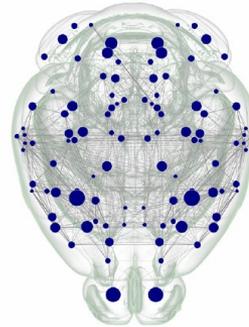
## 3. Модели нейронных масс (среднеполевые модели)

Микроскопическое описание  
(сеть нейронов)



<https://www.epfl.ch/research/domains/bluebrain/gallery/>

Макроскопическое описание  
(сеть популяций)



*Rabuffo et al, eNeuro 2021*

# What is a neural mass?

Freeman 1972

226

FREEMAN

TABLE 1. Numbers of neurons in logarithmic scale\*

Number	Structure	Domain of Observation
10,000,000,000	Neurons, human brain	
1,000,000,000	Neurons, cat brain	Behavior:
	Visual cortex, Area 17, man	Stimulation
	Primary olfactory axons, cat	and ablation
100,000,000	Olfactory bulb, cat	
10,000,000	Olfactory cortex, cat	
	Evoked potential, bulbar at threshold	
	Neurons/mm <sup>3</sup> , cerebellum	
1,000,000	Optic nerve, man	
	Neurons, crustacean	
	Neurons/mm <sup>2</sup> , bulb, cat	Neural masses:
100,000	Mitral cells, cat	Field potentials
	Spinal ganglion, man	
10,000	PON fibers at threshold for AEP	
1,000	Visceral ganglion, Aplysia	Networks:
	Retina, Limulus	Unit recording
	Optic nerve, Necturus	and analysis
100	Sympathetic ganglion, rat	
10	Cardiac ganglion, Homarus	

“Нейронная масса” - ансамбль нейронов мезоскопического размера (большой, но не очень)  $10^4$  -  $10^7$  нейронов (сейчас до  $10^8$  нейронов)

# Модели нейронных масс

*Wilson and Cowan, Biophys. J 1972*

*Amari, Biological cybernetics 1977*

*Jansen and Rit, Biological cybernetics 1995*

*Van Vreeswijk and Sompolinsky, Neural Computations 1998*

*Gerstner, Neural Computations 2000*

*El Boustani and Destexhe, Neural Computations 2009*

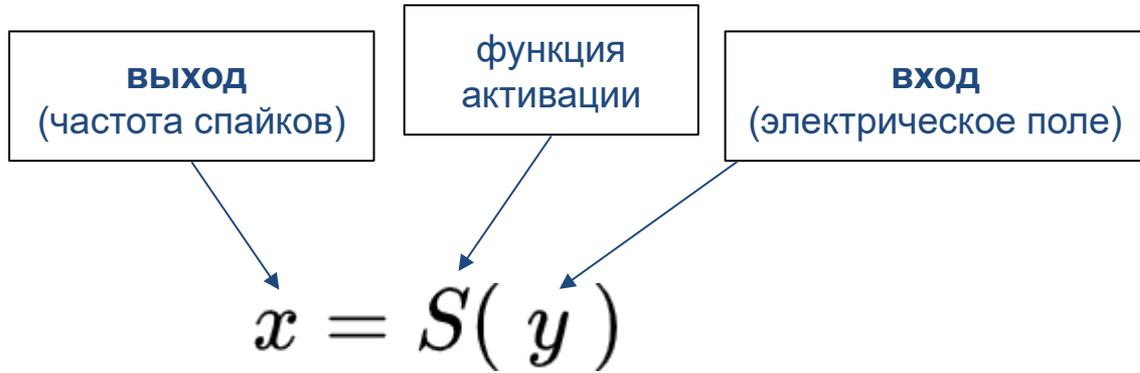
*Deco et al, J. Neurosci 2013*

*Schwalger, Deger, and Gerstner, PLoS Comput Biol 2017*

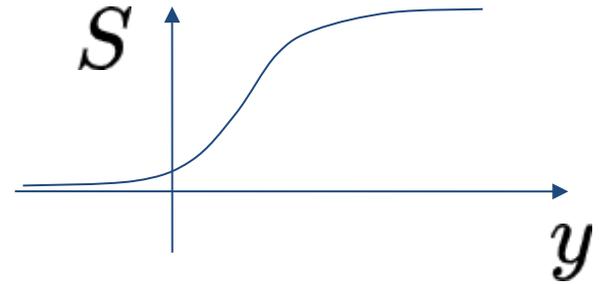
“Модели нейронных масс нового поколения”

*Montbrió, Pazó, and Roxin, Phys. Rev. X 2015 (MPR, 400+ цитирований)*

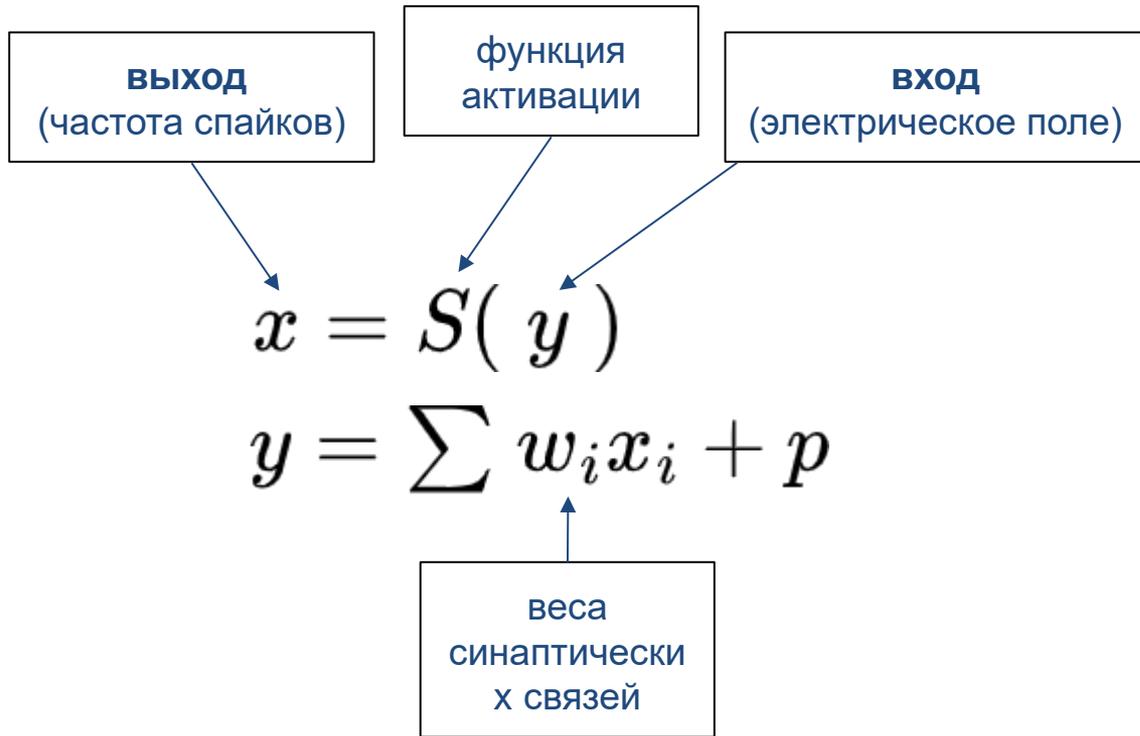
# Классические модели нейронных масс



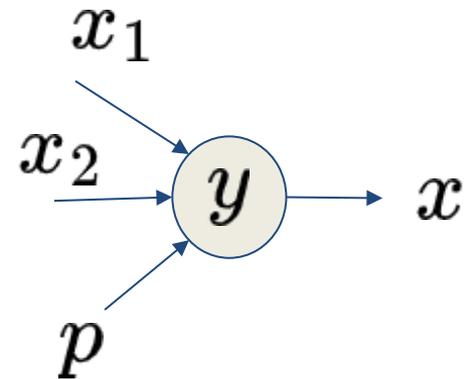
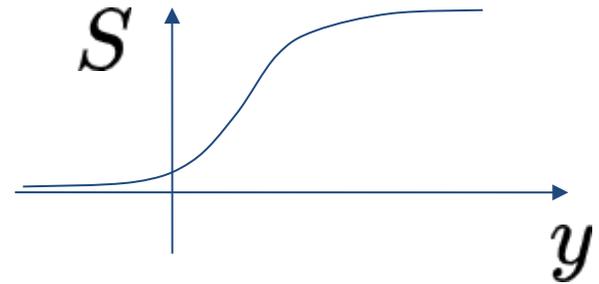
Функция активации



# Классические модели нейронных масс



Функция активации



# Добавляем динамику

1. Динамическая переменная = частота спайков

*Wilson and Cowan 1972*

$$x = S(y)$$

$$y = \sum w_i x_i$$

# Добавляем динамику

1. Динамическая переменная = частота спайков

*Wilson and Cowan 1972*

$$\tau \dot{x} = -x + S(y)$$

$$y = \sum w_i x_i$$

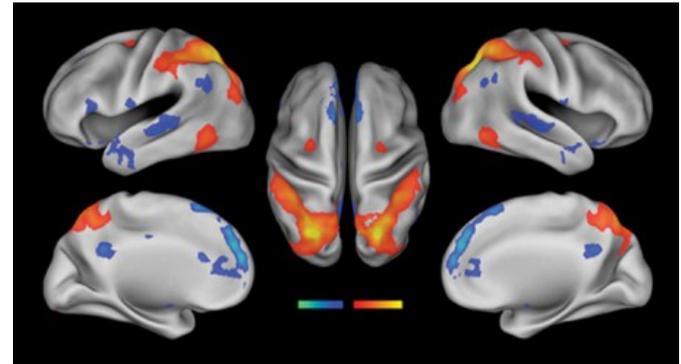
# Добавляем динамику

1. Динамическая переменная = частота спайков  
*Wilson and Cowan 1972*

$$\tau \dot{x} = -x + S(y)$$

$$y = \sum w_i x_i$$

Моделирование BOLD сигналов



*Deco et al. J. Neurosci 2013*

# Добавляем динамику

2. Динамическая переменная = электрическое поле  
*Freeman 1972, Jansen and Rit 1995*

$$x = S( y )$$

$$y = \sum w_i x_i$$

# Добавляем динамику

2. Динамическая переменная = электрическое поле  
*Freeman 1972, Jansen and Rit 1995*

$$x = S(y)$$

$$\tau^2 \ddot{y} = \sum w_i x_i - 2\tau \dot{y} - y$$

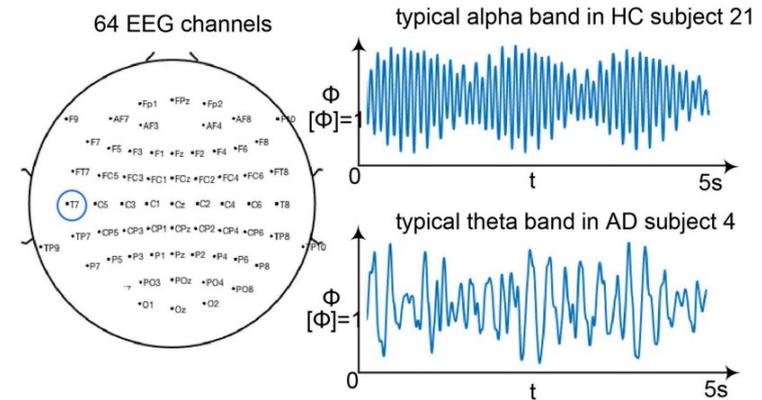
# Добавляем динамику

2. Динамическая переменная = электрическое поле  
*Freeman 1972, Jansen and Rit 1995*

$$x = S(y)$$

$$\tau^2 \ddot{y} = \sum w_i x_i - 2\tau \dot{y} - y$$

## Моделирование EEG сигналов



*Stefanovski et al. Front. Comp. Neurosci. 2019*

# Классические модели нейронных масс

- Усредненные переменные: частота  $x$ , поле  $y$
- Эмпирическая функция активации  $S(y)$
- Эмпирическая динамика либо для  $x$ , либо для  $y$

# Классические модели нейронных масс

- Усредненные переменные: частота  $x$ , поле  $y$
- Эмпирическая функция активации  $S(y)$
- Эмпирическая динамика либо для  $x$ , либо для  $y$

# Модели нейронных масс нового поколения

- Усредненные переменные: частота  $x$ , поле  $y$
- **Уравнения для усредненных переменных выводятся из микроскопических уравнений!**

# Модель Монтбрио-Пазо-Роксина

Montbrió, Pazó, and Roxin, *Phys. Rev. X* 2015 (MPR)

Популяция нейронов с глобальными связями

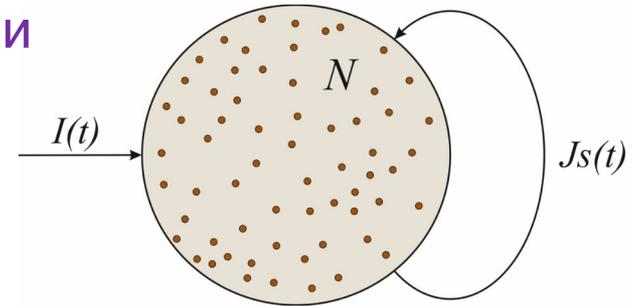
$$\dot{V}_j = V_j^2 + \eta_j + Js(t) + I(t)$$

↑  
мембранный потенциал

↑  
рекуррентный сигнал

↑  
**неоднородная**  
возбудимость

↑  
однородный  
внешний стимул



# Модель Монтбрио-Пазо-Роксина

Montbrió, Pazó, and Roxin, Phys. Rev. X 2015 (MPR)

Популяция нейронов с глобальными связями

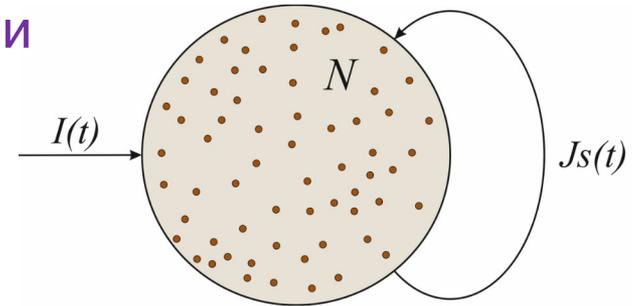
$$\dot{V}_j = V_j^2 + \eta_j + Js(t) + I(t)$$

↑  
мембранный потенциал

↑  
рекуррентный сигнал

↑  
**неоднородная**  
возбудимость

↑  
однородный  
внешний стимул

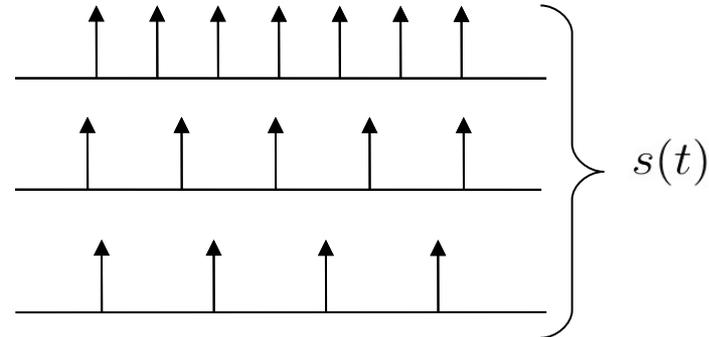


Правило спайка:

if  $V_j \geq V_p$ , then  $V_j \rightarrow V_r$

Выходной сигнал сети:

$$s(t) = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \sum_k \delta(t - t_j^k)$$



# Техника редукции

## Термодинамический предел

$$N \rightarrow \infty : \rho(V|\eta, t), g(\eta)$$

↑  
функция условной  
плотности

↑  
функция распределения  
параметра

# Техника редукции

## Термодинамический предел

$$N \rightarrow \infty : \rho(V|\eta, t), g(\eta)$$

↑  
функция условной  
плотности

↑  
функция распределения  
параметра

## Уравнений непрерывности

$$\partial_t \rho + \partial_V [\rho(V^2 + \eta + Js(t) + I(t))] = 0$$

# Техника редукции

## Термодинамический предел

$$N \rightarrow \infty : \rho(V|\eta, t), g(\eta)$$

↑  
функция условной  
плотности

↑  
функция распределения  
параметра

## Уравнений непрерывности

$$\partial_t \rho + \partial_V [\rho(V^2 + \eta + Js(t) + I(t))] = 0$$

Выходной сигнал сети  $\Rightarrow$  средняя частота генерации

$$s(t) = r(t) = \int_{-\infty}^{\infty} \rho(V_p|\eta, t) \dot{V}(V_p|\eta, t) d\eta$$

# Техника редукции

## Уравнение непрерывности

$$\partial_t \rho + \partial_V [\rho(V^2 + \eta + J_s(t) + I(t))] = 0$$

## Подстановка Лоренца

$$\rho(V|\eta, t) = \frac{1}{\pi} \frac{x(\eta, t)}{[V - y(\eta, t)]^2 + x(\eta, t)^2}$$

$$\frac{1}{\pi} x(\eta, t) = r(\eta, t) = \rho(V \rightarrow \infty|\eta, t) \dot{V}(V \rightarrow \infty|\eta, t) \quad - \text{средняя частота субпопуляции}$$

$$y(\eta, t) = \langle V \rangle(\eta, t) = \int_{-\infty}^{\infty} V \rho(V|\eta, t) dV \quad - \text{среднее поле субпопуляции}$$

$$w(\eta, t) \equiv x(\eta, t) + iy(\eta, t) \quad - \text{комплексный параметр порядка субпопуляции}$$

# Техника редукции

## Уравнение непрерывности

$$\partial_t \rho + \partial_V [\rho(V^2 + \eta + J_s(t) + I(t))] = 0$$

## Подстановка Лоренца

$$\rho(V|\eta, t) = \frac{1}{\pi} \frac{x(\eta, t)}{[V - y(\eta, t)]^2 + x(\eta, t)^2}$$

$$\frac{1}{\pi} x(\eta, t) = r(\eta, t) = \rho(V \rightarrow \infty|\eta, t) \dot{V}(V \rightarrow \infty|\eta, t) \quad - \text{средняя частота субпопуляции}$$

$$y(\eta, t) = \langle V \rangle(\eta, t) = \int_{-\infty}^{\infty} V \rho(V|\eta, t) dV \quad - \text{среднее поле субпопуляции}$$

$$w(\eta, t) \equiv x(\eta, t) + iy(\eta, t) \quad - \text{комплексный параметр порядка субпопуляции}$$

$$\partial_t w(\eta, t) = i[\eta + Jr(t) + I(t) - w(\eta, t)^2]$$

$$r(t) = \frac{1}{\pi} \operatorname{Re} \int_{-\infty}^{\infty} w(\eta, t) g(\eta) d\eta$$

# Техника редукции

$$\partial_t w(\eta, t) = i[\eta + Jr(t) + I(t) - w(\eta, t)^2]$$

$$r(t) = \frac{1}{\pi} \operatorname{Re} \int_{-\infty}^{\infty} w(\eta, t) g(\eta) d\eta$$

Распределение локальных параметров по Лоренцу:

$$g(\eta) = \frac{1}{\pi} \frac{\gamma^2}{\gamma^2 + (\eta - \zeta)^2}$$

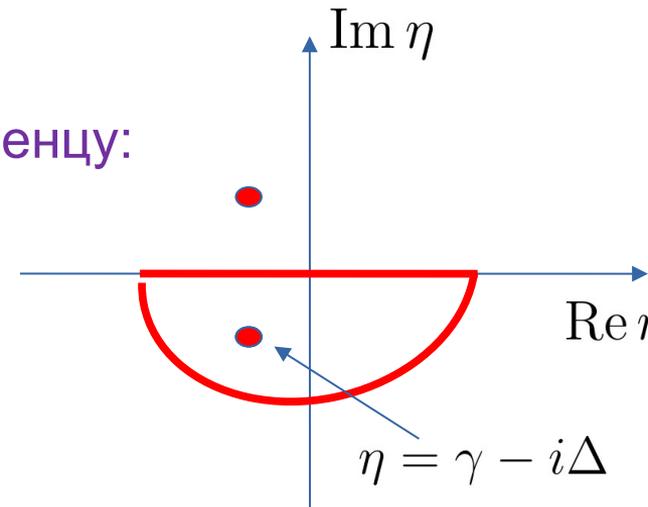
# Техника редукции

$$\partial_t w(\eta, t) = i[\eta + Jr(t) + I(t) - w(\eta, t)^2]$$

$$r(t) = \frac{1}{\pi} \operatorname{Re} \int_{-\infty}^{\infty} w(\eta, t) g(\eta) d\eta$$

Распределение локальных параметров по Лоренцу:

$$g(\eta) = \frac{1}{\pi} \frac{\gamma^2}{\gamma^2 + (\eta - \zeta)^2}$$



# Техника редукции

$$\partial_t w(\eta, t) = i[\eta + Jr(t) + I(t) - w(\eta, t)^2]$$

$$r(t) = \frac{1}{\pi} \operatorname{Re} \int_{-\infty}^{\infty} w(\eta, t) g(\eta) d\eta$$

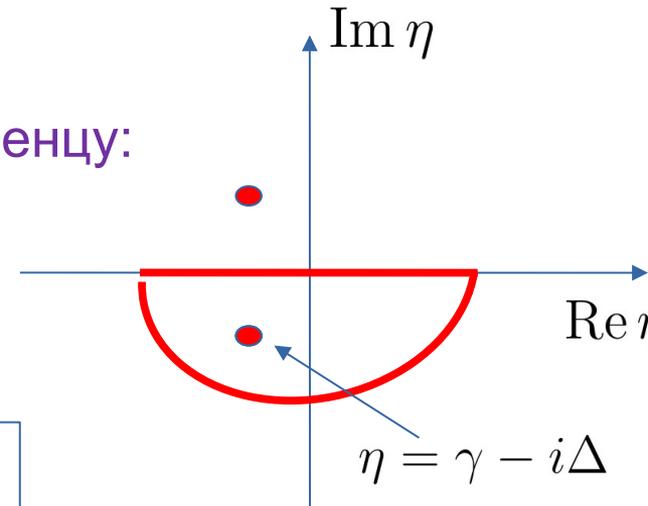
Распределение локальных параметров по Лоренцу:

$$g(\eta) = \frac{1}{\pi} \frac{\gamma^2}{\gamma^2 + (\eta - \zeta)^2}$$

Модель нейронной массы

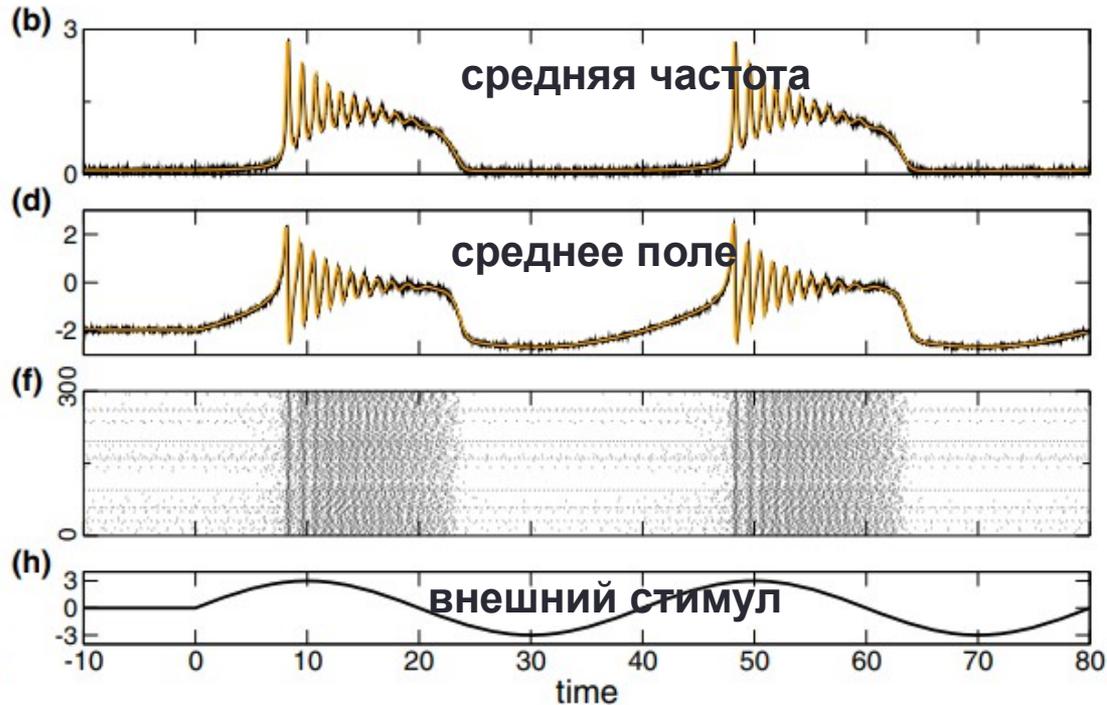
$$\dot{r} = \Delta/\pi + 2rv \quad - \text{средняя частота}$$

$$\dot{v} = v^2 + \zeta - \pi^2 r^2 + Jr + I(t) \quad - \text{среднее поле}$$



# Динамика модели нейронной массы

Montbrió, Pazó, and Roxin, *Phys. Rev. X* 2015 (MPR)



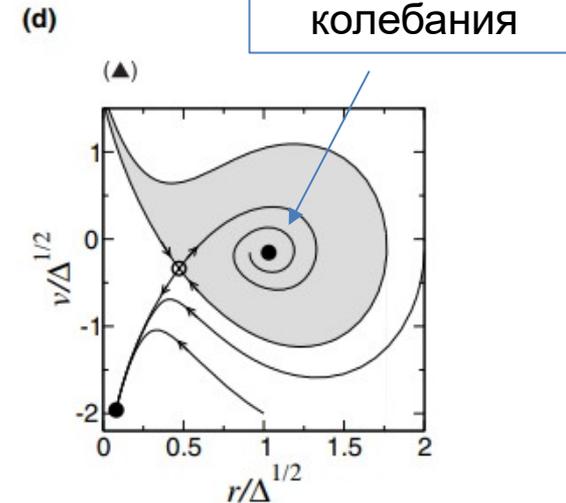
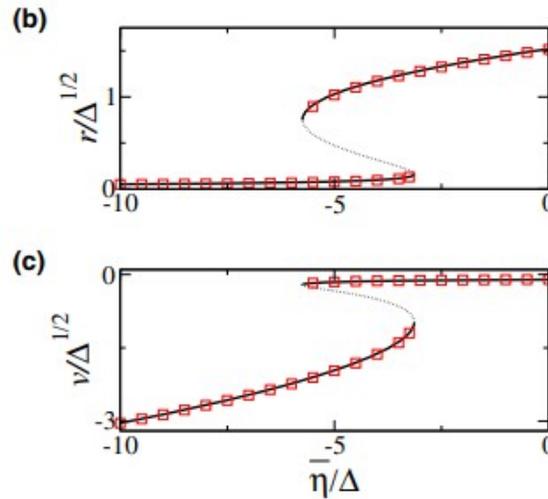
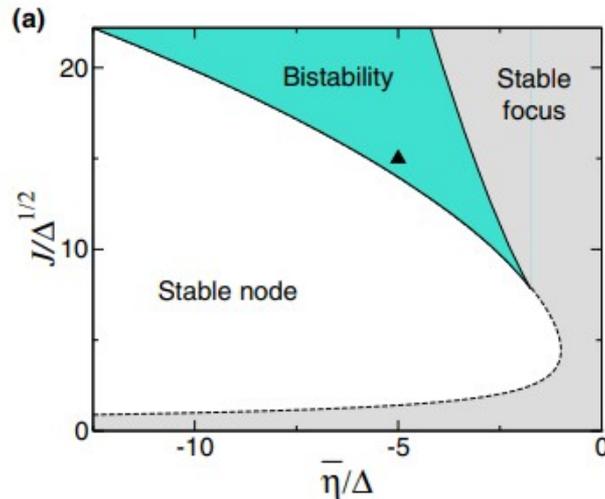
# Динамика модели нейронной массы

Montbrió, Pazó, and Roxin, *Phys. Rev. X* 2015 (MPR)

$$\dot{r} = \Delta/\pi + 2rv$$

$$\dot{v} = v^2 + \zeta - \pi^2 r^2 + Jr + I(t)$$

Бифуркационный анализ модели нейронной массы



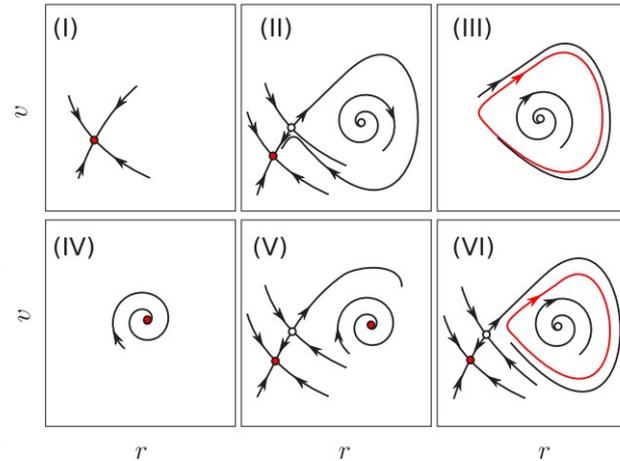
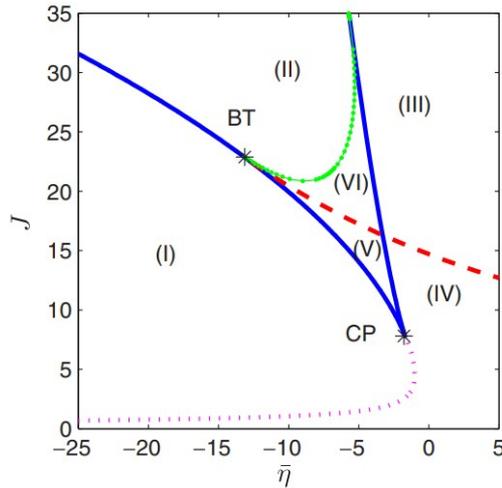
# Учет конечной длительности спайков

*Ratas and Pyragas, Physical Review E 2016*

$$\dot{r} = 1/\pi + 2rv$$

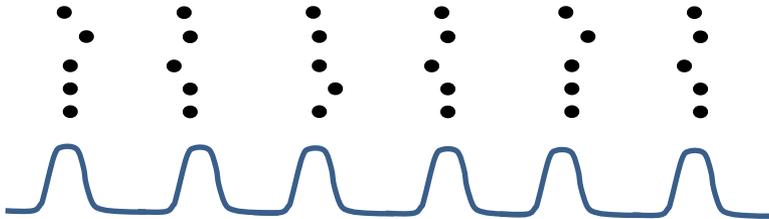
$$\dot{v} = \bar{\eta} + v^2 - \pi^2 r^2 + J V_{\text{th}} S(t)$$

$$S(t) = \frac{1}{\pi} \left\{ \frac{\pi}{2} - \arctan \left[ \frac{V_{\text{th}} - v(t)}{\pi r(t)} \right] \right\}$$

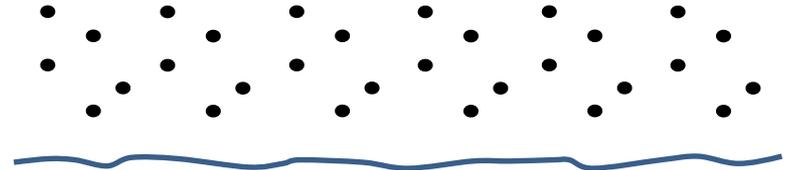


# Связь колебаний частоты и синхронизации внутри популяции

Синхронизация есть



Синхронизации нет



Колебания на макроуровне = **синхронизация** на микроуровне

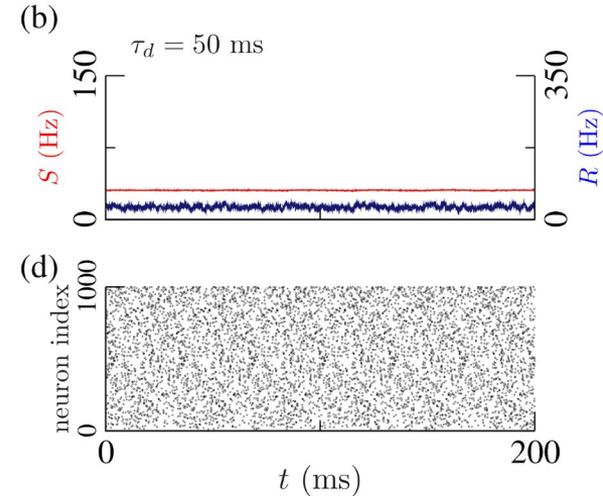
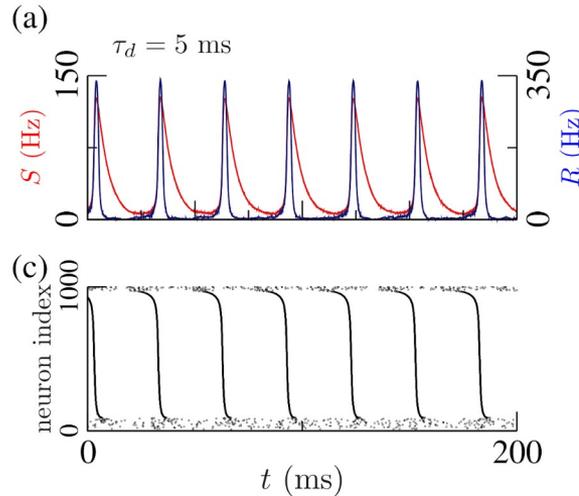
# Учет медленной кинетики синапсов

*Devalle et al, PLOS Comput Biol 2017*

$$\tau_m \dot{R} = \frac{\Delta}{\pi \tau_m} + 2RV,$$

$$\tau_m \dot{V} = V^2 - (\pi \tau_m R)^2 - J \tau_m S + \Theta,$$

$$\tau_d \dot{S} = -S + R.$$



# Учет шумового воздействия

Goldobin, Di Volo, Torcini, *Physical Review Letters* 2021

$$\dot{V}_j = V_j^2 + I_0 + \eta_j + J_j s(t) + \sigma_j \xi_j(t)$$

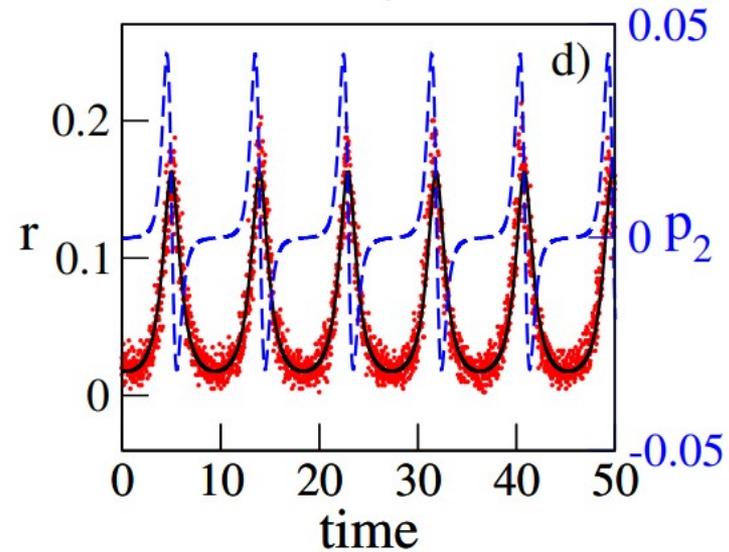


$$\dot{r} = (\Delta_\eta + \Delta_J r + p_2)/\pi + 2rv \quad ,$$

$$\dot{v} = I_0 + \eta_0 + J_0 r - \pi^2 r^2 + v^2 + q_2 \quad ,$$

$$\dot{q}_2 = 2\mathcal{N}_R + 4(p_3 + q_2 v - \pi p_2 r) \quad ,$$

$$\dot{p}_2 = 2\mathcal{N}_I + 4(-q_3 + \pi q_2 r + p_2 v) \quad .$$



# Учет формы неоднородности

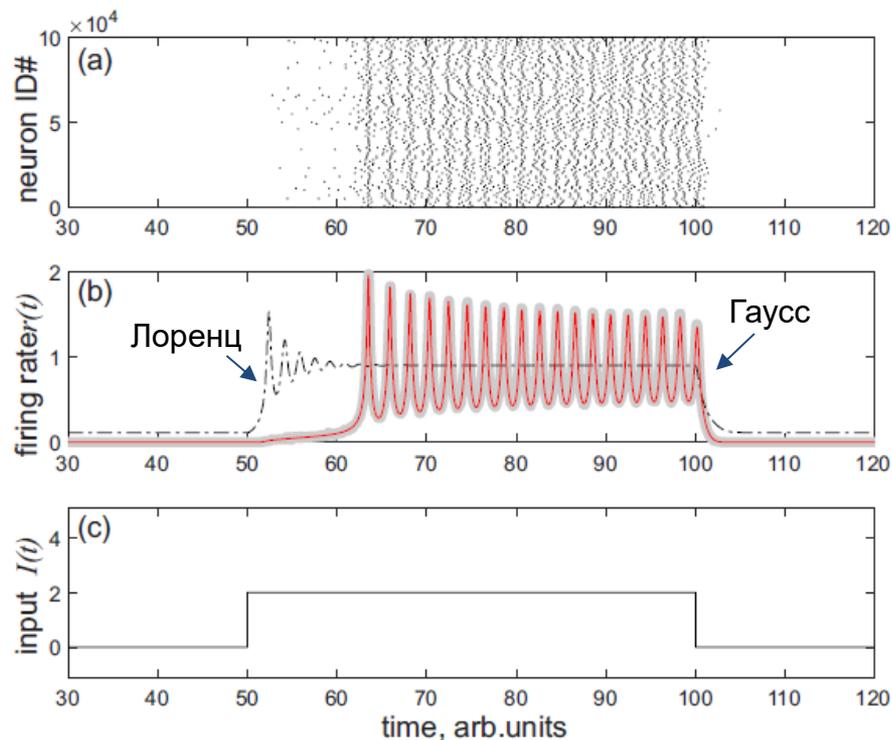
*Klinshov, Kirillov and Nekorkin, Physical Review E 2021*

$g(\eta)$  - распределение возбудимости  
внутри популяции

Модель нейронной массы для  
Гауссова распределения:

$$\dot{w}_k = i[\eta_k + Jr - w_k^2 + I(t)], \quad k = 1, \dots, n.$$

$$r = \gamma_n 2^n \sigma_n^{2n+1} n! \sqrt{\frac{2}{\pi}} \operatorname{Re} \left( i \sum_{k=1}^n \frac{w_k}{(\eta_k - \bar{\eta})^{2n+1}} \right).$$

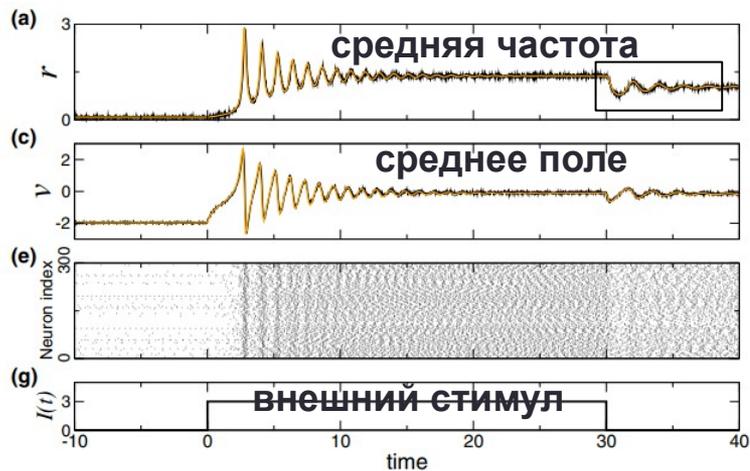


# Учет эффектов конечного размера

$$\dot{V}_j = V_j^2 + \eta_j + J_S(t) + I(t)$$

$$\dot{r} = \Delta/\pi + 2rv$$

$$\dot{v} = v^2 + \zeta - \pi^2 r^2 + Jr + I(t)$$

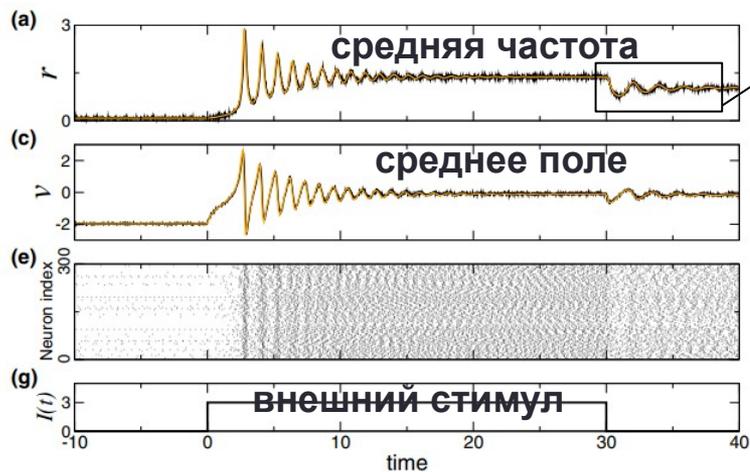


# Учет эффектов конечного размера

$$\dot{V}_j = V_j^2 + \eta_j + J_S(t) + I(t)$$

$$\dot{r} = \Delta/\pi + 2rv$$

$$\dot{v} = v^2 + \zeta - \pi^2 r^2 + Jr + I(t)$$

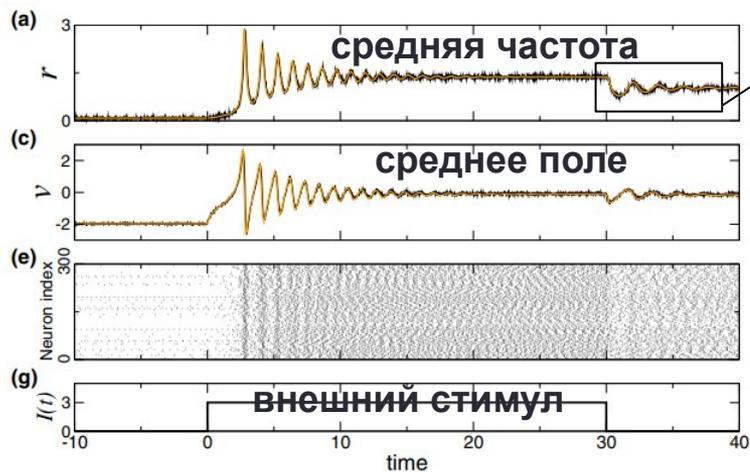


# Учет эффектов конечного размера

$$\dot{V}_j = V_j^2 + \eta_j + Js(t) + I(t)$$

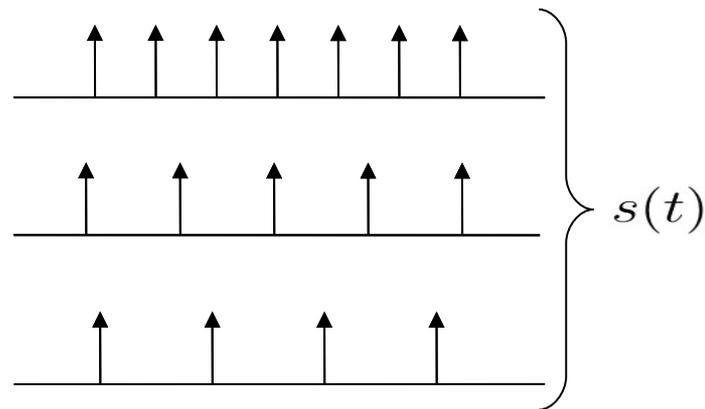
$$\dot{r} = \Delta/\pi + 2rv$$

$$\dot{v} = v^2 + \zeta - \pi^2 r^2 + Jr + I(t)$$



“дробовой шум”

$$s(t) = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \sum_k \delta(t - t_j^k)$$

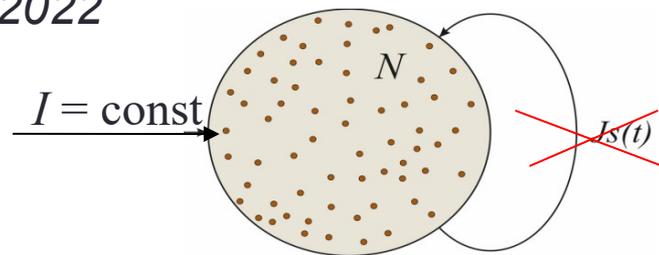


# Учет эффектов конечного размера

*Klinshov and Kirillov, Physical Review E 2022*

Сигнал на выходе одного нейрона:

$$s_j(t) = \nu_j \text{III}(\nu_j t - \theta_j)$$

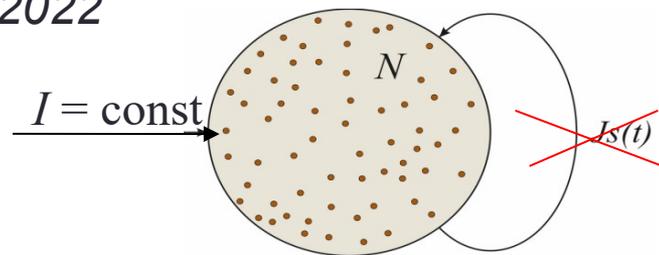



# Учет эффектов конечного размера

*Klinshov and Kirillov, Physical Review E 2022*

Сигнал на выходе одного нейрона:

$$s_j(t) = \nu_j \text{III}(\nu_j t - \theta_j)$$

Сигнал на выходе полной сети:

$$s(t) = \langle s_j(t) \rangle = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N s_j(t) = r + \frac{1}{\sqrt{N}} \chi_0(t)$$

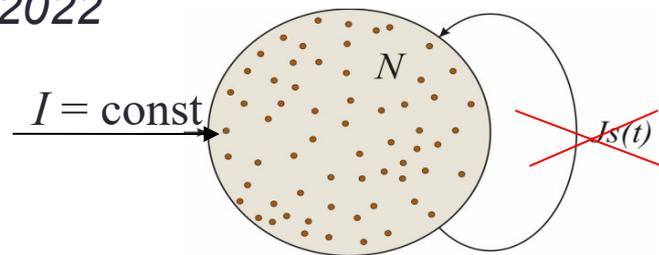
свободный дробовой шум

# Учет эффектов конечного размера

*Klinshov and Kirillov, Physical Review E 2022*

Сигнал на выходе одного нейрона:

$$s_j(t) = \nu_j \text{III}(\nu_j t - \theta_j)$$

Сигнал на выходе полной сети:

$$s(t) = \langle s_j(t) \rangle = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N s_j(t) = r + \frac{1}{\sqrt{N}} \chi_0(t)$$

свободный дробовой шум

Спектр мощности свободного дробового шума:

$$W_0(\nu) = \sum_{q=1}^{\infty} \frac{\nu^2}{q^3} g\left(\frac{\nu}{q}\right)$$

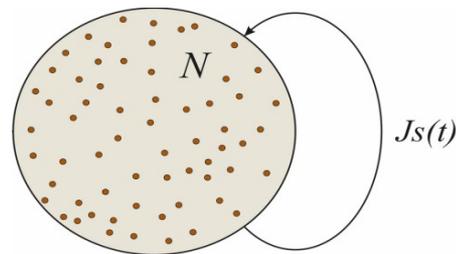
# Учет эффектов конечного размера

*Klinshov and Kirillov, Physical Review E 2022*

Модель нейронной массы MPR

$$\dot{r} = \Delta/\pi + 2rv$$

$$\dot{v} = v^2 + \zeta - \pi^2 r^2 + Jr$$



# Учет эффектов конечного размера

*Klinshov and Kirillov, Physical Review E 2022*

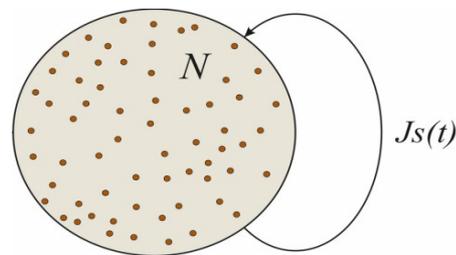
Модель нейронной массы MPR

$$\dot{r} = \Delta/\pi + 2rv$$

$$\dot{v} = v^2 + \zeta - \pi^2 r^2 + \cancel{Js}$$

+ дробовой шум

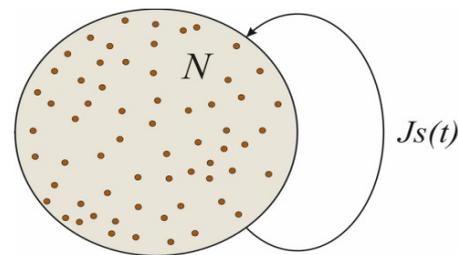
$$s(t) = r + \frac{1}{\sqrt{N}} \chi_0(t)$$



# Учет эффектов конечного размера

*Klinshov and Kirillov, Physical Review E 2022*

Модель нейронной массы MPR



$$\begin{aligned}\dot{r} &= \Delta/\pi + 2rv \\ \dot{v} &= v^2 + \zeta - \pi^2 r^2 + \cancel{Js}\end{aligned}$$

+ дробовой шум

$$s(t) = r + \frac{1}{\sqrt{N}}\chi_0(t)$$

Стохастическая модель нейронной массы  
для популяции конечного размера:

$$\begin{aligned}\dot{r} &= \Delta/\pi + 2rv, \\ \dot{v} &= v^2 + \zeta - \pi^2 r^2 + Jr + \frac{J}{\sqrt{N}}\chi_0(t)\end{aligned}$$

# Учет эффектов конечного размера

*Klinshov and Kirillov, Physical Review E 2022*

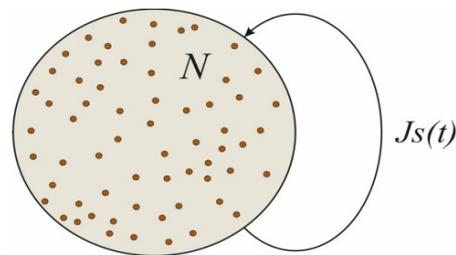
## Модель нейронной массы MPR

$$\dot{r} = \Delta/\pi + 2rv$$

$$\dot{v} = v^2 + \zeta - \pi^2 r^2 + \cancel{Js}$$

+ дробовой шум

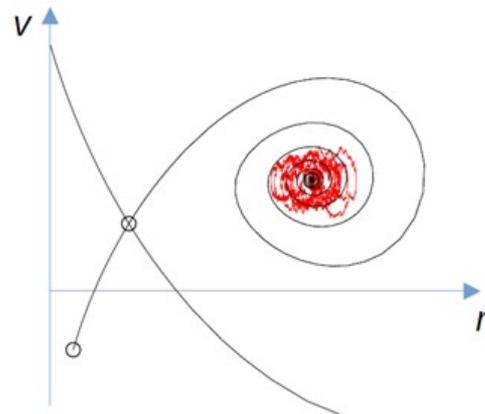
$$s(t) = r + \frac{1}{\sqrt{N}}\chi_0(t)$$



Стохастическая модель нейронной массы для популяции конечного размера:

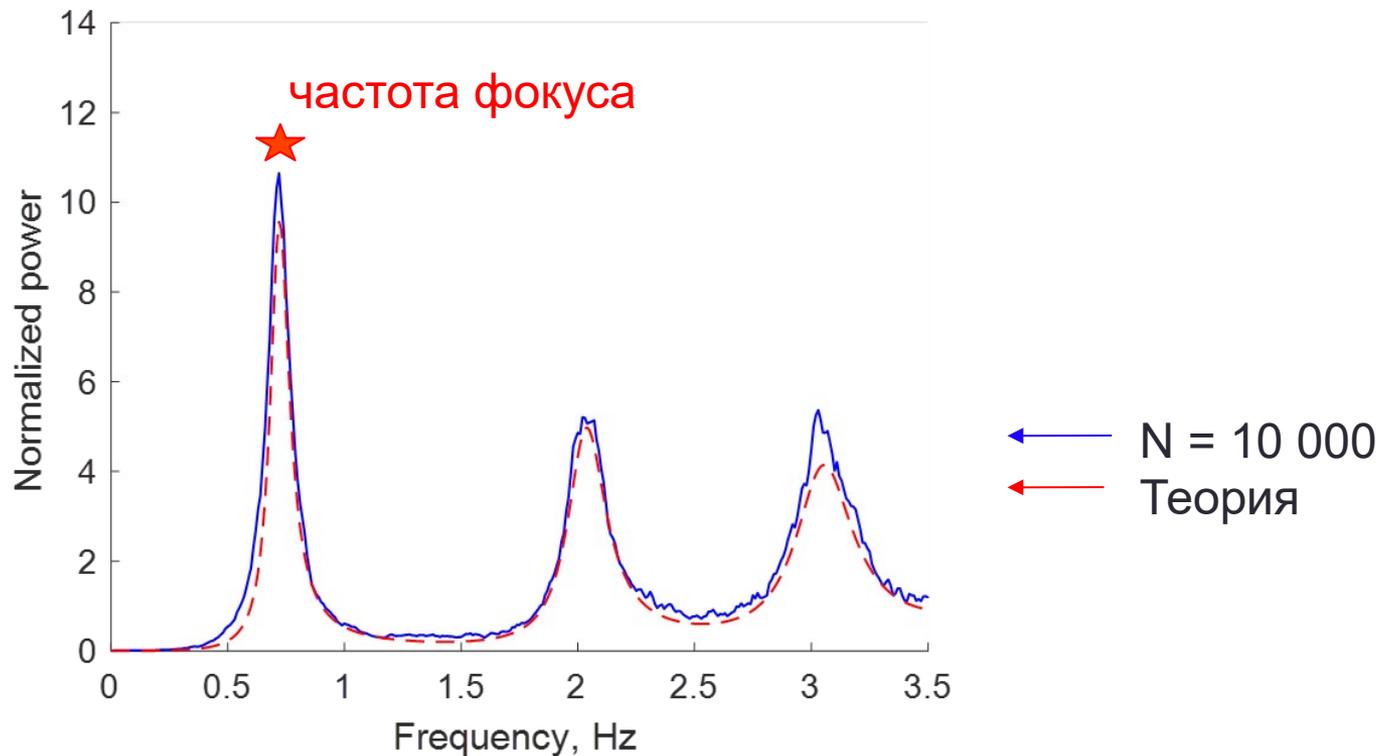
$$\dot{r} = \Delta/\pi + 2rv,$$

$$\dot{v} = v^2 + \zeta - \pi^2 r^2 + Jr + \frac{J}{\sqrt{N}}\chi_0(t)$$



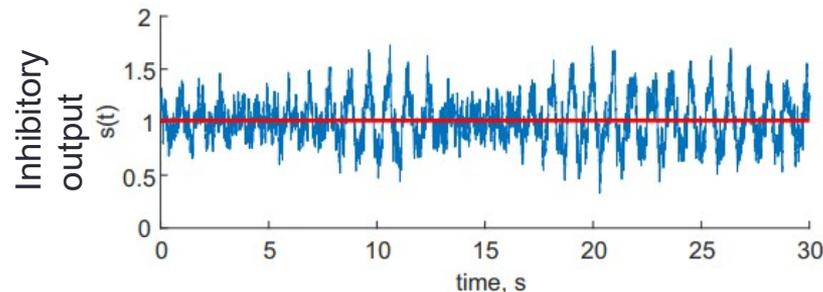
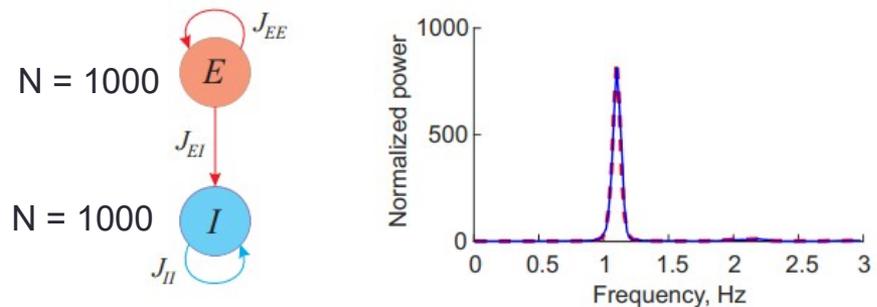
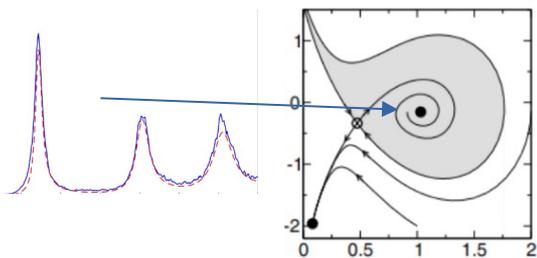
# Спектр дробового шума

*Klinshov and Kirillov, Physical Review E 2022*



# Резонансные эффекты дробового шума

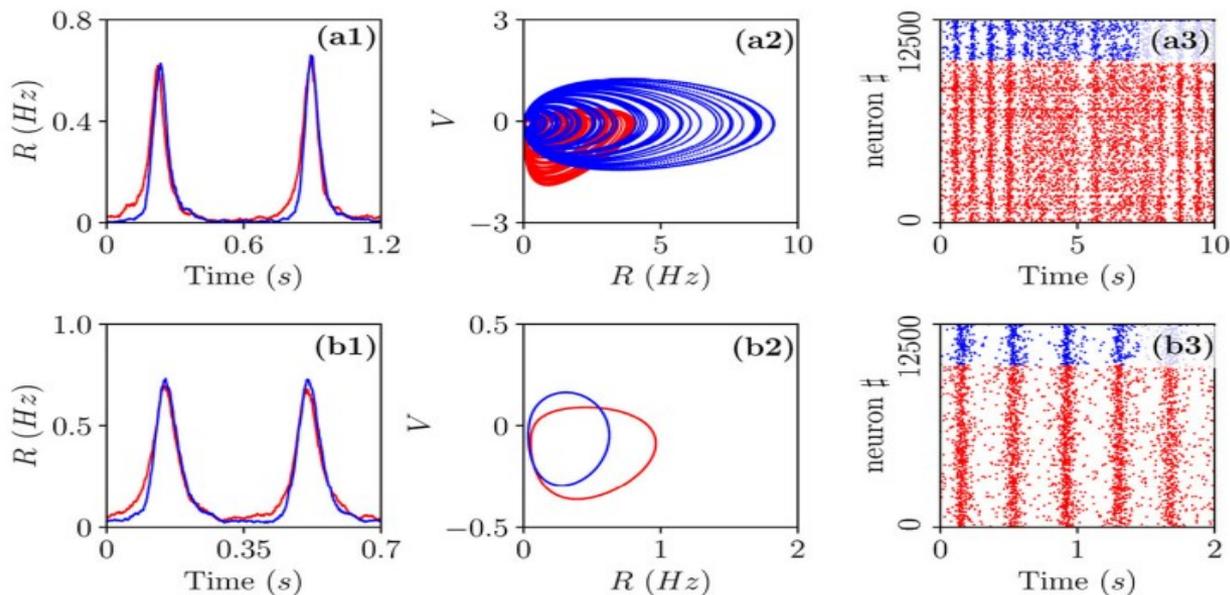
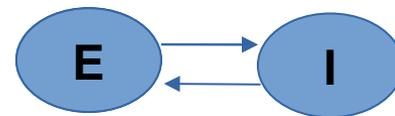
*Klinshov and Kirillov, Physical Review E 2022*



# Моделирование двух популяций

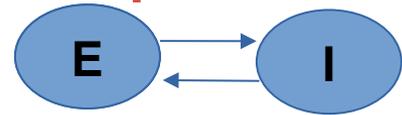
*Bi et al, Frontiers in Systems Neuroscience 2021*

«Сбалансированная» динамика

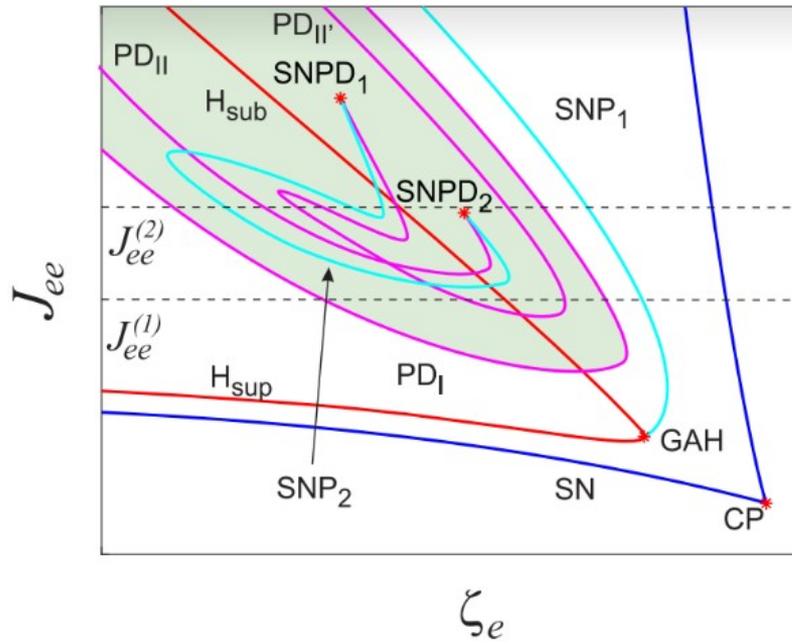


# Моделирование двух популяций

*Kirillov, Smelov and Klinshov, Chaos 2024*

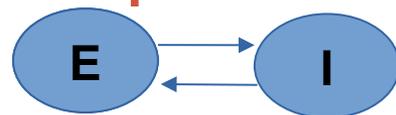


## Бифуркационный анализ

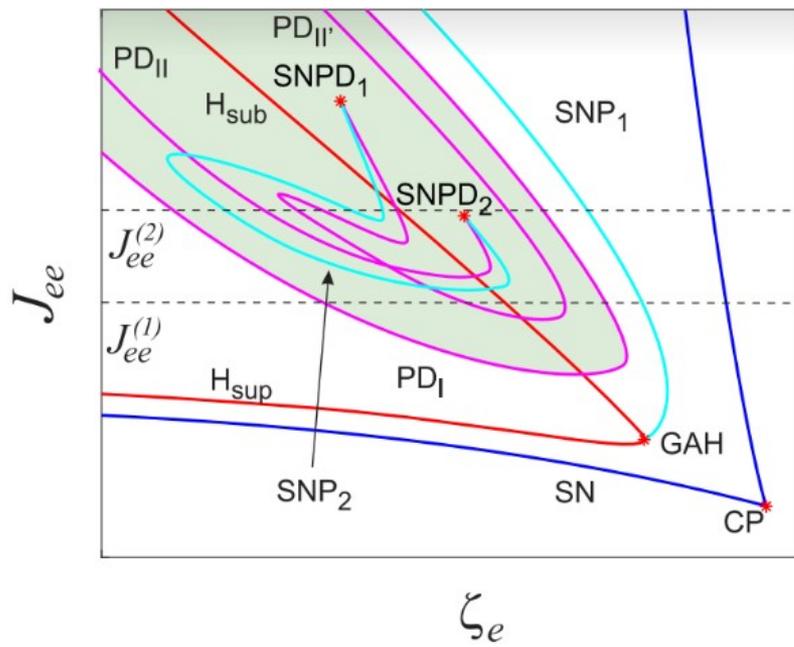


# Моделирование двух популяций

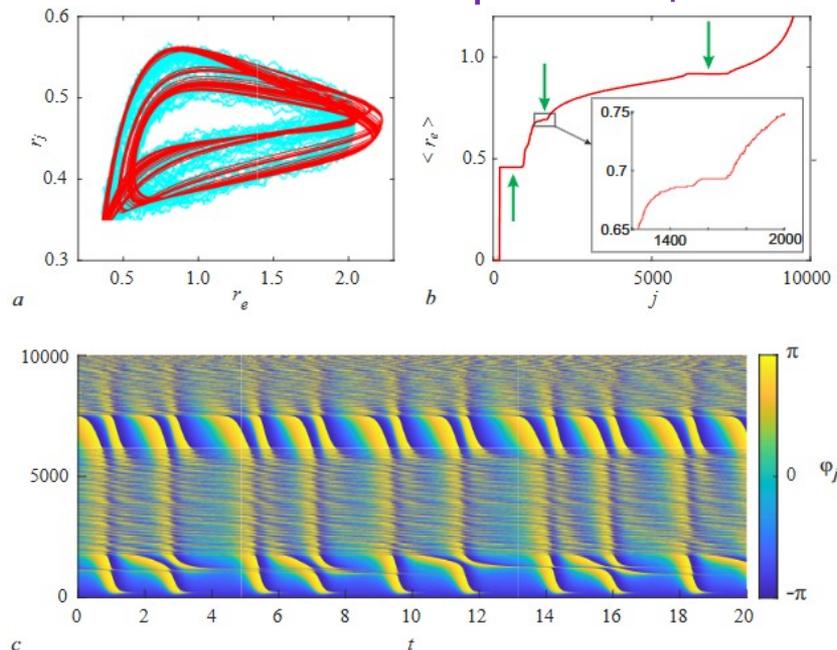
*Kirillov, Smelov and Klinshov, Chaos 2024*



## Бифуркационный анализ



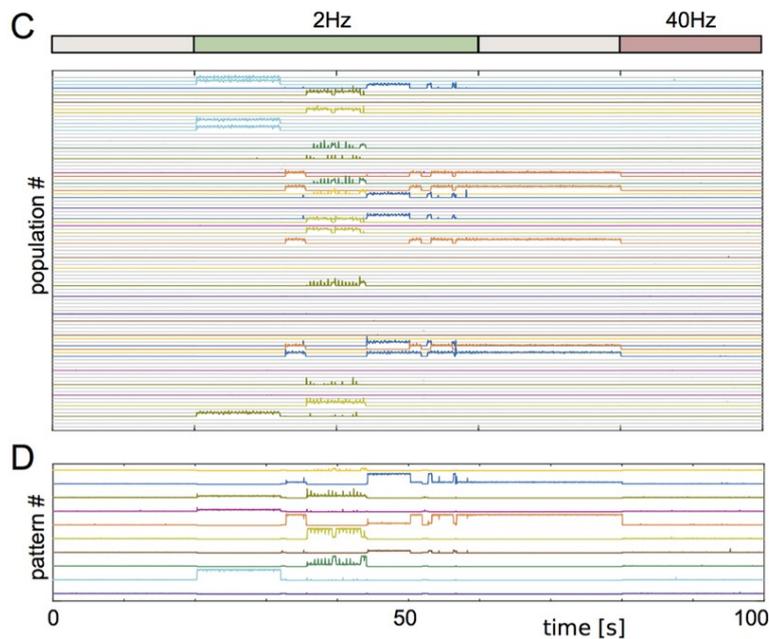
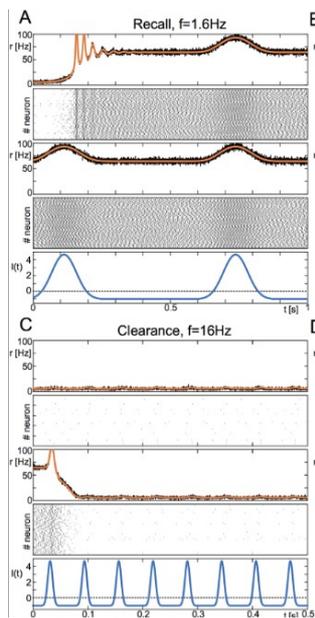
## Хаотическая синхронизация



# Моделирование нескольких популяций

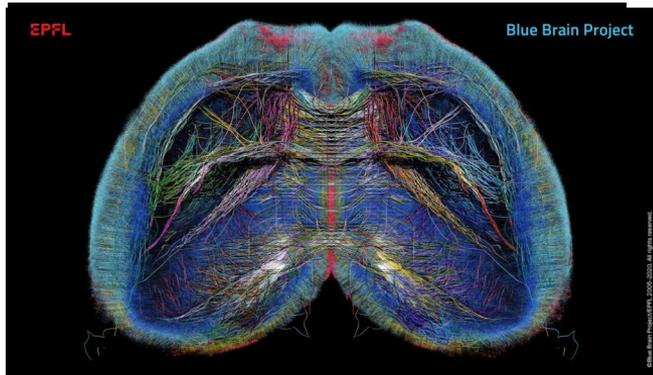
*Schmidt et al, PLOS Comput Biol 2018*

## Рабочая память



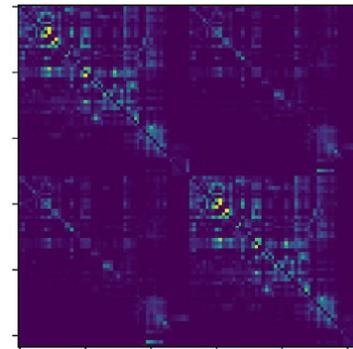
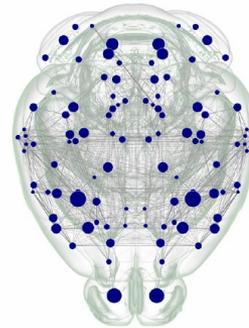
# Моделирование целого мозга (whole brain modelling)

Микроскопическое описание  
(сеть нейронов)



<https://www.epfl.ch/research/domains/bluebrain/gallery/>

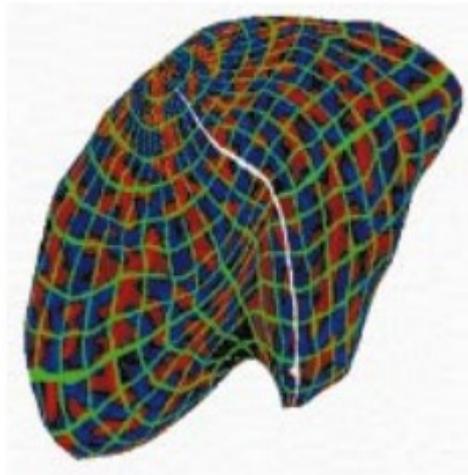
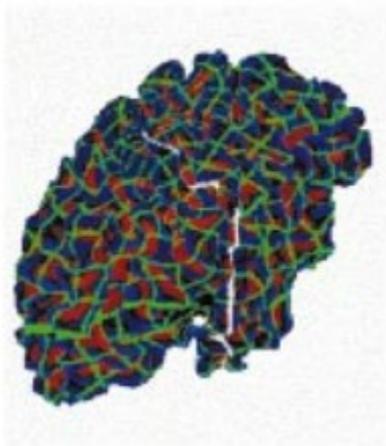
Мезоскопическое описание  
(набор популяций)



Rabuffo et al, eNeuro 2021

# Моделирование целого мозга (whole brain modelling)

Ранние подходы: от нейронных масс к нейронным полям



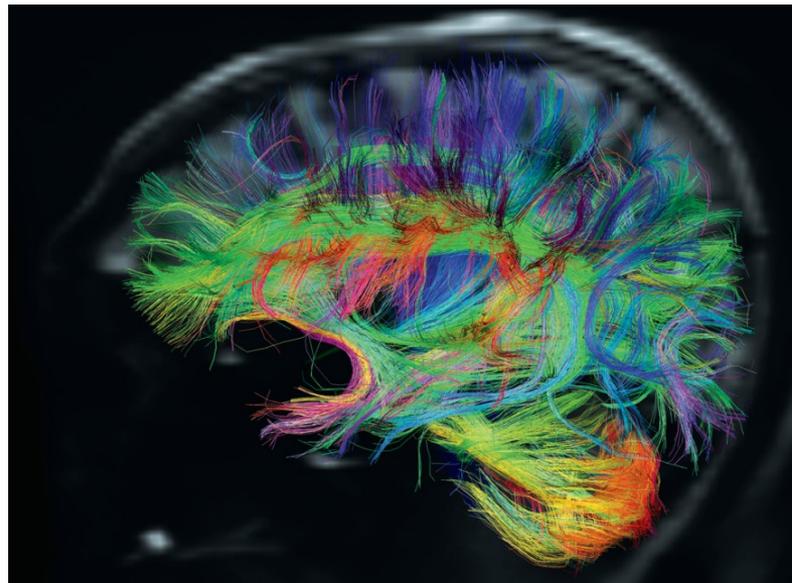
# Моделирование целого мозга (whole brain modelling)

## Коннектомика

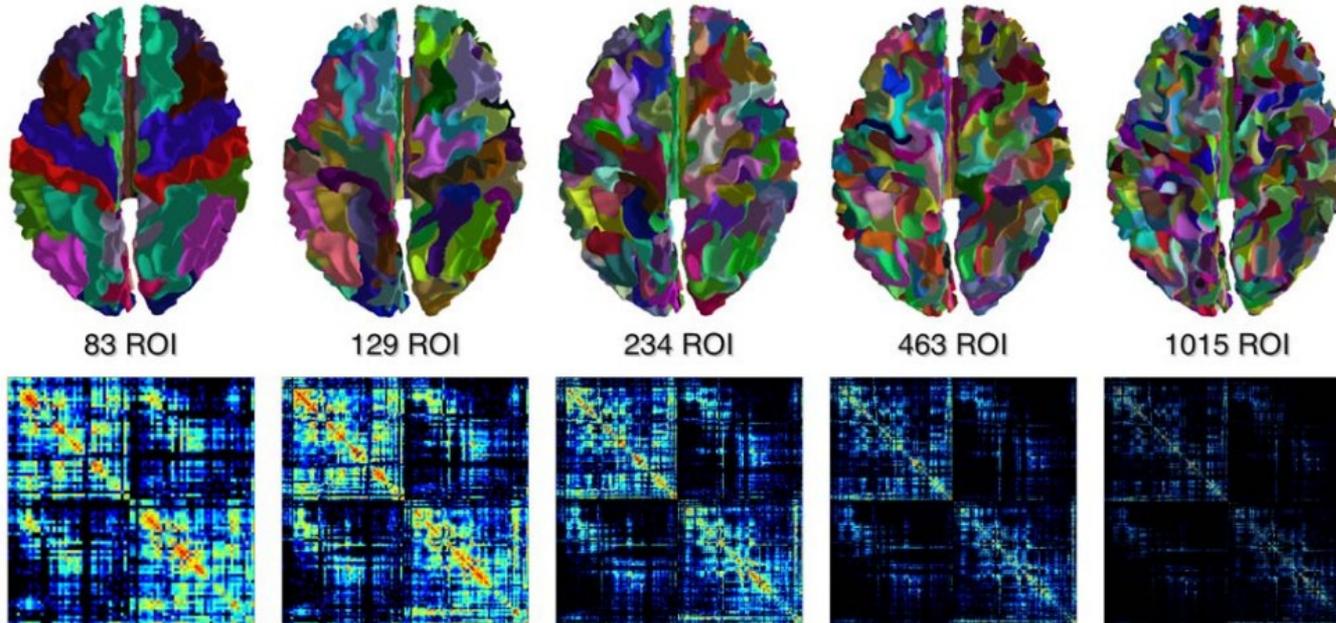
(Sporns, Tononi, Kötter, 2005;  
Hangmann 2005)

## Трактография

(диффузионная МРТ)



# Моделирование целого мозга (whole brain modelling)



# Моделирование целого мозга (whole brain modelling)

Paula Sanz Leon, Stuart A. Knock,  
M. Marmaduke Woodman, Lia  
Domide, Jochen Mersmann, Anthony R.  
McIntosh, and **Viktor Jirsa**.

"The Virtual Brain: a simulator of primate  
brain network dynamics." *Frontiers in  
neuroinformatics* 7 (2013): 10.

**500+ цитирований**

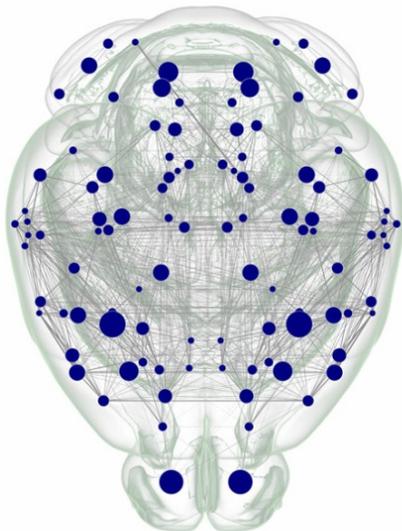


**THEVIRTUALBRAIN.**

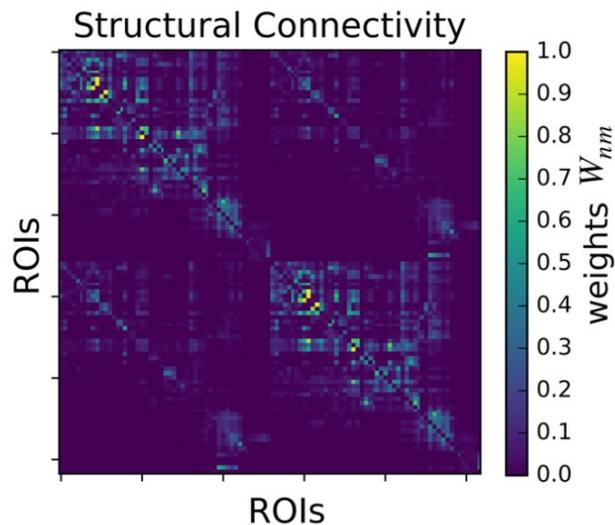
# Мозг в состоянии покоя: нейронные каскады

*Rabuffo, Fousek, Bernard and Viktor Jirsa, eNeuro 2021*

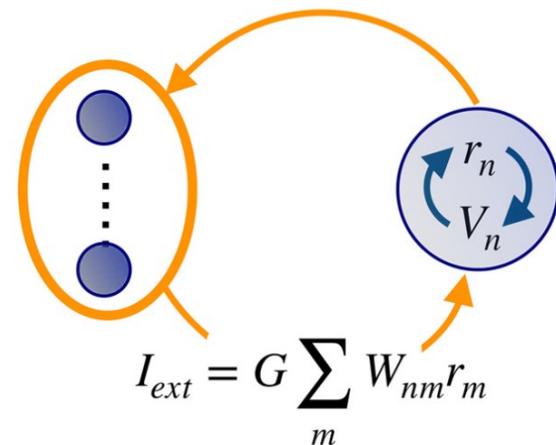
C



D

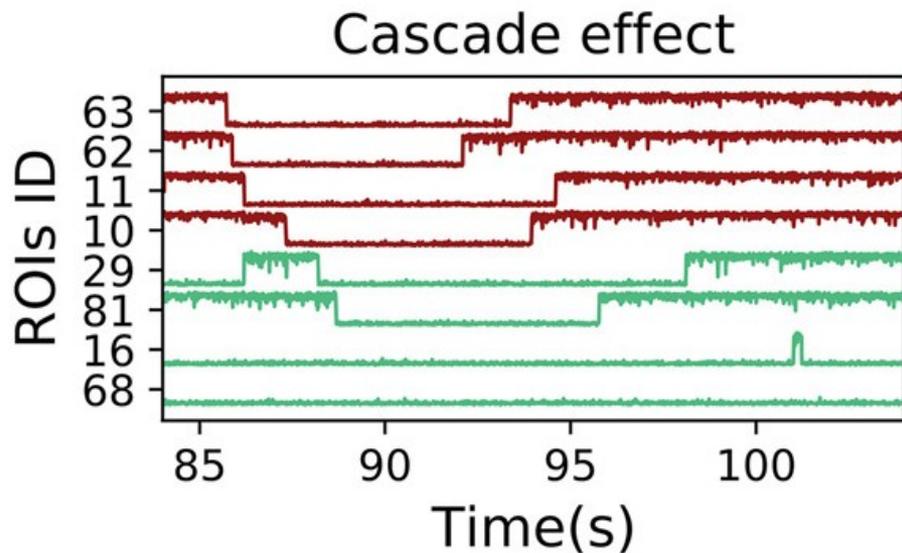
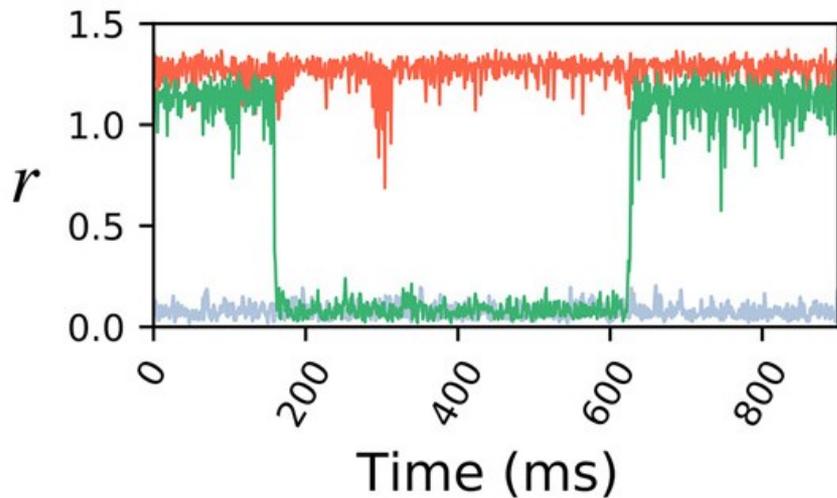


E



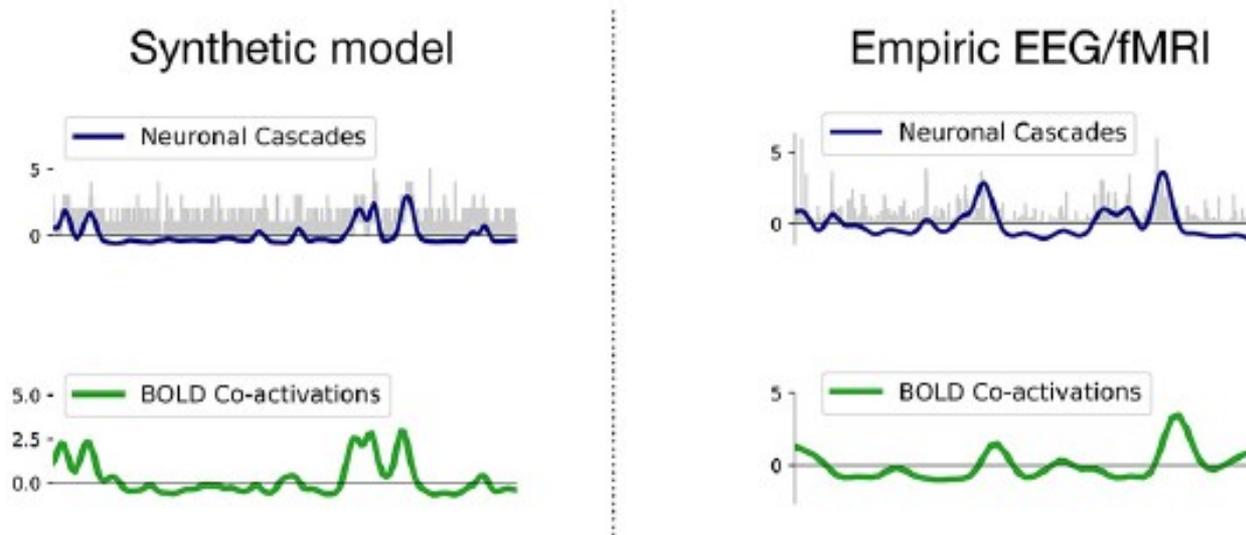
# Мозг в состоянии покоя: нейронные каскады

*Rabuffo, Fousek, Bernard and Viktor Jirsa, eNeuro 2021*



# Мозг в состоянии покоя: нейронные каскады

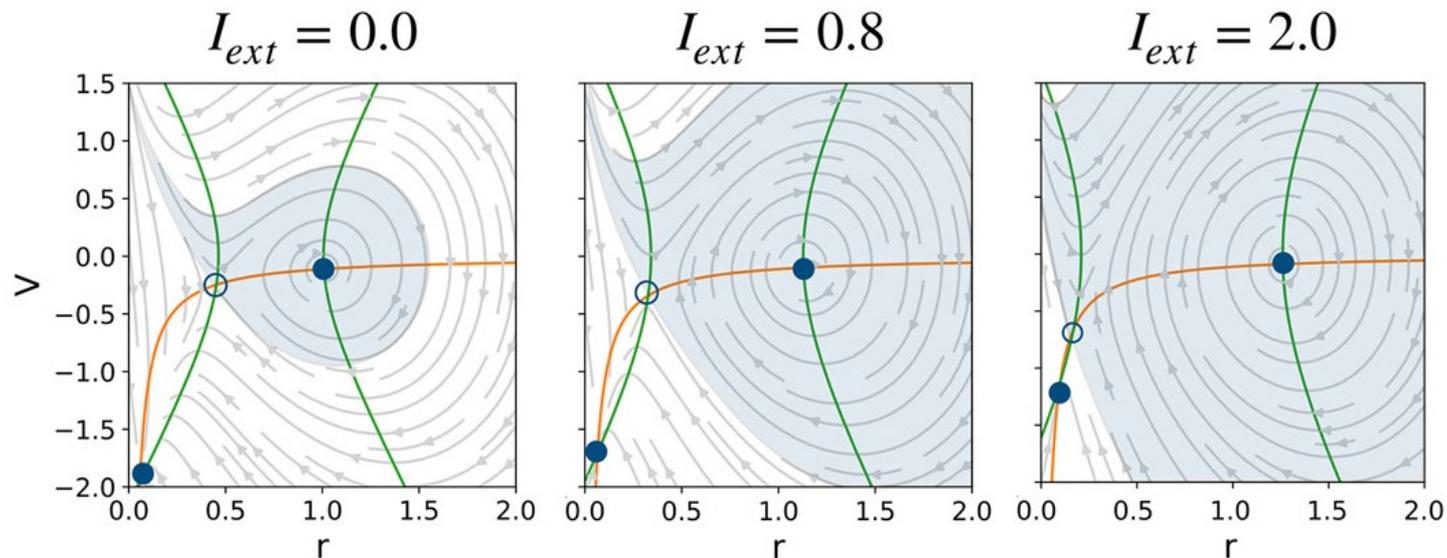
*Rabuffo, Fousek, Bernard and Viktor Jirsa, eNeuro 2021*



Медленные флуктуации активности ( ~ 1 - 10 с )

# Мозг в состоянии покоя: нейронные каскады

*Rabuffo, Fousek, Bernard and Viktor Jirsa, eNeuro 2021*



# Модели нейронных масс

## Основная идея:

От отдельных нейронов - к популяциям нейронов (до  $10^8$  нейронов)

## Применение:

Моделирование больших нейронных сетей и мозга в целом

## Преимущества “нового поколения”:

Выводятся из микроскопической динамики

Допускают модификацию и обобщение

Учитывают синхронизацию внутри популяции

# Кто занимается моделями нейронных масс нового поколения



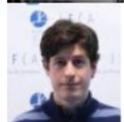
В.И. Некоркин  
*Нижний Новгород*



С.Ю. Кириллов  
*Нижний Новгород*



Ernest Montbrió  
*Barcelona*



Diego Pazó  
*Santander*



Alex Roxin  
*Barcelona*



Alessandro Torcini  
*Florence*



Kestutis Pyragas  
*Vilnius*



Carlo Laing  
*Auckland*



Steven Coombes  
*Nottingham*

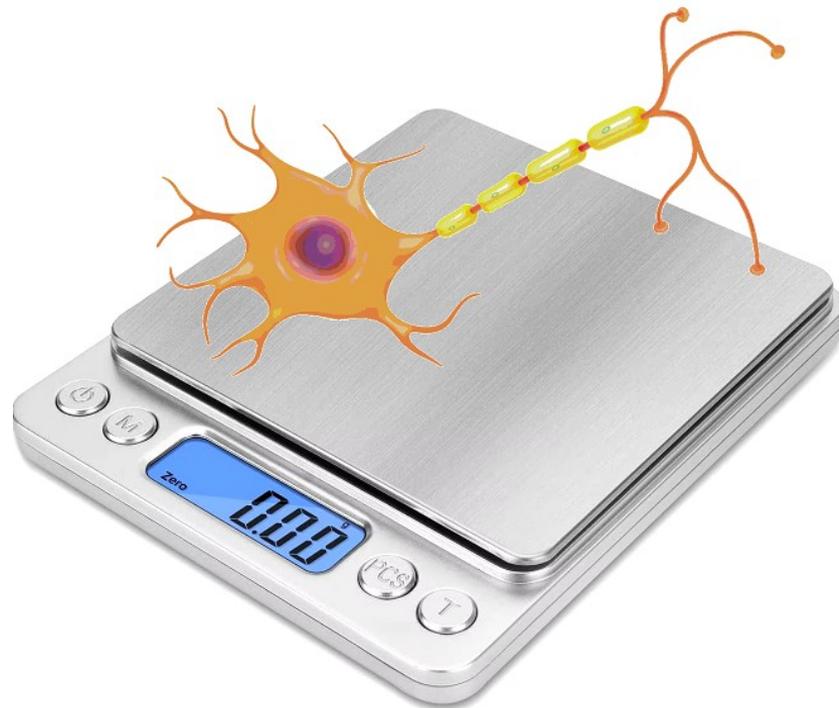


Denis Goldobin  
*Perm*



VACANT

Спасибо за внимание!



# Обоснованность подстановки Лоренца

Сеть нейронов «накопление и сброс»

$$\dot{V}_j = V_j^2 + \eta_j + Js(t) + I(t) \quad \longrightarrow \quad V_j = \tan(\theta_j/2)$$

Сеть «тета-нейронов»

$$\dot{\theta}_j = (1 - \cos\theta_j) + (1 + \cos\theta_j)[\eta_j + Js(t) + I(t)]$$

Подстановка Отта-Антонсена: *Ott and Antonsen, Chaos 2008, 2009*

$$\partial_t \theta(\eta, t) = \Omega(\eta, t) + \text{Im}[H(\eta, t)e^{-i\theta}]$$

$$\tilde{\rho}(\theta|\eta, t) = \frac{1}{2\pi} \text{Re} \left[ \frac{1 + \alpha(\eta, t)e^{i\theta}}{1 - \alpha(\eta, t)e^{i\theta}} \right]$$

$$\alpha(\eta, t) = \frac{1 - w(\eta, t)}{1 + w(\eta, t)}$$