



Biyolojik Nöral Ağda Öz-Sinaps ve Kanal Bloklamanın Ateşleme Düzenliliğine Etkisi

Effects of Autapse and Channel Blockage on Firing Regularity in a Biological Neuronal Network

Rukiye Uzun¹, Mahmut Özer¹

¹Elektrik ve Elektronik Mühendisliği Bölümü, Bülent Ecevit Üniversitesi, Zonguldak, Türkiye
{rukiye.uzun, m.ozer}@beun.edu.tr

Özetçe—Bu çalışmada, stokastik Hodgkin-Huxley nöronlarından oluşan bir biyolojik küçük-dünya nöral ağının ateşleme paterni üzerinde iyon kanal bloklamasının ve öz-sinapsın (nöronun aksonundan veya somasından kendi dendritlerine yaptığı geri besleme) etkileri incelenmiştir. Yapılan çalışmada ağdaki tüm nöronların kimyasal öz-sinapsa ve sabit bir membran alanına sahip olduğu kabul edilmiştir. Elde edilen sonuçlar incelendiğinde ağın düzenliliği üzerinde öz-sinaps parametrelerinin ve kanal bloklanmasının farklı etkilerinin olduğu görülmüştür. Ağın ateşleme düzenliliğinin potasyum kanallarının bloklanmasıyla artarken sodyum kanallarının bloklanması ile azaldığı görülmüştür. Ayrıca öz-sinaps iletkenliği arttıkça ağın düzenliliğinin arttığı belirlenmiştir.

Anahtar Kelimeler — öz-sinaps; kanal blokama; iyon kanal gürültüsü; küçük-dünya nöral ağları.

Abstract—In this paper; the effects of autapse (a kind of synapse formed between the axon of the soma of a neuron and its own dendrites) and ion channel blocking on the firing regularity of a biological small-world neuronal network, consists of stochastic Hodgkin-Huxley neurons, are studied. In this study, it is assumed that all of the neurons on the network have a chemical autapse and constant membrane area. Obtained results indicate that there are different effects of channel blockage and parameters of the autapse on the regularity of the network. It is found that the firing regularity of the network is decreased with the sodium channel blockage while increased with potassium channel blockage. Besides, it is determined that regularity of the network augments with the conductance of the autapse.

Keywords — autapse; channel blocking; ion channel noise; small-world neuronal networks.

978-1-5090-2386-8/16/\$31.00 ©2016 IEEE

I. GİRİŞ

Sinir sistemi; canlıların çevreleri hakkında bilgi edinmesine, işlemesine ve vücudun farklı bölgelerine iletilmesine yardım eden milyarlarca sinir hücresi (nöron) ile bunlar arasındaki sinaptik bağlantılardan meydana gelen karmaşık bir biyolojik yapıya sahiptir [1]. Bu karmaşık yapıda bilgi iletiminin sinaptik bağlantılar aracılığıyla yapıldığı kabul edilmektedir [2,3]. Literatürde sinapslar genellikle elektriksel ve kimyasal olmak üzere iki farklı şekilde sınıflandırılmaktadır [4]. Fakat nörobiyologlar bazı nöronların sinaptik bağlantılarını hücresel boyutta bir geciktirilmiş geri besleme mekanizması oluşturacak şekilde tekrardan kendileriyle yaptıklarını bulmuşlardır [5-9]. Bu yapıdaki sinaptik bağlantılar Van der Loss ve Glaser tarafından öz-sinaps (autapse) olarak adlandırılmıştır [10]. Bilinenlerden farklı bir yapıya sahip olan bu sinaps türünün beyin farklı bölgelerindeki nöronlarda (neokorteks, beyincik gibi) oldukça yaygın olduğu tespit edilmiştir [7,11-13]. Yapılan birçok çalışmada, bu sinaps türünün nöronların ateşleme dinamikleri üzerinde de önemli bir etkiye sahip olduğu ortaya konulmuştur [14-22]. Örneğin; Wang ve arkadaşlarının Hindmarsh-Rose ve Hodgkin-Huxley (HH) nöron modellerini kullanarak gerçekleştirdikleri çalışmalarında, nöronun ateşleme dinamiklerinin öz-sinaptik bağlantılar nedeniyle değiştiğini göstermişlerdir [14,15]. Yılmaz ve Ozer; stokastik HH nöronunun zayıf periyodik uyarımları algılama performansının öz-sinaps parametrelerine bağlı artırılabilirliği veya azaltılabilirliğini göstermişlerdir [16]. Ayrıca Yılmaz ve arkadaşları ölçeksiz (SF) ve küçük-dünya ağ yapısına (SW) sahip nöral ağlarda ritmik aktivite iletiminin öz-sinapsa kaynaklı değiştiğini tespit etmişlerdir [17,18]. Yanı sıra SW ağ yapısına sahip bir nöral ağda öz-sinapsın senkronizasyon geçişlerine ve çoklu koherans rezonans olayına yol açtığı gösterilmiştir [19-21]. Son zamanlarda yapılan bir çalışmada eşik-altı sinüsoidal uyarıma maruz kalan HH nöronunda öz-sinapsın nöronun hem ateşleme dinamiğini düzenlediği hem de eşik-



Sistem Modelleme 1

1. Gün / 27 Ekim 2016, Perşembe

altı uyartımın algılanmasını kolaylaştırdığı ortaya koyulmuştur [22].

Öte yandan bilgi işlemenin gürültü ortamda gerçekleştiği nöral sistemlerde; gürültünün umulanın aksine bilgi işlemde olumlu etkileri olduğu bilinmektedir [23]. Nöronlardaki en önemli gürültü kaynağını membran üzerinde gömülü olan gerilim kontrollü iyon kanalları oluşturur [24]. İyon kanal gürültüsünün şiddeti, membran üzerinde bulunan toplam iyon kanal sayısına, dolayısıyla membran alanına bağlıdır. Fakat gürültünün asıl şiddetini, nöronun ateşleme anında açık (aktif) durumda bulunan iyon kanal sayısı belirlemektedir [25]. Dolayısıyla, nöron dinamiklerinin incelenmesinde belirli bir membran alanındaki aktif kanal sayısının denetlenmesi önemlidir. Bu bağlamda deneysel çalışmalarda iyon kanallarını tamamen bloklamak veya aktif kanal sayısını azaltmak amacıyla genellikle tetraethylammonium ve tetradotoxin gibi bazı toksinler kullanılmaktadır [26]. Bu çalışmaların yanı sıra matematiksel nöron modelleri kullanılarak iyon kanal sayısındaki değişimin nöron dinamikleri üzerindeki etkilerin incelendiği birçok çalışma bulunmaktadır [27-35]. Yapılan çalışmalarda iyon kanal bloklaşmasının nöronun ateşleme dinamikleri üzerinde birçok farklı etkiye sahip olduğu gösterilmiştir. Yapılan bu çalışmada, stokastik HH nöronlarından oluşan bir küçük dünya nöral ağının ateşleme dinamiklerinin hem kanal bloklaşma hem de öz-sinaps olması durumunda nasıl değiştiği incelenmiştir. Bu amaçla Newman-Watts topolojisine [36] göre oluşturulan ağdaki tüm nöronların kimyasal öz-sinapsa sahip oldukları ve aynı oranda bloklaşmaya maruz kaldıkları kabul edilmiştir.

II. MODEL VE METOT

Öz-sinapstik bağlantılara sahip stokastik HH nöronlarından oluşan bir Newman-Watts SW ağında bir nöronun membran geriliminin zamanla değişimi;

$$C_m \frac{dV_i}{dt} = -G_{Na}(m_i, h_i)(V_i - V_{Na}) - G_K(n_i)(V_i - V_K) - G_L(V_i - V_L) + \sum \varepsilon_{ij}(V_j(t) - V_i(t)) + I_{aut_i} \quad (1)$$

şeklinde ifade edilmektedir [37]. Burada $C_m = 1\mu F/cm^2$ membran kapasitesi, V_i i. nöronun membran gerilimi olup; $E_{Na} = 115mV$, $E_K = -12mV$ ve $E_L = 10.6mV$ sırasıyla sodyum, potasyum ve kaçak denge gerilim değerleridir. I_{aut_i} i. nöronun öz-sinapsını temsil eden geri besleme akımı olup aşağıdaki gibi tanımlanmaktadır:

$$I_{aut_i} = -g_{aut_i}[V_i(t) - V_{syn}]S(t - \tau_i); \quad (2a)$$

$$S(t - \tau_i) = 1/\{1 + \exp(-k((t - \tau_i) - \theta))\} \quad (2b)$$

Burada g_{aut_i} ve τ_i i. nöronun öz-sinapsın kuplaj şiddetiyle iletim gecikmesi olup, V_{syn} de sinaptik dinlenim gerilimidir. Bu çalışmada ağdaki nöronların g_{aut_i} ve τ_i değerleri eşit kabul edilerek, eşitlikteki diğer parametreler $k=8$, $\theta=-0.25$ ve $V_{syn}=2mV$ olarak alınmıştır. Denklem (1) de ε_{ij} ağdaki i. ve j. nöronlar arasındaki bağlantı şiddeti olup, nöronlar arasında bağlantı var ise 0.1 aksi durumda 0 olarak alınmıştır. G_{Na} , G_K ve G_L da sırasıyla sodyum, potasyum ve

kaçak iyon kanallarının iletkenlik değerleridir. Modelde kaçak iyonlara ait iletkenlik sabit iken ($G_L=0.3mS/cm^2$); membran gerilimine bağlı değişen sodyum ve potasyum makroskobik kanal iletkenlikleri aşağıdaki gibi ifade edilir [31-34]:

$$G_{Na}(m_i, h_i) = g_{Na}^{max} x_{Na} m_i^3 h_i \quad (3a)$$

$$G_K(n_i) = g_K^{max} x_K n_i^4 \quad (3b)$$

Burada $g_{Na}^{max} = 120mS/cm^2$ ve $g_K^{max} = 36mS/cm^2$ sırasıyla maksimum sodyum ve potasyum kanallarının iletkenlik değerleridir. m , h ve n sırasıyla sodyum kanalı aktivasyon, inaktivasyon kapıları ile potasyum kanalı aktivasyon kapısının açık olma olasılıklarını veren kapı değişkenleri; χ_i ise $i=(Na, K)$ aktif i-tipi iyon kanal sayısının membran alanındaki toplam i-tipi iyon kanal sayısına (N_i) oranıdır. m , n ve h değişkenlerinin değişim hızı Langevin denklemi ile tanımlanmaktadır [38]:

$$\frac{dx_i}{dt} = \alpha_x(1-x_i) - \beta_x x_i + \zeta_x(t); \quad x_i = m_i, n_i, h_i \quad (4)$$

Burada α_x ve β_x kapı değişkenleri kontrol eden hız fonksiyonları, $\zeta_x(t)$ sıfır ortalamalı beyaz gauss gürültüsüdür. Bu gürültünün değeri aktif kanal sayısı ile ilintili olup öz ilişki denklemi:

$$\langle \zeta_x(t) \zeta_x(t') \rangle = \frac{2\alpha_x \beta_x}{N_j x_j (\alpha_x + \beta_x)} \delta(t-t') \quad (5a)$$

$$N_j = \rho_j S; \quad j = Na, K; \quad x = m, h, n \quad (5b)$$

Burada S düğümün alanı, N_{Na} ve N_K da sodyum ve potasyum toplam kanal sayısını göstermektedir. $\rho_{Na} = 60$ kanal/ μm^2 ve $\rho_K = 18$ kanal/ μm^2 sodyum ve potasyum için iyon kanal yoğunluk değerleridir. Çalışmada nöral ağ; başlangıçta birbirleriyle $k = 2$ adet bağlantı yaparak düzenli bir yapı oluşturan $N = 60$ adet özdeş nöron arasındaki hiçbir bağlantıyı kaldırmadan rasgele yeni bağlantılar eklenerek elde edilmiştir. Ağ topolojisi; eklenen bağlantı sayısı M olmak üzere, $p = M/(N(N-1)/2)$ olasılık parametresiyle kontrol edilir. İstenilen ağ yapısının elde edilebilmesi için p parametresinin $0 < p < 1$ değer alması gerekir, aksi halde ya düzenli ($p=0$) ya da rasgele ($p=1$) ağ yapısı elde edilmiş olur. Elde edilen Newman-Watts SW ağında kanal bloklaşmanın ve öz-sinapsın nöron dinamiklerine etkileri incelemek amacıyla ağın kümülatif ateşleme düzenliliğine bakılmıştır. Bu amaçla öncelikle ağdaki nöronların ateşleme zamanları ortalama membran gerilimine ($V_{avg}(t) = N^{-1} \sum_{i=1}^N V_i(t)$) göre tespit edilmiş ve ağın düzenlilik derecesi (λ) aşağıdaki denkleme göre hesaplanmıştır:

$$\lambda = \frac{\langle ISI \rangle}{\sqrt{\langle (ISI)^2 \rangle - \langle ISI \rangle^2}} \quad (6)$$

Burada $\langle ISI \rangle$ ve $\langle ISF \rangle$ sırasıyla spayklar arası zaman aralığının beklenen değeri ve spayklar arası zaman aralığının karesel beklenen değeridir. λ değerinin büyük olması ağın ateşleme paterninin bir o kadar düzenli olması demektir. Aşağıda verilen sonuçlarda nöronun ateşleme

Sistem Modelleme 1

1. Gün / 27 Ekim 2016, Perşembe

eşiği 20mV olarak alınmış ve her bir λ değeri 10 farklı ağ gerçekleştirilmesinin ortalamasından hesaplanmıştır.

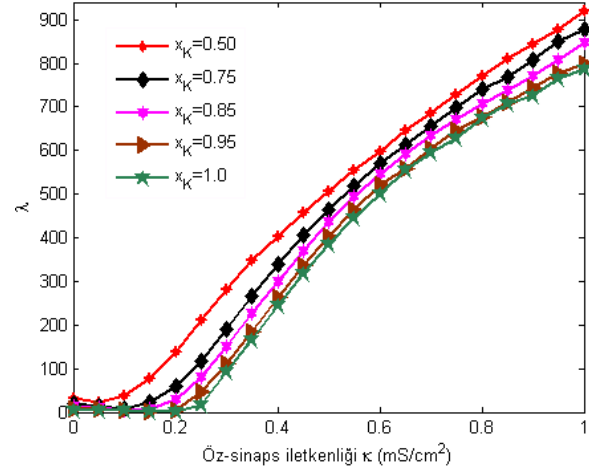
III. SONUÇLAR VE TARTIŞMA

Bu kısımda stokastik HH nöronlarından oluşan bir SW ağında kanal blokla ve öz-sinapsın ağın düzenlilik derecesine etkilerini belirlemek için yapılan simülasyon sonuçları sunulmaktadır. Yapılan simülasyonlarda ağ parametreleri $p=0.15$, $\varepsilon=0.1$ olarak alınmıştır. Ayrıca kanal blokla ve öz-sinapsın ağın ateşleme düzenliliğine etkilerini belirleyebilmek için ağdaki her bir nöronun membran alanı ($S=6\mu m^2$) sabit kabul edilmiştir. Bu membran alanının tercih edilmesinin nedeni, belirli bir membran alanında (dolayısıyla uygun bir gürültüde) ağın ateşleme dinamiklerinin optimal seviye elde edilmiş olmasıdır [29,30]. Simülasyonlarda membrandaki kanal yoğunluklarını belirleyen χ_i $i=(Na, K)$ nin değişimi sistematik bir şekilde yapılmış ve birinin etkisi incelenirken diğeri 1'e sabitlenmiştir. Böylelikle farklı tipteki kanallarının etkileri ayrı ayrı belirlenmiştir.

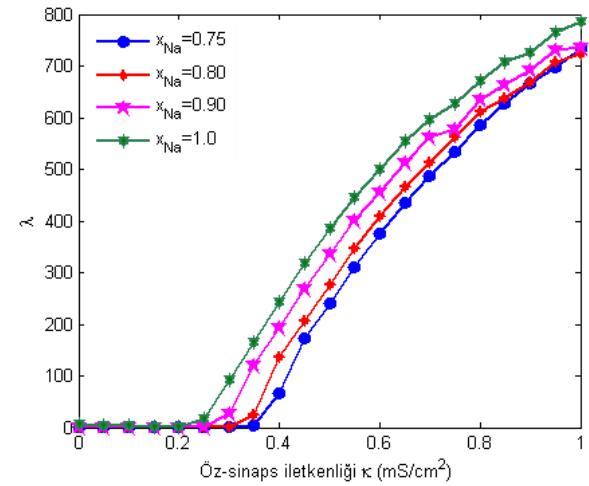
Çalışmada ilk olarak farklı potasyum ve sodyum blokla oranlarındaki λ değerleri öz-sinapsa ait farklı kuplaj değerleri için hesaplanmış ve elde edilen sonuçlar sırasıyla Şekil 1 ve Şekil 2' de verilmiştir. Simülasyonlarda öz-sinapsın iletim gecikmesi $\tau=10ms$ olarak alınmıştır. Şekil 1' de potasyum kanal blokla oranının ağın ateşleme düzenliliği üzerinde iki temel etkisi olduğu görülmektedir. Bunlardan ilki; sabit bir öz-sinaps kuplaj değeri için potasyum kanallarının blokla oranı arttıkça (yani χ_K azaldıkça) ağın düzenliliğinin artmasıdır. Ancak çok küçük κ (yaklaşık $\kappa<0.1$) değerlerinde potasyum kanallarının blokla oranının ağın ateşleme dinamiğini çok fazla etkilememektedir. İkincisi de; sabit χ_K değeri için belirli bir κ değerinden sonra λ değerinin üstel olarak artmasıdır. Bu κ değeri potasyum kanal blokla oranı arttıkça küçülmektedir. Potasyum kanallarının blokla oranının artması ağdaki nöronların uyarılabilirliklerini artırmakta ve dolayısıyla ağın ateşleme paterni düzenli hale gelmektedir. Ayrıca ağda öz-sinapsik bağlantıların olması ağın ateşleme dinamiklerini belirgin şekilde artırmaktadır. Sonuç olarak öz-sinapsik bağlantının ve potasyum kanal blokla oranının nöron dinamikleri üzerinde iyileştirici etkileri olduğu tespit edilmiştir.

Şekil 2' de sodyum kanal blokla oranının ağın ateşleme düzenliliği üzerinde potasyum kanal blokla oranının tam tersi etki yaptığı görülmektedir. Yani sabit bir öz-sinaps kuplaj değeri için sodyum kanallarının blokla oranı azaldıkça (yani χ_{Na} arttıkça) ağın düzensizliği artmaktadır. Potasyum kanallarının blokla oranına benzer şekilde çok küçük κ (yaklaşık $\kappa<0.25$) değerlerinde sodyum kanallarının blokla oranının ağın ateşleme dinamiği üzerindeki etkisi azalmaktadır. Ayrıca herhangi bir χ_{Na} değerinde belirli bir κ değerinden sonra λ değeri üstel olarak artmaktadır. Bu κ değeri sodyum kanal blokla oranı azaldıkça küçülmektedir. Çalışmada, $\chi_{Na}<0.75$ değerinden sonra ağdaki nöronlar ateşleme yapmadıklarından bu değerden

küçük değerler göz önüne alınmamıştır. Sodyum blokla oranı arttıkça nöronların ateşleme eşik değerleri artmakta (yani ateşleme sayıları azalmakta), dolayısıyla da ağın düzenliliği azalmaktadır. Ancak sodyum kanal blokla oranının nöronun ateşleme paterni üzerindeki olumsuz etkisi öz-sinapsik bağlantı sayesinde azalmaktadır.



Şekil 1. Farklı potasyum blokla oranları için ağın ateşleme dinamiklerinin öz-sinaps iletkenliğine göre değişimi ($S=6\mu m^2$, $\tau=10ms$, $\chi_{Na}=1$).



Şekil 2. Farklı sodyum blokla oranları için ağın ateşleme dinamiklerinin öz-sinaps iletkenliğine göre değişimi ($S=6\mu m^2$, $\tau=10ms$, $\chi_K=1$).

Sonuç olarak; yapılan bu çalışma ile hesapsal yükü fazla olmasına rağmen biyofiziksel gerçekliği en iyi yansıtan stokastik HH nöron modeli kullanılarak oluşturulan Newman-Watts SW ağ yapılarında hem kanal blokla oranının hem de öz-sinapsik bağlantıların ağın düzenliliği üzerindeki etkileri araştırılmıştır. Elde edilen sonuçlardan öz-sinapsik bağlantı nedeniyle artan ağın ateşleme düzenliliğinin potasyum kanallarının



Sistem Modelleme I

1. Gün / 27 Ekim 2016, Perşembe

bloklanmasıyla artarken, sodyum kanallarının bloklanmasıyla azaldığı tespit edilmiştir.

KAYNAKÇA

- [1] Uzun, R., Biyolojik Nöral Ağlarda Latans Dinamiklerinin Analizi, Doktora Tezi, BEÜ Fen Bilimleri Enstitüsü, Zonguldak, 2014.
- [2] Kandel, E R, Schwartz, J. H., Jessell, T. M., Siegelbaum, S. A. and Hudspeth, A. J., Principles of Neural Science 4th Edition, McGraw-Hill Medical, New York, 2000.
- [3] Qin, H., Ma, J., Wang, C., and Wu, Y., "Autapse-induced spiral wave in network of neurons under noise", PlosOne, 9(6):1-9,2014.
- [4] Furshpan, E. P., and Potter, D. D., Transmission at the giant motor synapses of the crayfish", J. Physiol., 145:289-345, 1959.
- [5] Karabelas, A. B., and Purpura, D. P., Evidence for autapse in the substantianigra, Brain Res., 200(2):467-473, 1980.
- [6] Támas, G., Buhl, E. H., and Somogyi, P., Massive autaptic self-innervation of GABAergic neurons in cat visual cortex, J. Neurosci., 17(16):6352-64, 1997.
- [7] Bekkers, J. M., Neurophysiology: are autapses prodigal synapses?, Curr. Biol., 8(2):R52-55, 1998.
- [8] Bekkers, J. M., Synaptic transmission: functional autapses in the cortex, Curr. Biol., 13(11):R433-435, 2003.
- [9] Ikeda, K., and Bekkers, J. M., Autapses, Curr. Biol. 16(9):R308, 2006.
- [10] Van der Loos, H. and Glaser, E. M., Autapses in neocortex cerebri: synapses between a pyramidal cell's axon and its own dendrites, Brain Res., 48:355-360, 1972.
- [11] Lübke, J., Markram, H., Frotscher, M., and Sakmann, B., Frequency and dendritic distribution of autapses established by layer 5 pyramidal neurons in the developing rat neocortex: Comparison with synaptic innervation of adjacent neurons of the same class, J. Neurosci., 16:3209-3218, 1996.
- [12] Flight, M. H., Neuromodulation: Exerting self-control for persistence, Nat. Rev. Neurosci., 10:316, 2009.
- [13] Branco, T., and Staras, K., The probability of neurotransmitter release: Variability and feedback control at single synapses, Nat. Rev. Neurosci., 10:373-383, 2009.
- [14] Wang, H., Ma, J., Chen, Y., Chen, Y., Effect of an autapse on the firing pattern transition in a bursting neuron, Commun. Nonlinear Sci. Numer. Simul., 19:3242-3254, 2014a.
- [15] Wang, H., Sun, Y., Li, Y., Chen, Y., Influence of autaptic self-feedback on mode-locking structure of a Hodgkin-Huxley neuron under sinusoidal stimulus, J. Theoret. Biol., 358:25-30, 2014b.
- [16] Yilmaz, E., and Ozer, M., Delayed feedback and detection of weak periodic signals in a stochastic Hodgkin-Huxley neuron, Physica A 421:455-462, 2015.
- [17] Yilmaz, E., Baysal, V., Ozer, M., and Perc, M., Autaptic pacemaker mediated propagation of weak rhythmic activity across small-world neuronal networks, Physica A, 444:538-546, 2015a.
- [18] Yilmaz, E., Baysal, V., Perc, M., and Ozer, M., Enhancement of pacemaker induced stochastic resonance by an autapse in a scale-free neuronal networks, Science China Technological Sciences, 59(3):364-370, 2015b.
- [19] Wang, Q, Gong, Y., and Wu, Y., Autaptic self-feedback-induced synchronization transitions in Newman-Watts neuronal network with time delays, Eur. Phys. J. B, 88:103, 2015.
- [20] Wang, Q., and Gong, Y., Multiple coherence resonance and sychronization transitions induced by autaptic delay in Newman-Watts neuron networks, Applied Mathematical Modelling, 40: 7147-7155, 2016a.
- [21] Wang, Q., and Gong, Y., Effect of autaptic activity on intrinsic coherence resonance in Newman-Watts Networks of stochastic Hodgkin-Huxley neurons, Fluct. Noise Lett., 15: 1650016, 2016b.
- [22] Wang, H., and Chen, Y., Response of autaptic Hodgkin-Huxley neuron with noise to subthreshold sinusoidal signals, Physica A, 462:321-329, 2016.
- [23] Hänggi, P., Stochastic resonance in biology, Chem. Phys. Chem. 3: 285-290, 2002.
- [24] Steinmetz, P. N., Manwani, A., Koch, C., London, M., and Segev, I., Subthreshold voltage noise due to channel fluctuations in active neuronal membranes, J. Comput. Neurosci., 9:133-48, 2000.
- [25] Schneidman, E., Freedman, B., and Segev, I., Ion channel stochasticity may be critical in determining the reliability and precision of spike timing, Neural Comput., 10: 1679-1694, 1998.
- [26] Hille, B., Ionic Channels of Excitable Membranes, University of Washington, Sinauer Press, 1992.
- [27] Schmid, G., Goychuk, I., and Hanggi, P., Effect of channel block on the spiking activity of excitable membranes in a stochastic Hodgkin-Huxley model, Physical Biology, 1(1-2): 61-66, 2004a.
- [28] Schmid, G., Goychuk, I., and Hanggi, P., Controlling the spiking activity in excitable membranes via poisoning, Physica A-Statistical Mechanics And Its Applications, 344 (3-4): 665-670, 2004b.
- [29] Gong, Y. B., Xu, B., Ma, X. G., and Han, J. Q., Effect of channel block on the collective spiking activity of coupled stochastic Hodgkin-Huxley neurons, Science in China Series B-Chemistry, 51(4): 341-346, 2008.
- [30] Ozer, M., Perc, M., and Uzuntarla, M., Controlling the spontaneous spiking regularity via channel blocking on Newman-Watts networks of Hodgkin-Huxley neurons, Europhys. Lett., 86 (4): 40008-14, 2008.
- [31] Uzuntarla, M., Uzun, R., Yilmaz, E., Ozer, M., and Perc, M., Noise-delayed decay in the response of a scale-free neuronal network, Chaos Solitons&Fractals, 56:202-208, 2013.
- [32] Ma, J., Long, H., Wang, C. N., and Pu, Z. S., Robustness, death of spiral wave in the network of neurons under partial ion channel block, Commun.Theor. Phys., 59(2):233-242, 2013.
- [33] Huang, L., Ma, J., Tang, J., and Li, F., Transition of ordered waves in neuronal network induced by diffusive poisoning of ion channels, J. Biol. Syst., 21(01):1350002, 2013.
- [34] Uzun, R., Ozer, M., ve Perc, M., Can scale-freeness offset delayed signal detection in neuronal networks?, EuroPhysics Letters, 105(6):60002, 2014.
- [35] Uzun, R., ve Özer, M., Kanal blokunun ilk spayk latans zamanı üzerindeki etkisi, IEEE 23. Sinyal İşleme ve İletişim Uygulamaları Kurultayı (SIU2015), Malatya, 2015.
- [36] Newman, M. E. J., and Watts, D.J, Scaling and percolation in the small-world network model, Phys. Rev. E, 60(1):7332-7342,1999.
- [37] Hodgkin, A., and Huxley, A., A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve, J. Physiol., 117(4):500-544., 1952.
- [38] Fox, R. F., Stochastic versions of the Hodgkin-Huxley equations, Biophys. J., 72(5): 2068-2074, 1997.