

Модель бегущих волн в нейронной среде с асимметричными межнейронными связями

Иван Николаевич Мальков¹✉

¹ Тюменский государственный университет, Тюмень, Россия

✉ E-mail для переписки: i.n.malkov@yandex.ru

Аннотация. Настоящее исследование посвящено анализу распространения бегущей волны на поверхности коры головного мозга (неокортекса) человека, возникающей при стимуляции срединного нерва. Основная цель работы — проверка гипотезы о радиально-асимметричном характере распространения волны при изменчивости по направлениям силы межнейронной связи. В данном исследовании мы используем математическую модель типа Амари из теории нейронных полей, где скорость активации нейронных популяций (за что отвечает параметр кривизны функции активации) варьируется в зависимости от направления распространения волны. Для реконструкции бегущей волны на основе магнитноэнцефалографического (МЭГ) исследования применяется индивидуальная анатомическая модель коры головного мозга испытуемого. Эта модель строится на основе данных магнитно-резонансной томографии (МРТ), что обеспечивает высокую точность пространственной локализации электрических процессов на коре головного мозга. Сравниваются результаты радиально-асимметричной модели с результатами моделирования, полученными при предположении о радиально-симметричном распространении волны. Мы показываем, что предположение об изменчивости параметра кривизны функции активации по направлениям дает преимущество при моделировании, что доказывается сравнением ошибок аппроксимации с экспериментально полученными МЭГ. Кроме того, мы также иллюстрируем результаты двух приближений графическим представлением динамики электрических потенциалов на анатомической модели неокортекса испытуемого.

Ключевые слова: модель нейронного поля, кортикальные бегущие волны, нейронная вызванная активность, асимметричные бегущие волны, восстановление параметров бегущей волны

Благодарности: работа выполнена при финансовой поддержке РНФ (проект № 23-11-20020, <https://rscf.ru/project/23-11-20020>). Выражаю особую благодар-

ность моему научному руководителю Бурлакову Евгению Олеговичу, кандидату физико-математических наук, за значимые замечания в процессе подготовки данной статьи.

Цитирование: Мальков И. Н. 2025. Модель бегущих волн в нейронной среде с асимметричными межнейронными связями // Вестник Тюменского государственного университета. Физико-математическое моделирование. нефть, газ, энергетика. Том 11. № 1 (41). С. 112–124. <https://doi.org/10.21684/2411-7978-2025-11-1-112-124>

Поступила 30.01.2025; одобрена 11.04.2025; принята 21.04.2025

Model of traveling waves in a neural environment with asymmetric interneuronal connections

Ivan N. Malkov¹✉

¹ University of Tyumen, Tyumen, Russia

✉ Corresponding author: i.n.malkov@yandex.ru

Abstract. This study investigates the propagation dynamics of a traveling wave on the human neocortex, elicited by the stimulation of the median nerve. The primary objective is to evaluate the hypothesis of radially asymmetric wave propagation, with variability contingent upon the directional curvature of the activation function. We employ an Amari-type mathematical model within the framework of neural field theory, wherein the activation velocity of neuronal populations — modulated by the curvature parameter of the activation function — varies with the direction of wave propagation. For the reconstruction of the traveling wave, we utilize an individual-specific anatomical model of the cerebral cortex, derived from high-resolution magnetic resonance imaging (MRI), ensuring precise accuracy of spatial localization of electrical processes in the cerebral cortex. The outcomes of the radially asymmetric propagation model are juxtaposed with those predicated on radially symmetric wave propagation assumptions. Our findings indicate that incorporating directional variability in the curvature parameter of the activation function gives significant improvements in modeling accuracy, as validated by comparative analysis of approximation errors against empirical magnetoencephalographic (MEG) data. Furthermore, the dynamics of electrical potentials on the neocortical surface are graphically represented, illustrating the results of both approximation approaches on the subject-specific anatomical model.

Keywords: neural field models, cortical traveling waves, evoked neural activity, asymmetric traveling wave, evaluation of traveling wave parameters

Acknowledgements: the research was supported by the Russian Science Foundation (Project № 23-11-20020, <https://rscf.ru/en/project/23-11-20020>). I would like to express special gratitude to my supervisor Evgeny Olegovich Burlakov, PhD, for significant comments during the preparation of this article..

Citation: Malkov, I. N. (2025). Model of traveling waves in a neural environment with asymmetric interneuronal connections. *Tyumen State University Herald. Physical and Mathematical Modeling. Oil, Gas, Energy*, 11(1), 112-124. <https://doi.org/10.21684/j2411-7978-2025-11-1-112-124>

Received Jan. 30, 2025; Reviewed Apr. 11, 2025; Accepted Apr. 21, 2025

Введение

Анализ и локализация источников электрической активности мозга с помощью электроэнцефалографии (ЭЭГ) и магнитоэнцефалографии (МЭГ) остаются сложными и важными задачами в области нейронаук. Их решение может существенно продвинуть наше понимание механизмов электрической активности в мозге. Эти методы находят применение в разнообразных областях, включая диагностику заболеваний, расшифровку нейронных сигналов, разработку интерфейсов мозг-компьютер и многие другие [Arbasyazd, 2021; Mapelli, 2021; Tieck, 2021].

В недавних работах [Burlakov, 2022; Malkov, 2024] авторы представили методы, основанные на уравнении нейронного поля Амари, для моделирования бегущих волн электрических потенциалов в неокортексе. В этих статьях сравнивались результаты моделирования этих волн с МЭГ-сигналами, полученными при стимуляции срединного нерва. В первой из перечисленных работ авторы сравнивали результаты моделирования с результатами модели, использующей тригонометрические функции. Оба подхода показали высокую корреляцию с экспериментальными данными. Тем не менее, метод, основанный на теории нейронных полей, предоставил возможность связать параметры бегущей волны, такие как её форма и скорость, с физиологическими параметрами, включая топологию нейронных связей и пороги активации. В этой работе предполагалось, что распространение нейронного возбуждения из эпицентра происходит радиально симметрично. Во второй упомянутой статье авторы проверяли гипотезу о неоднородности нейронной среды с помощью модели Амари при направленной изменчивости параметра относительной силы тормозящих эффектов (об этом параметре подробнее описано в следующей главе). В этой работе авторы доказали состоятельность выдвинутой гипотезы. Таким образом, имеют смысл дальнейшие исследования в этом направлении.

В настоящем исследовании мы проверяем гипотезу о возможной направленной изменчивости кривизны функции активации нейронных популяций, что может привести к асимметричному распространению бегущей волны в нейронной среде. Вместо использования корреляции для оценки сходства между экспериментальными и смоделированными сигналами, мы применяем метод, который основывается на вычислении «разницы» между этими сигналами в пространственно-временных координатах в определённом функциональном пространстве.

Методы

Следуя идеям из [Burlakov, 2022], мы рассматриваем модель нейронного поля Амари с функцией, которая ограничивает возбудимость нейронов в нейронной среде.

$$\begin{aligned} \partial_t u(t, x) &= -u(t, x) + \int_R \omega(x, y) f(u(t, y)) dy, \\ \frac{1}{\epsilon} \partial_t u(t, x) &= u(t, x) - \sigma v(t, x) \\ t \geq 0, x \in R, \sigma > 0, 0 < \epsilon \ll 1 \end{aligned} \quad (1)$$

Здесь $u(t, x)$ представляет уровень электрической активности нейронного поля в момент времени t и положении x , функция ω определяет силу межнейронных связей в нейронном поле, значение $f(u)$ определяет вероятность активации (срабатывания) нейрона с уровнем электрической активности u . В сообществе математической нейронауки обычно предполагается, что связность ω является экспоненциально затухающей функцией, симметричной относительно вертикальной оси, или суммой таких функций, и вероятностная функция активации f , естественно, имеет сигмоидальную форму (см., например, [Verkhlyutov, 2018]). Функция v — это отрицательная обратная связь, которая является медленной по отношению к скорости процессов возбуждения в нейронном поле (т.е. $\epsilon \ll 1$). Ослабление отрицательной обратной связи определяется константой, которую мы называем относительной силой тормозящих эффектов в нервной среде. Относительную силу σ тормозящих эффектов в нейронном поле можно охарактеризовать следующим образом: увеличение значения соответствует уменьшению силы тормозящего эффекта.

Работа [Burlakov, 2022] основывалась на гипотезе о том, что распространение бегущих волн от эпицентра радиально симметрично, это означает, что $u(t, x) = u(t, r, \varphi) \equiv u(t, r)$, где (r, φ) — полярные координаты в двумерном нейронном поле ($r > 0, 0 \leq \varphi < 2\pi$). В работе [Malkov, 2024] рассматривался случай радиально-асимметричного направленного изменения параметра $\sigma = \sigma(\varphi)$. Было показано, что в случае радиально-асимметричного распределения относительной силы тормозящих эффектов удаётся точнее воспроизводить результаты исследования МЭГ.

В настоящем исследовании мы проверяем гипотезу, что направленное изменение параметра, отвечающего за кривизну функции активации (силу межнейронных связей), будет показывать лучший результат аппроксимации экспериментальных данных МЭГ.

Действуя аналогично [Burlakov, 2022; Bressloff, 2015; Atmania, 2022], мы подставляем функцию активации типа Хевисайда вместо сигмоидальной функции активации, чтобы далее получить замкнутое выражение для решения задачи о бегущей волне в (1), т.е. $f(u) = H(u)$, где

$$H(u) = \begin{cases} 0, & u \leq h \\ 1, & u > h \end{cases}$$

с некоторой константой $h > 0$, которая играет роль порога активации нейронов в нейронном поле.

Функция u представляет собой бегущую волну со скоростью c , если $u(t, x) = U(x - ct)$, где форма волны бегущей волны удовлетворяет следующим условиям:

- $U(x) > h$ на $(0, a) \subset R$
- $U(x) < h$ на $R \setminus [0, a]$

Предполагая, что $f = H$ и $\kappa = \kappa(\varphi)$ — коэффициент кривизны функции активации (сила межнейронной связи), бегущая волна U имеет вид

$$U(r, \varphi) = -\frac{1}{c} \int_{-\infty}^r k(r - \rho, c, \varphi) (W(\kappa(\varphi)\rho) - W(\kappa(\varphi)\rho - a)) d\rho, \quad (2)$$

где

$$\begin{aligned} W(y) &= \int_0^y \omega(\xi) d\xi, \quad k(r, c, \varphi) = l_2 \exp(\lambda_2 r) - l_1 \exp(\lambda_1 r), \\ l_1 &= -\frac{p_{11}p_{22}}{p_{11}p_{22} - p_{12}p_{21}}, \quad l_2 = -\frac{p_{12}p_{21}}{p_{11}p_{22} - p_{12}p_{21}}, \\ \lambda_1 &= \frac{1 - \epsilon\sigma - \sqrt{1 - \epsilon\sigma - 4\epsilon}}{2c}, \quad \lambda_2 = \frac{1 - \epsilon\sigma + \sqrt{1 - \epsilon\sigma - 4\epsilon}}{2c}, \\ p_{1j} &= \frac{(\epsilon\sigma - 1) - (-1)^j \sqrt{(\epsilon\sigma - 1)^2 - 4\epsilon}}{2\epsilon}. \end{aligned}$$

Таким образом, подстановка $f = H$ упрощает численный расчет волновых фронтов бегущих волн и, следовательно, радикально облегчает прямое моделирование ЭЭГ и МЭГ. Однако использование этой подстановки имеет несколько существенных недостатков. Некорректность моделей нейронного поля, включающих функции частоты срабатывания типа Хевисайда, была продемонстрирована в [Burlakov, 2015]. В [Nielsen, 2016] было показано, что даже простая нейронная система с функцией активации типа Хевисайда имеет решения, которые могут закончиться в любой момент.

Однако, даже если решение бегущей волны для (1) существует для $f = H$, это не означает, что оно «близко» (т. е. имеет похожую форму волнового фронта и близкое значение скорости c) к решению (1) с сигмоидальной функцией активации f .

В следующем утверждении приводятся условия, позволяющие использовать функцию активации типа Хевисайда при моделировании бегущих волн в рамках (1).

Предположим, что для любого $\varepsilon > 0$ существует гладкая функция активации g_ε такая, что $g_\varepsilon(u) = 0$ для $u < h - \varepsilon$ и $g_\varepsilon(u) = 1$ для $u > h + \varepsilon$. Обозначим через волновой фронт, генерируемый (1) при $f = g_\varepsilon$ (если такой волновой фронт существует).

Утверждение [Burlakov, 2020]. *Предположим, что выполнены следующие условия:*

$$\begin{cases} \int_0^\infty k(y, c) (\omega(y) - \omega(y + a)) dy \neq 0 \\ \int_0^\infty k(y, c) (\omega(y - a) - \omega(y)) dy \neq 0 \\ AD - BC - A - D + 1 \neq 0 \end{cases}$$

где

$$\begin{aligned} A &= \int_0^\infty k(y, c) \frac{\omega(y)}{\omega(y) - \omega(y+a)} dy, & B &= \int_0^\infty k(y, c) \frac{\omega(y+a)}{\omega(y+a) - \omega(y)} dy, \\ C &= \int_0^\infty k(y, c) \frac{\omega(y+a)}{\omega(y-a) - \omega(y)} dy, & D &= \int_0^\infty k(y, c) \frac{\omega(y)}{\omega(y) - \omega(y-a)} dy. \end{aligned}$$

Тогда существует решение “бегущая волна” со скоростью c уравнения (1) для $f = H$ и $f = g_\varepsilon$ (для всех ε меньших, чем некоторое $\hat{\varepsilon} > 0$). Более того, U_ε сходится к U при $\varepsilon \rightarrow 0$ в следующем смысле:

$$\max_{x \in \mathbb{R}} |U_\varepsilon(x) - U(x)| + \max_{x \in \mathbb{R}} |U'_\varepsilon(x) - U'(x)| \rightarrow 0, \varepsilon \rightarrow 0.$$

Численная реализация концепции направленно варьирующейся кривизны функции активации (силы межнейронной связи) осуществляется путем разделения области вокруг эпицентра распространения бегущей волны (радиус на “плоской развертке” коры около 2 см) на 36 равномерных радиальных направлений (сектора по 10 градусов). В каждом из этих секторов определяется индивидуальная кривизна. Следуя методологии, предложенной в [Potthast, 2010; Burlakov, 2020], мы рассматриваем форму сигнала и соответствующее решение для бегущей волны как функцию, непрерывную по времени и пространству. Применяя модификацию уравнений нейронного поля, мы восстанавливаем динамику распределения электрических потенциалов на триангулированной поверхности коры головного мозга, вызванное бегущей волной в момент времени, и решаем прямую задачу восстановления МЭГ. Таким образом, мы переводим параметры модели Амари в значения магнитного поля на датчиках. Далее мы оцениваем отклонение смоделированной бегущей волны от экспериментальных данных МЭГ. Временной интервал в 100 мс равномерно дискретизируется на 120 точек, и отклонения в пространстве датчиков суммируются по временной сетке для вычисления общей ошибки аппроксимации. Реконструкция значений основывалась на минимизации общей ошибки аппроксимации:

$$F = \sum_{i=1}^N |y_{exp}^i - y_{cal}^i| \rightarrow \min,$$

где y_{exp} — экспериментальные данные МЭГ, y_{cal} — вычисленные МЭГ, N — количество датчиков записи ЭЭГ/МЭГ.

Результаты

В нашем моделировании мы использовали материалы учебного пособия Brainstorm [Tadel, 2011].

Вызванные сигналы МЭГ регистрировались путем стимуляции правого срединного нерва. Источник вызванной активности был идентифицирован в левом полушарии. Эпицентр бегущей волны начальной высокоамплитудной составляющей был идентифицирован в предыдущих исследованиях.

Для сравнения результатов моделирования (см. рис. 2) мы использовали экспериментальные данные за 0–100 мс от начала стимуляции.

На рис. 1 показано распределение восстановленных величин по 36 угловым секторам. Суммарные ошибки аппроксимаций составляют 3.00 и 2.21 в случае моделируемого МЭГ для равномерной ($\kappa = 1.18, c = 0.24$) и изменяющейся по направлению, соответственно, что демонстрирует справедливость гипотезы о радиально-асимметричном распространении бегущей волны.

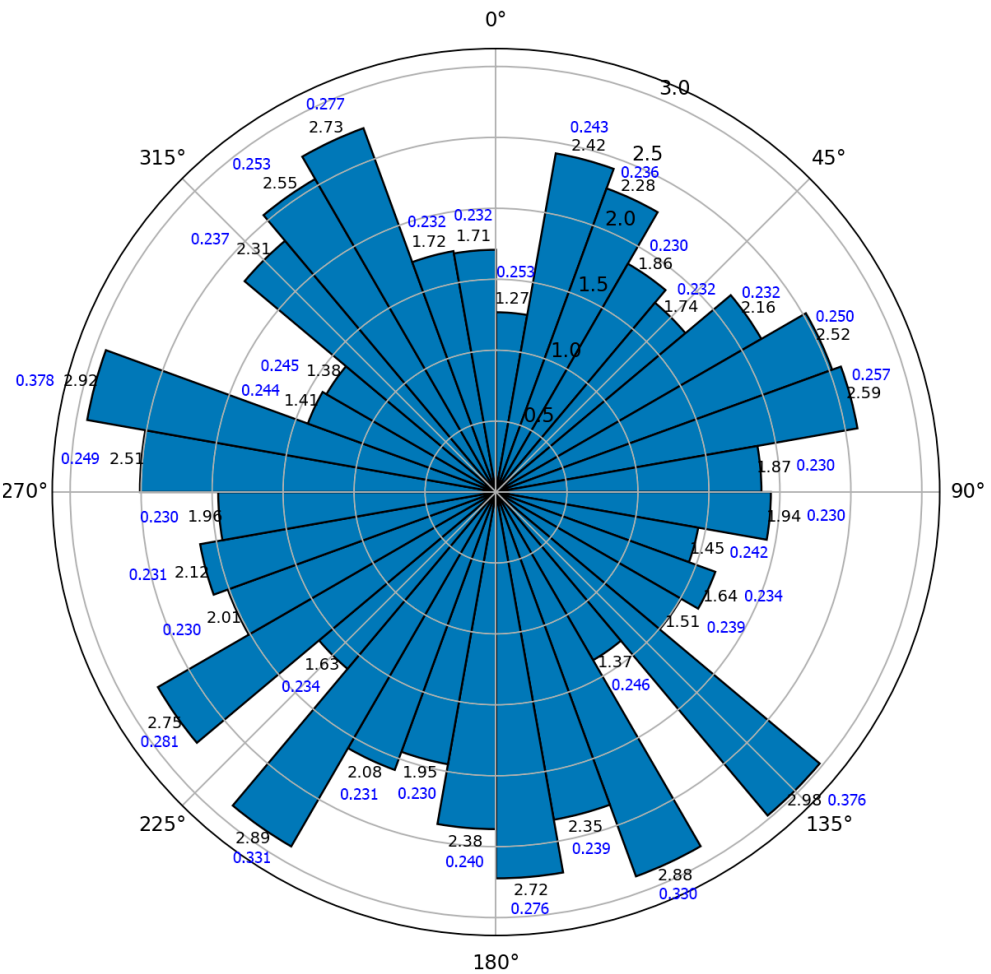


Рис. 1. Оптимально восстановленные параметры κ (высота столбцов и подписи над ними) и скорости c (числа, меньшие 1) по экспериментальным данным для каждого сектора.

Fig. 1. Optimally reconstructed parameters κ (column heights and the captions above them) and speeds c (numbers less than 1) according to experimental data for each sector.

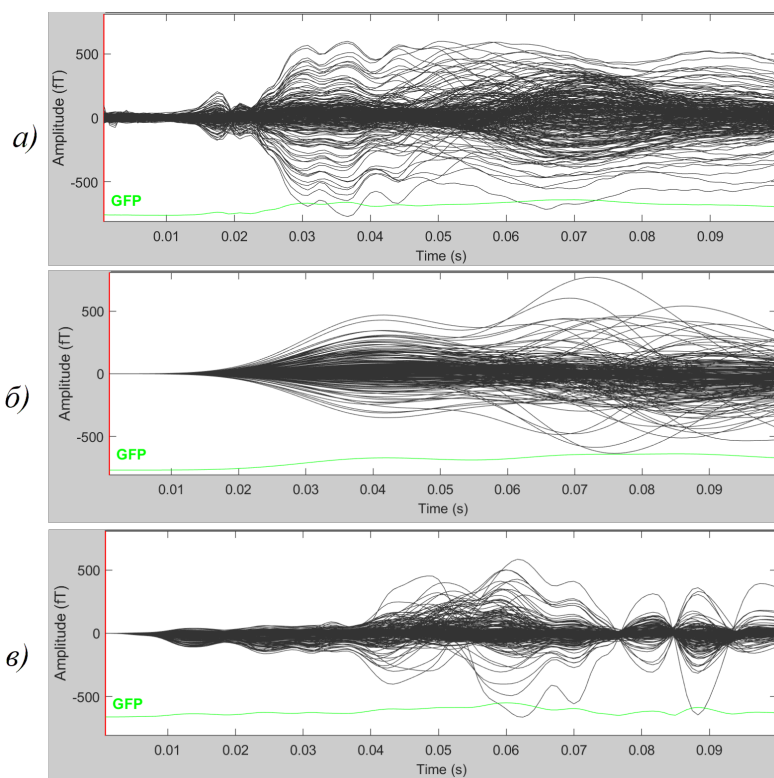


Рис. 2. (а) Экспериментальный МЭГ продолжительностью 100 мс с отсеченным первым вызванным компонентом высокой амплитуды через 23,3–50,8 мс от начала стимула; (б) Восстановленные 100 мс МЭГ без изменения направления κ ; (в) Восстановленные 100 мс МЭГ с направленным изменением κ . Зеленая линия представляет собой глобальную мощность поля (GFP).

Fig. 2. (a) Experimental MEG 100 ms with the clipped first high-amplitude evoked component 23.3–50.8 ms from the beginning of the stimulus; (b) Simulated 100 ms MEG without directional variation κ ; (c) Simulated 100 ms MEG with directional variation κ . The green line represents the global field power (GFP).

Таким образом, учет направленного изменения параметров бегущей волны в коре головного мозга позволил улучшить результаты моделирования МЭГ-сигнала по сравнению с подходом моделирования однородного распространения бегущей волны.

Видео, демонстрирующее распространение восстановленной бегущей волны электрической активности на анатомической модели коры головного мозга испытуемого, доступно по ссылке¹. Видео позволяет сравнить распространяющиеся бегущие волны в следующих двух случаях:

- восстановление МЭГ для равномерно распределенной κ ,
- восстановление МЭГ для направленно изменяющейся κ .

¹ <https://disk.yandex.ru/d/VI2LfboyNlbR9A>

Одна из характерных картинок из этого видео ($t = 65$ мс от начала распространения бегущей волны) приведена на рис. 3.

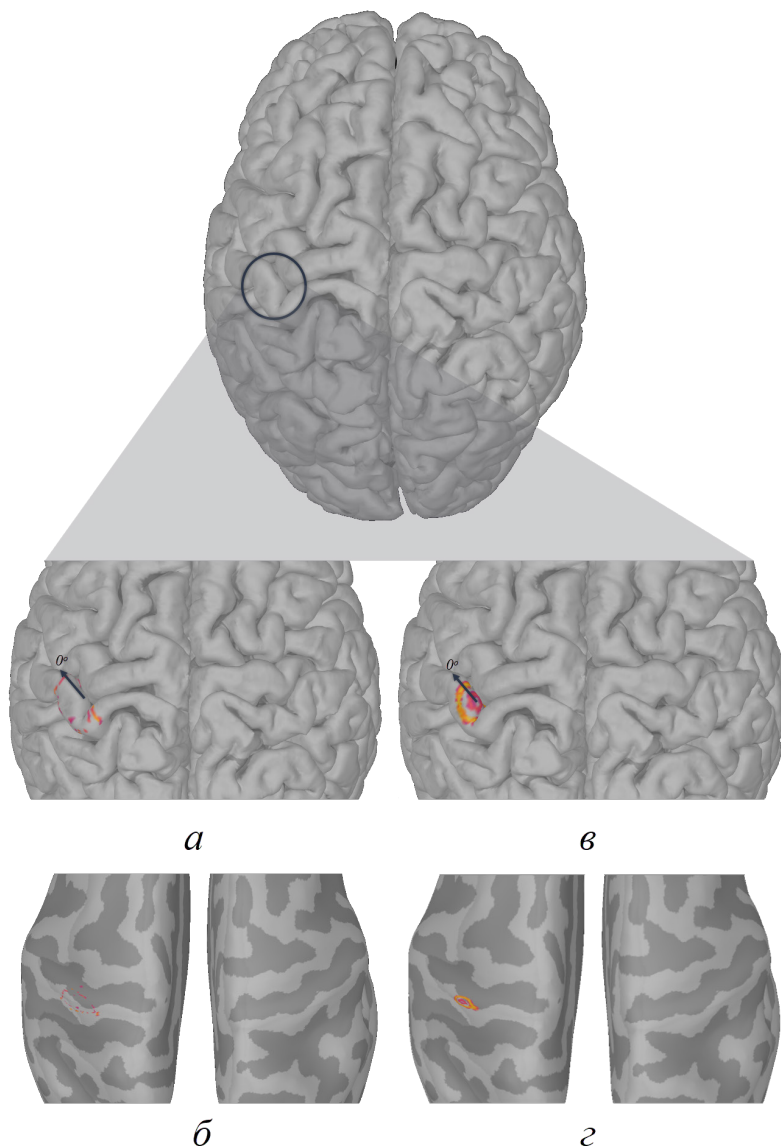


Рис. 3. Реконструированные бегущие волны на анатомической модели коры головного мозга испытуемого: (а) изменение направления; (б) изменение направления (сглаженная кора); (в) равномерное направление; (г) равномерное направление (сглаженная кора).

Fig. 3. Reconstructed traveling waves on the anatomical model of the subject cerebral cortex: (a) directional variation in ; (б) directional variation in (smoothened cortex); (в) directionally uniform ; (г) directionally uniform (smoothened cortex).

Обсуждение

Модификация модели Амари, использованная в данной работе, демонстрирует лучшие результаты при моделировании МЭГ по сравнению с предположением о симметричном распространении бегущей волны, о чем свидетельствует соотношение ошибок аппроксимации между экспериментальными и моделируемыми сигналами. Преимущество предложенной модели, продемонстрированное расчетом суммарных ошибок экспериментальных приближений МЭГ, основывалось на предположении, что распространение бегущей волны за счет внутрикорковых связей происходит асимметрично, т.е. скорости «внутрикорковой коммуникации» между нейронами различаются в разных направлениях из-за направленного изменения параметра. Эти эффекты могут быть вызваны, например, микроструктурой неокортекса (различные математические формализации этой микроструктуры можно найти, например, в [Bressloff, 2015; Atmania, 2022; Coombes, 2012; Burlakov, 2024]). Моделирование асимметричных волн было проведено при анализе источников эпилептической активности в [Kuznetsova, 2022]. Наша модель опирается на математическую теорию нейронных полей, которая позволяет нам оценивать физиологические параметры на коре головного мозга. Эта дополнительная информация может быть ценной при анализе ЭЭГ и МЭГ.

Этическое одобрение

В нашей работе мы используем набор данных, расположенных на сайте¹. Этот набор данных принадлежит MEG Lab, McConnell Brain Imaging Center, Montreal Neurological Institute, McGill University, Canada. Авторами этого набора данных являются Elizabeth Bock, Esther Florin, Francois Tadel и Sylvain Baillet. Данные распространяются свободно с указанием авторства.

Заключение

Данное исследование подтвердило гипотезу о радиально-асимметричном характере распространения бегущей волны в неокортексе при направленной изменчивости межнейронной связи. Представленная модификация модели Амари, учитывающая направленную изменчивость параметра кривизны, продемонстрировала улучшение в моделировании МЭГ-сигналов по сравнению с традиционными подходами, предполагающими радиальную симметрию распространения волн электрической активности на коре головного мозга. Сравнительный анализ ошибок аппроксимации экспериментальных данных показал, что учет направленной изменчивости позволяет более точно реконструировать динамику электрической активности в коре головного мозга. Эти результаты подчеркивают важность учета изменчивости параметра модели для установления соответствия работы модели реальной активности неокортекса.

¹ <https://neuroimage.usc.edu/brainstorm/Tutorials/MedianNerveCtf>

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

- Arbabyazd L., et al. 2021. Virtual connectomic datasets in Alzheimer's disease and aging using whole brain network dynamics modelling // bioRxiv.
- Atmania R., Burlakov E.O., Malkov I.N. 2022. On existence and stability of ring solutions to Amari neural field equation with periodic microstructure and Heaviside activation function // Russian Universities Reports. Mathematics. No. 27 (140). Pp. 318–327.
- Bressloff P.C., Carroll S.R. 2015. Laminar Neural Field Model of Laterally Propagating Waves of Orientation Selectivity // PLoS Comput. Biol. No. 11 (10). e1004545.
- Burlakov E., Verkhlyutov V., Malkov I. 2024. On well-posedness of a mathematical model of evoked activity in the primary visual cortex // Russian Universities Reports. Mathematics. Pp. 43–50.
- Burlakov E., Verkhlyutov V., Ushakov V. 2022. A Simple Human Brain Model Reproducing Evoked MEG Based on Neural Field Theory // Advances in Neural Computation, Machine Learning, and Cognitive Research V. NEUROINFORMATICS 2021. Studies in Computational Intelligence. No. 1008. Pp. 109–116.
- Burlakov E., Zhukovskiy E., Verkhlyutov V. 2020. Neural field equations with neuron-dependent Heaviside-type activation function and spatial-dependent delay // Math. Meth. Appl. Sci. No. 1–9.
- Coombes S., Schmidt H., Laing C.R., Svanstedt N., Wyller J.A. 2012. Waves in random neural media // Discrete and Continuous Dynamical Systems. No. 32 (8). Pp. 2951–2970.
- Kuznetsova A.A., Ossadtchi A.E. 2022. Analysis of the Local Dynamics of Interictal Discharge Propagation Using a Traveling Wave Model // Neurosci Behav Physi. No. 52. Pp. 1436–1447.
- Malkov I., Burlakov E., Verkhlyutov V.M., Ushakov V. 2024. A Model of Travelling Waves in the Neural Medium with Directional Variability of Inhibitory Effects // Advances in Neural Computation, Machine Learning, and Cognitive Research VIII. Springer. Pp. 3–13.
- Mapelli J., et al. 2021. The effects of the general anesthetic sevoflurane on neurotransmission: an experimental and computational study // Sci. Rep. No. 11 (1). P. 4335.
- Pinto D., Ermentrout G. 2001. Spatially structured activity in synaptically coupled neuronal networks: 1. Traveling fronts and pulses // SIAM J. Appl. Math. No. 62. Pp. 206–225.
- Pinto D.J., Jackson R.K., Wayne C.E. 2005. Existence and stability of traveling pulses in a continuous neuronal network // SIAM J. Appl. Dyn. Syst. No. 4 (4). Pp. 954–984.
- Potthast R., Graben P.B. 2010. Existence and properties of solutions for neural field equations // Math. Methods Appl. Sci. No. 8. Pp. 935–949.
- Tadel F., Baillet S., Mosher J.C., Pantazis D., Leahy R.M. 2011. Brainstorm: a user friendly application for MEG/EEG analysis // Comput. Intell. Neurosci. No. 879716. Pp. 1–13.
- Tieck J.C.V., Secker K., Kaiser J., Roennau A., Dillmann R. 2021. Soft-grasping with an anthropomorphic robotic hand using spiking neurons // IEEE Robot. Autom. Lett. No. 6 (2). Pp. 2894–2901.
- Verkhlyutov V.M., Sharaev M., Balaev V., Osadtchi A., Ushakov V., Skiteva L., Velichkovsky B. 2018. Towards localization of radial traveling waves in the evoked and spontaneous MEG: A solution based on the intra-cortical propagation hypothesis // Procedia Computer Science. No. 145. Pp. 617–622.

References

- Arbabyazd L., et al. 2021. Virtual connectomic datasets in Alzheimer's disease and aging using wholebrain network dynamics modelling // *bioRxiv*.
- Atmania R., Burlakov E.O., Malkov I.N. 2022. On existence and stability of ring solutions to Amari neural field equation with periodic microstructure and Heaviside activation function // *Russian Universities Reports. Mathematics*. No. 27 (140). Pp. 318–327.
- Bressloff P.C., Carroll S.R. 2015. Laminar Neural Field Model of Laterally Propagating Waves of Orientation Selectivity // *PLoS Comput. Biol.* No. 11 (10). e1004545.
- Burlakov E., Verkhlyutov V., Malkov I. 2024. On well-posedness of a mathematical model of evoked activity in the primary visual cortex // *Russian Universities Reports. Mathematics*. Pp. 43–50.
- Burlakov E., Verkhlyutov V., Ushakov V. 2022. A Simple Human Brain Model Reproducing Evoked MEG Based on Neural Field Theory // *Advances in Neural Computation, Machine Learning, and Cognitive Research V. NEUROINFORMATICS 2021. Studies in Computational Intelligence*. No. 1008. Pp. 109–116.
- Burlakov E., Zhukovskiy E., Verkhlyutov V. 2020. Neural field equations with neuron-dependent Heaviside-type activation function and spatial-dependent delay // *Math. Meth. Appl. Sci.* No. 1–9.
- Coombes S., Schmidt H., Laing C.R., Svanstedt N., Wyller J.A. 2012. Waves in random neural media // *Discrete and Continuous Dynamical Systems*. No. 32 (8). Pp. 2951–2970.
- Kuznetsova A.A., Ossadtchi A.E. 2022. Analysis of the Local Dynamics of Interictal Discharge Propagation Using a Traveling Wave Model // *Neurosci Behav Physi.* No. 52. Pp. 1436–1447.
- Malkov I., Burlakov E., Verkhlyutov V.M., Ushakov V. 2024. A Model of Travelling Waves in the Neural Medium with Directional Variability of Inhibitory Effects // *Advances in Neural Computation, Machine Learning, and Cognitive Research VIII*. Springer. Pp. 3–13.
- Mapelli J., et al. 2021. The effects of the general anesthetic sevoflurane on neurotransmission: an experimental and computational study // *Sci. Rep.* No. 11 (1). P. 4335.
- Pinto D., Ermentrout G. 2001. Spatially structured activity in synaptically coupled neuronal networks: 1. Traveling fronts and pulses // *SIAM J. Appl. Math.* No. 62. Pp. 206–225.
- Pinto D.J., Jackson R.K., Wayne C.E. 2005. Existence and stability of traveling pulses in a continuous neuronal network // *SIAM J. Appl. Dyn. Syst.* No. 4 (4). Pp. 954–984.
- Potthast R., Graben P.B. 2010. Existence and properties of solutions for neural field equations // *Math. Methods Appl. Sci.* No. 8. Pp. 935–949.
- Tadel F., Baillet S., Mosher J.C., Pantazis D., Leahy R.M. 2011. Brainstorm: a user friendly application for MEG/EEG analysis // *Comput. Intell. Neurosci.* No. 879716. Pp. 1–13.
- Tieck J.C.V., Secker K., Kaiser J., Roennau A., Dillmann R. 2021. Soft-grasping with an anthropomorphic robotic hand using spiking neurons // *IEEE Robot. Autom. Lett.* No. 6 (2). Pp. 2894–2901.
- Verkhlyutov V.M., Sharaev M., Balaev V., Osadtchi A., Ushakov V., Skiteva L., Velichkovsky B. 2018. Towards localization of radial traveling waves in the evoked and spontaneous MEG: A solution based on the intra-cortical propagation hypothesis // *Procedia Computer Science*. No. 145. Pp. 617–622.

Информация об авторах

Мальков Иван Николаевич, аспирант, ассистент, Тюменский государственный университет,
Тюмень, Россия
i.n.malkov@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0001-5845-5591>

Information about the authors

Malkov Ivan Nikolaevich, postgraduate student, junior lecturer, University of Tyumen, Tyumen,
Russia
i.n.malkov@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0001-5845-5591>