

# NEURÁLIS ÉS NÖVEKVŐ HÁLÓZATOK STATISZTIKUS TULAJDONSÁGAI

Zalányi László

*Doktori értekezés*

mely az MTA KFKI Részecske- és Magfizikai Kutatóintézet Biofizika Osztály  
CNS Csoportjában, Dr. Érdi Péter egyetemi magántanár, tudományos tanácsadó,  
Henry R. Luce Professzor, a Biofizika Osztály osztályvezetőjének témavezetése  
mellett készült.

Eötvös Loránd Tudományegyetem, Természettudományi Kar

Fizika Doktori Iskola

Iskolavezető: Dr. Horváth Zalán, egyetemi tanár

Statisztikus fizika, biológiai fizika és kvantumrendszerek fizikája doktori program

Programvezető: Dr. Vicsek Tamás, egyetemi tanár

Budapest, 2006

*„Elméletben nincs különbség az elmélet és gyakorlat között.*

*De a gyakorlatban igen.”*

Jan L. A. van de Snepscheut

# Köszönetnyilvánítás

Köszönetet mondok témavezetőmnek, Dr. Érdi Péternek, aki felkeltette érdeklődésemet a számítógépes agykutatás és általánosságban a számítógépes modellezés iránt. Segítségével módomban volt betekinteni a tudomány műveléséhez szükséges egyéb területekre is, amit nagyon hasznosnak tartok.

A CNS Csoportban dolgozó kollégáimnak köszönöm a sok érdekes beszélgetést, vitát, okításukat és a velük folytatott értékes közös munkát. A dolgozatom II. részének alapjául szolgáló kutatómunkát Csárdi Gáborral, Dr. Kiss Tamással és Dr. Lengyel Mátéval közösen végeztük.

Köszönet illeti a CNS Csoport minden tagját a sok biztatásért és segítségért: Dr. Szalisznyó Krisztinát, Dr. Bazsó Fülöpöt, Dr. Somogyvári Zoltánt, Ujfalussy Balázst és természetesen a többieket is.

Családomnak, Szentandrás Rékának és barátaimnak köszönöm a támogatást, biztatást, kitartást.

# Tartalom

Ábrák jegyzéke	v
Táblázatok jegyzéke	vi
Előszó	vii
<b>I. Sztochasztikus rezonancia előrecsatolt modell-neuron hálózatban</b>	<b>1</b>
<b>1. Bevezetés</b>	<b>2</b>
1.1. Ornstein-Uhlenbeck neuron . . . . .	5
1.1.1. Statisztikai tulajdonságok . . . . .	8
1.1.2. Sztochasztikus rezonancia . . . . .	12
<b>2. Sztochasztikus rezonancia előrecsatolt hálózatban</b>	<b>15</b>
2.1. Előzmények, módszerek . . . . .	15
2.1.1. A hálózat modell . . . . .	17
2.1.2. Adatanalízis . . . . .	19
2.1.3. Numerikus módszerek . . . . .	20
2.2. Eredmények . . . . .	20
2.2.1. Hálózati aktivitás statisztikája . . . . .	20
2.2.2. Az optimális SNR feltételei a hálózatban . . . . .	22
2.3. Dinamikusan csatolt hálózat . . . . .	32
2.3.1. A szinaptikus depresszió . . . . .	32
2.3.2. Sztochasztikus rezonancia és szinaptikus depresszió . . . . .	33
<b>3. Összefoglalás és tézisek</b>	<b>36</b>

---

<b>II. Növekvő hálózatok statisztikus elemzése</b>	<b>38</b>
<b>4. Bevezetés</b>	<b>39</b>
4.1. Szociális hálózatok . . . . .	41
<b>5. Skálamentes tulajdonságok modellünkben</b>	<b>42</b>
5.1. Az általános modell . . . . .	42
5.2. Az átlagolt modell . . . . .	43
5.2.1. Fokszám eloszlás . . . . .	44
5.2.2. Kritikus viselkedés . . . . .	45
5.2.3. Végtelen rendű fázisátalakulás . . . . .	53
5.3. Tulajdonság alapú növekvő hálózat . . . . .	54
<b>6. Összefoglalás és tézisek</b>	<b>56</b>
<b>Irodalomjegyzék</b>	<b>58</b>
<b>Mellékletek</b>	<b>67</b>
<b>Összefoglaló</b>	
<b>Summary</b>	

# Ábrák jegyzéke

1.1.	Sztochasztikus rezonancia jelensége a látásban . . . . .	4
1.2.	Schrödinger eljárása . . . . .	10
2.1.	A hálózat sematikus ábrája . . . . .	19
2.2.	A hálózat kimenetének statisztikai vizsgálata I. . . . .	22
2.3.	A hálózat kimenetének statisztikai vizsgálata II. . . . .	23
2.4.	Hálózati sztochasztikus rezonanciagörbék . . . . .	24
2.5.	Az optimális csatolási erősség a zaj függvényében . . . . .	28
2.6.	A sejtsokeaság átlagos aktivitása a fázis függvényeként I. . . . .	29
2.7.	A sejtsokeaság átlagos aktivitása a fázis függvényeként II. . . . .	30
2.8.	A bementi és kimeneti sejtek átlagos aktivitása a fázis függvényében . . . . .	31
2.9.	Sztochasztikus rezonancia dinamikusan csatolt hálózatban . . . . .	34
5.1.	Klaszterméret eloszlás az átlagolt modellben . . . . .	48
5.2.	Fázisátalakulás az átlagolt modellben . . . . .	50
5.3.	A fázisátalakulás jellege . . . . .	53

# Táblázatok jegyzéke

5.1. Az 5.3. ábra illesztési paramétereit . . . . .	54
-----------------------------------------------------	----

# Előszó

Jelen dolgozat két különböző témájú részből áll. Az első rész a sztochasztikus rezonancia jelenségét vizsgálja a szenzoros rendszerek prototípusának tekinthető előreccsatolt neuronhálózatban, míg a második egy növekvő véletlen gráf tulajdonságait elemzi. A kutatómunka is két eltérő közegben, Budapesten és a michigani Kalamazoo városában készült Dr. Érdi Péter irányítása alatt. Bár a témák és a jelenségek köre távolinak tűnhet, a vizsgálataim jellege azonban hasonló: rendszer elemeinek kollektív viselkedésére voltam kíváncsi. Céлом volt, hogy megértsem, milyen belső és külső hatások játszanak szerepet akár a sztochasztikus rezonancia (SR) jelenségének akár a hálózat globális szerkezetének kialakításában. A kutatók történetileg is hasonló pályát futottak be. A kezdeti, a valóság sokféle jellegzetességét magába foglaló modell elképzelésekből eljutottam a redukált, közelítő jellegű rendszerekig, amelyekben azonban maradt néhány fontos jellemvonás a kezdeti elképzelésekből.

A modellekkel kapcsolatban meg szokás követelni, hogy valamilyen jó-rossz mértékben leírjanak egy jelenséget, ám a mérések aktuálisan sokszor nem vagy rossz minőségben kivitelezhetők. Esetleg, mivel közvetlen mérés nem lehetséges, egy bonyolult modell sokféle jóslata alapján kell a méréseket kivitelezni. Mégis, hasznosnak ítélem az előzetes vizsgálatokat olyan modellekben melyek elemeit vagy csak azok részeit sikerült tanulmányozni korábban. Most ilyen hipotetikus modell(ek) keretein belül keressük az elemek kölcsönhatásának viszonyait, ötleteket merítve a további kutatások irányához ill. segítséget kapva az egymástól bonyolultan függő jelenségek szétválogatásához.

Az első részben tárgyalt neuronhálózati munka is részletes egysejtmodellekkel kezdődött, a szaglórendszer két alap sejtípusának, a mitrális és granuláris sejteknek a vizsgálatával. Egy realiztikus egysejtmodell már magában is bonyolult sok dinamikusan csatolt változóval, ha hálózattá szervezzük őket nagyon bonyolult rendszerhez jutunk. Részben emiatt, részben mert akkoriban nem állt rendelkezésre megfelelő számítási kapacitás kezdtem el az ún. integrál-és-tüzel (IF, integrate-and-fire) modellekkel foglalkozni. Az irodalom pl. [23, 24] a sejtek együttesének jelentőségét tárgyalta de a dinamikusan előreccsatolt hálózatot és paramétereiket nem vizsgálta részletesen. A kiindulási kérdésem egyszerű volt,



van-e olyan mechanizmus amellyel a növekvő zaj intenzitások felé haladva is magasan tartja a kimeneti jel-zaj arányt, az SNR-t (signal-to-noise ratio)? Vagy megfordítva: tudva, hogy a szinapszisok, a sejtek közötti kapcsolatok dinamikusan változnak az igénybevételtől függően, vajon egy dinamikusan csatolt hálózatban hogyan változik a sztochasztikus rezonanciát jellemző SNR görbe? Ez a kis bővítés a legegyszerűbb preszinaptikus depresszió esetében is 3 új paraméterrel bővítheti a vizsgált rendszert. Még az is elképzelhető volt, hogy sokkal rosszabbul teljesít a dinamikusan csatolt hálózat, mint a statikusan csatolt vagy csak összegzett sejtek hálózata - csoportja. A depresszió ugyanis az aktivitás növekedésével gyengíti a kapcsolatot, a sztochasztikus rezonancia görbéje pedig egyre növekvő aktivitás mellett rajzolódik ki. Előzetes vizsgálataim során megmutattam, hogy a szinaptikus depresszióval csatolt hálózatban is létezik az SR jelenség [112]. Annak meghatározása azonban, hogy milyen paraméterkészlettel érhető el a körülményektől független legjobb SNR, a rendszer további, elsősorban a szinapszistól független részeinek vizsgálatait igényelte, ez olvasható az első részben.

A második rész vizsgálatainak alapjául szolgáló modell-ötleten kollégáim kezdtek el dolgozni. Céljuk az emberi kapcsolatrendszerek kialakulása és az emberek belső tulajdonságai közötti kölcsönhatás értelmezése volt. A terjedő hálózat-szemléletmódon kívül a Kalamazoo College diákjainak egyszerűnek tűnő vizsgálhatósága is motivációt jelentett. Csárdi Gábor és Kiss Tamás készített is egy on-line kérdőívet, melynek alapján szeretnénk volna tesztelni elképzeléseinket, ill. mérni a különböző, a szerkezet kialakításában fontos szerepet játszó tulajdonságokat. Azonban, ahogy azt a mottó is mondja, gyakorlatban az elégtelen mennyiségű és hiányos adat nem volt elegendő komoly teszteléshez. Amikor bekapcsolódtam a munkába, a modell már készen volt, növekedéssel és a sokdimenziós tulajdonság térben mért távolságfüggvényekkel. Éppen alkalmas időpont a modell-egyszerűsítésre. A redukálás módjában nem volt vita közöttünk, abban annál inkább, hogy vajon az „átlagolt” modell, mennyiben adja vissza az eredeti elképzeléseinket. A második rész ennek a redukált modellnek a sztatistikai vizsgálatát tartalmazza, melyekből én az analitikus számításokat végeztem el.

## **I. rész**

# **Sztochasztikus rezonancia előrecsatolt modell-neuron hálózatban**

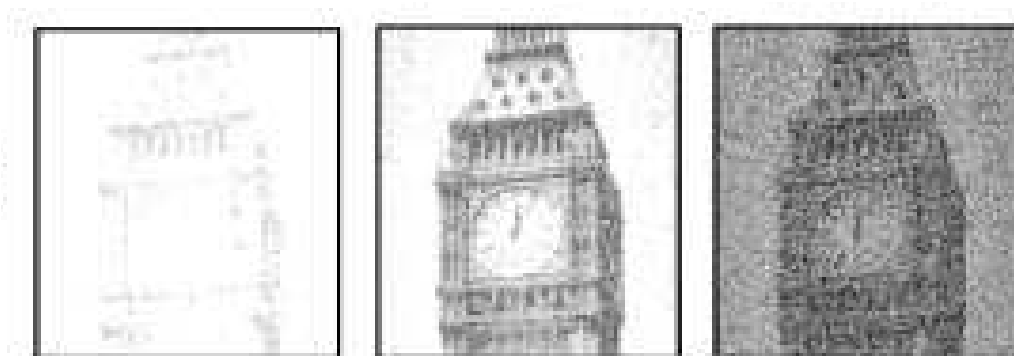
# Bevezetés

A hétköznapi szóhasználatban zajnak nevezünk mindenféle kellemetlen *hanghatást*, melynek nem tulajdonítunk információt, értelmet. Az élet számos területén használják e fogalmat, ám többnyire negatív értelemben, amely torzítja, megváltoztatja, elfedi a valós információ tartalmát. A kommunikációs csatornáknak nem szeretjük a zaj jelenlétét. Az információ-elmélet első pillantásra hétköznapiok értelmezésével szemben a legnagyobb információ tartalmat a „zaj”-nak tulajdonítja, azaz amikor az egymás után érkező jelek egymástól függetlenek és egyforma valószínűségűek, az előző jelek sorozatából nem következtethetünk a következőre, az mindig új információt hordoz. Milyen alapon különböztethetünk meg akkor jelet és zajt? Véges feldolgozó kapacitású rendszerek, amilyen az ember is, kénytelen *szűrni*, a beérkező jelek egy részét figyelmen kívül hagyni. Hogyan válogasson? Válogathat úgy, hogy a reakcióidőnél sokkal rövidebb skálán zajló folyamatokat nem tekinti értelmezhető, fontos jelnek, de „szándék” szerint is szűrhet, azaz mit tart érdekesnek a beérkező kusza jelek halmazában. Párhuzamos beszélgetések esetén a háttérben folyó beszélgetést zajnak minősítjük, bár értelmezhető, és a beszélgetésben részt vevők számára információkat tartalmaz. Bizonyos körülmények között a zaj azonban segíthet, felerősítheti a gyenge jelet, ezt a jelenséget *sztochasztikus rezonanciának* (SR) hívják. Az elnevezés Benzi, Sutura és Vulpiani-tól származik, ők a jégkorszakok periodikus váltakozását magyarázták a Föld-pálya paramétereinek periodikus változása és zaj segítségével [85]. Azóta számos rendszerben kimutatták és elméletileg is magyarázták a

jelenséget [41, 108]. Egy rendszer akkor mutatja a sztochasztikus rezonancia jelenségét, ha létezik optimális zaj, amely mellett maximális a be és kimeneti jelek „hasonlósága”. A jelenséget kísérletileg többek között Schmitt-triggerben [37], lézerekben [42, 74] és ion csatornáknak is kimutatták [50]. Ekkor valamilyen determinisztikus jelet adnak a rendszer bemenetére és a kimeneten jelentkező válasz tulajdonságait, például a teljesítményspektrumot [85], a jel-zaj arányt (SNR) [74], a ki és bemenet közötti korrelációt [24] vizsgálják. Ha a zaj függvényében ezen mennyiségeknek valahol maximuma van akkor sztochasztikus rezonanciáról beszélhetünk. A jelenség mechanizmusa általánosságban a következő egyszerű példán szemléltethető: legyen a rendszerünk egy dupla potenciálvölgyben csillapított mozgást végző részecske, kimenetként pedig tekintsük a völgyek közötti ugrások idősorát. Ha a potenciálvölgyet perturbáló erő kicsi, nem jön létre átmenet. Azonban ha egy kis zajt, fluktuáló erőt adunk a rendszerhez, időnként láthatunk ugrásokat. Kis zaj esetén ritkák lesznek az események, nagy zaj esetén pedig teljesen véletlenszerű mozgás az eredmény. A két véglet között van egy optimum ahol a zaj indukálta ugrás időskálája legjobban hasonlít a perturbáló jelére. A példából kitűnik, hogy elsősorban akkor hasznosíthatjuk a zajt, ha a rendszerben érkező jel annyira gyenge, hogy önmagában nem képes kimenetet produkálni. Miért pont a zaj segítségével erősítjük a jelet? Lehetne egyszerűen csak a detektálás, gerjeszthetőség küszöbét csökkenteni. Mivel valamilyen zaj „mindig” van, azaz érkeznek olyan korrelálatlan „jelek”, amit célszerű kiszűrni, szükség van egy megfelelő mértékű küszöbre. Így a gyenge jeleket is kiszűrjük, ám kellő hangelással kaphatunk hírt ebből a tartományból is a SR-jelenség segítségével.

Neurális rendszerekben először Longtin, Bulsara és Moss [69] vizsgálta és mutatta ki a jelenséget és azóta számos kísérletben, különböző fajok szenzoros rendszereiben is kimutatták például folyami rák mechanoreceptoráiban [33], tücsök cerkális szenzoros rendszerében [64], de a belső fül szőrsejtjében [52] és az emberi látórendszerben [94, 95] is.

Az elméleti vizsgálatok kezdetben kétállapotú neuron modelleken alapultak [17, 73]. Később megjelentek a realiztikusabb FitzHugh-Nagumo modellek szimulációján alapuló munkák [68, 109]. Az előbbi két bonyolultsági szint közötti modellt, az *integrate-and-fire* (IF, integrál-és-tüzel) viselkedésének egy részét lehet analitikus módon meghatározni, ezért különböző feltételezésekkel, közelítésekkel



1.1. ábra.

A kép illusztrálja a SR jelenséget. Minden pixelnél az eredeti szürke skálán vett értékekhez fehér zajt adtak, majd egy adott küszöb alatt 0-t felette 1-et megadva a pixel értékének kapták a képeket balról jobbra növekvő zaj mellett. (Simonotto és msti. 1997)

éltek a kutatók, vagy szimulációs, numerikus vizsgálatokat folytattak, ezeket az 1.1 fejezetben röviden áttekintjük.

Az idegrendszer elemeit alkotó neuronoknak minden szükséges tulajdonsága megvan a sztochasztikus rezonancia jelenségének produkálásához, a kísérletek meg is erősítik elvárásainkat. Vajon honnan erednek és milyen típusú zajok figyelhetők meg az idegrendszerben? Szenzoros rendszerek esetében nyilvánvalóan a külvilágból érkező jel lehet zajos. Belsőleg három zajforrást azonosíthatunk: a sejtmembránt, a szinapszist és a többi sejttől érkező szabálytalan aktivitást. A sejtmembrán kettős lipidrétege nem átjárható a legtöbb ion számára, így ioncsatornák és pumpák biztosítják ezen ionok *szabályozott* mozgását a membránon keresztül. Az egyes csatornák és kapuk működése diszkrét folyamatok, egymástól közvetlenül nem, csak a membrán két oldala közötti aktuális feszültségen, vagy más paraméteren (pl. ionkoncentráció) keresztül függnék, természetes módon fluktuációkat keltve a membránpotenciálban. Az aktivitási mintázatban (tüzelési mintázat) mérhető szabálytalanságért részben ez a zaj a felelős [9, 72, 88], mivel befolyásolja a gerjeszthetőséget, bár korábbi munkák kisebb jelentőséget tulajdonítottak neki [15, 71]. A kémiai szinapszisokban minden *preszinaptikus* aktiválódáskor változó számú *neurotranszmitter* szabadul fel és okoz potenciál változást

a *posztzinaptikus* sejten [55], így szintén forrása a sejtek tüzelési mintázatában jelentkező zajnak [111]. A harmadik forrás, nem függetlenül az előbbi kettőtől, a kapcsolódó preszinaptikus idegsejtek szabálytalan aktivitása [71]. A nagyfokú irregularitást elsősorban az *in vivo* kísérletekben mérték, szeletkísérletekben a bonyolult szabályozó és feldolgozó rendszerből kiszakítva ugyanazon típusú a sejtek meglehetősen szabályos aktivitási mintázatokat generáltak. Ezen a ponton újra felvetődhetnek azok a „filozófiai” kérdések, hogy mi is a zaj, mi a különbség a jel és a zaj között. Stevens és Zador [98] vizsgálatait azt mutatták, hogy a sejtek aktiválásához a bemenet nagyfokú szinkronitása szükséges, azaz nem statisztikailag független, véletlen jelek sokasága vezet az irreguláris tüzelési mintázathoz, hanem ezek a látszólag szabálytalan mintázatok fontos információt hordozhatnak.

Az idegsejtek önmagukban is igen komplex rendszernek tekinthetők. Bonyolult szerteágazó dendritfával, a többi sejt felé ingereket közvetítő axonnal és sejttesttel rendelkeznek. Számos kísérleti és modellező munka foglalkozik a sejtek viselkedésének részleteivel pl. [5, 63, 101–103]. Ezek a vizsgálatok a sejtek morfológiájának, ioncsatornák típusának, eloszlásainak hatását, szerepét elemzik a tüzelési mintázatok kialakításában. Amikor azonban nagyobb hálózatok, sok sejt kollektív viselkedését kívánjuk megérteni egyszerűbb modellekre kell váltanunk. Ennek okai hogy jól azonosíthatóak maradjanak azok a tulajdonságok, melyek döntő szerepet játszanak a jelenségek kialakításában ill. a mára már egyre kevésbé korlátozó számítási kapacitás. Ezért és mert a dolgozat célja a tüzelések statisztikájának vizsgálata, az ún. „leaky integrate-and-fire” (LIF; szivárgó integrál-és-tüzel) [60] modellt alkalmazom, mely ugyan nem ad számot a jelgenerálás részleteiről, de jól elkülöníti a sztochasztikus rezonancia jelenségében fontos *küszöb alatti* és *küszöb feletti* tartományokat.

## 1.1. Ornstein-Uhlenbeck neuron

Azokat a LIF neuronmodelleket, melynek áram tagjában additív fehér zaj van Ornstein-Uhlenbeck neuronnak (OUN) nevezzük [59]. A LIF modellt Lapique definiálta először 1907-ben [60]. A modell kondenzátorral ( $C$ ) párhuzamosan

kötött ellenállás ( $R$ ) és telep ( $V_l$ ) segítségével írja le a membránpotenciál ( $v$ ) viselkedését a küszöb alatti tartományban. Ha a feszültség a kondenzátor végein elér egy bizonyos küszöb értéket ( $\Theta$ ) akkor kimenetet generál (spike, tüzelés) és visszakerül egy kezdeti („reset”,  $V_r < \Theta$ ) potenciál értékre. Ha nincs bemenet akkor a telep meghatározta egyensúlyi helyzetben van a sejt ( $v = V_l$ ), ám ez nem szükségszerűen egyezik a „reset” értékkel. Egyenletek nyelvén a membránpotenciál időbeli változását a következőképpen írhatjuk:

$$\tau_m \dot{v}(t) = -(v(t) - V_l) + RI(t), \quad v(t) = \Theta \Rightarrow v(t^+) = V_r \quad (1.1)$$

ahol  $\tau_m = RC$ , a membrán, vagy RC kör időállandója. A kimenetet pedig  $\delta$ -függvények sorozatával szokás közelíteni:

$$y(t) = \sum_{t_j \in ts} \delta(t - t_j), \quad ts = [t_1 < t_2 < t_3 \dots t_i | v(t_i) = \Theta].$$

Ez az alapmodell, melyet ki szokás még egészíteni ún. abszolút refrakter intervallummal, vagyis minden tüzelés után bizonyos ideig a sejt nem aktiválható, a membránpotenciál végig  $V_r$  értéken marad. Az 1.1 áramtagjához *stacioner* fehér zajt adva jutunk el az OU egyenlethez [105]:

$$\tau_m \dot{v}(t) = -(v(t) - V_l) + RI(t) + \sigma \xi(t), \quad (1.2)$$

ahol  $\xi(t)$  Gauss-zaj  $\sigma$  szórással.

Átskálázva a változókat eljutunk a 1.1.1.2. egyenletek kanonikus alakjához [84].

$$\bar{v} = \frac{v - V_l}{\Theta - V_l}, \quad \bar{t} = \frac{t}{\tau_m}, \quad \bar{I}(\bar{t}) = \frac{I(\tau_m \bar{t})}{\Theta - V_l}, \quad \bar{\sigma} = \frac{\sigma}{\sqrt{\tau_m}(\Theta - V_l)}. \quad (1.3)$$

Ha az  $R$  membránellenállást egységnyinek vesszük, vagy mint egyszerű skálázási faktort beolvastjuk a bemenetbe (nem áramnak tekintve ezután az  $I(t)$ -t, hanem membrán „gerjesztésnek”) és  $V_r = V_l$ -t véve az új változókkal írhatjuk :

$$\dot{v}(t) = -v(t) + I(t) + \sigma\xi(t) \quad (1.4)$$

$$v(t) = 1 \Rightarrow v(t^+) = v_r = 0, \quad (1.5)$$

$$y(t) = \sum_{t_j \in ts} \delta(t - t_j), \quad ts = [t_1 < t_2 < t_3 \dots t_i | v(t_i) = 1] \quad (1.6)$$

$$\langle \xi(t) \rangle = 0, \quad \langle \xi(t)\xi(t') \rangle = \delta(t - t'). \quad (1.7)$$

Az OU-neuron jó közelítése lehet a Stein-modellnek [96], ahol a más sejtektől érkező inputokat egymástól független kis amplitúdójú Poisson folyamatként értelmezzük [22, 45, 53, 57]. A levezetésből kiderül, hogy akkor lehet a véletlen bemenetek sokaságát fehér zajjal közelíteni, ha a serkentés és gátlás egyensúlyban van. Ha csak serkentést veszünk figyelembe ugyanis, akkor a véletlen bemenet okozta membránpotenciál változás várható értéke és szórása nem független, az amplitúdók csökkenésével és a várható érték végességére tett előírás miatt a szórás nullához tart, azaz determinisztikus esethez jutunk vissza [58, 82]. Az 1.4. Langevin-egyenlethez megadható Fokker-Planck egyenlet, mely az állapoteloszlások időbeli változását írja le:

$$\frac{\partial}{\partial t} P(v, t | v_0, t_0) = -\frac{\partial}{\partial v} \left[ (-v + I(t)) P(v, t | v_0, t_0) \right] + \frac{\sigma^2}{2} \frac{\partial^2}{\partial v^2} P(v, t | v_0, t_0) \quad (1.8)$$

melyhez tartoznak még kezdeti és peremfeltételek:

$$P(v, t | v_r, t_0) = \delta(v - v_r) \quad (1.9)$$

$$P(1, t | v_r, t_0) = 0, \quad \frac{\partial}{\partial v} P(v, t | v_r, t_0) \Big|_{v=v_{hyp}} = 0, \quad (1.10)$$

ahol  $v_{hyp}$  adja meg a membránpotenciál legalsó elérhető értékét. Ha nincs alsó határ akkor  $v_{hyp} = -\infty$ , és a második peremfeltétel  $P(-\infty, t | v_r, t_0) = 0$ -vá alakul.



### 1.1.1. Statisztikai tulajdonságok

A tüzelési mintázatok statisztikai vizsgálata a tüzelések közti időintervallumok (ISI - inter spike interval) eloszlásán alapul. Mivel a sejt a küszöb elérésekor tüzel és visszakerül a kezdeti állapotba, az eloszlás kérdése megfogalmazható ún. „first-passage time” (FPT) problémaként, vagyis, hogy mi a valószínűségeloszlása az időintervallumoknak, míg a sejt alapállapotból adott feltételek mellett először jut a küszöbig. Ha a determinisztikus gerjesztés időfüggetlen, akkor változó kezdeti és gerjesztési feltételek mellett kell értelmezni a FPT eloszlást, azaz legyen

$$\rho(\tau|t_0) = \text{Prob}\{\tau|v(t_0) = v_r, v(t_0 + \tau) = \Theta\} \quad (1.11)$$

a feltételes ISI sűrűségeloszlás. Elvileg előfordulhat, hogy a sűrűség integrálja 0, ekkor sosincs kimenet (nem túl érdekes lehetőség), egyéb esetekben az integrál definíció szerint egy. Túlélési vagy bennmaradási függvénynek nevezzük:

$$S(t|t_0) = 1 - \int_0^{t-t_0} \rho(s|t_0) ds, \quad t > t_0, \quad (1.12)$$

ami megadja, hogy mi a valószínűsége annak, hogy egy intervallumon belül nincs kimenet. Kezdetben  $S(t_0|t_0) = 1$ , a bennmaradás valószínűségének változása arányos a „benn levéssel” és az ún. pillanatnyi tüzelési valószínűséggel (hazard, age-dependent death rate, [26, 27]):

$$\frac{d}{dt} S(t|t_0) = -\lambda(t|t_0) S(t|t_0). \quad (1.13)$$

Deriválva az 1.12 egyenletet a FPT eloszlás kifejezhető a  $\lambda$  rátával,

$$\rho(t - t_0|t_0) = \lambda(t|t_0) S(t|t_0), \quad (1.14)$$

$$\rho(t - t_0|t_0) = \lambda(t|t_0) \exp \left[ - \int_{t_0}^t \lambda(s|t_0) ds \right]. \quad (1.15)$$

A fenti mennyiségek kifejezhetők az 1.8 egyenlet megoldásával, a membránpotenciál valószínűségeloszlásával:

$$S(t|t_0) = \int_{v_{hyp}}^1 P(v, t|v_r, t_0) dv \quad (1.16)$$

deriválva

$$\rho(t - t_0|t_0) = \frac{d}{dt} \int_{v_{hyp}}^1 P(v, t|v_r, t_0) dv. \quad (1.17)$$

Amennyiben a bemenet ( $I(t)$ ) legalább háromszor folytonosan deriválható, akkor Gihman és Skorohod [43] alapján az átmeneti valószínűség függvény,  $P(v, t|v_r, t_0)$  folytonosan deriválható legalább egyszer idő és kétszer a feszültség változó szerint. Ekkor a ISI eloszlás ( $\rho(t|t_0)$ ) létezik és folytonos és ebben az esetben következik, hogy ha  $v_r < 1$  akkor  $\rho(t_0|t_0) = 0$ , mivel  $\rho$  folytonos és így ugrásokat nem tartalmazhat.

Az OU folyamat FPT megoldását konstans bemenetre Siegert [93] adta meg  $v_r$  és 1 között. Eredményeit Johannesma később [53] kiterjesztette véges  $v_{hyp}$  alsó határfeltételeket is figyelembe véve. Általános esetben azonban a Fokker-Planck egyenletet nem lehet analitikusan megoldani.

Az egyenlet numerikus megoldásához Schrödinger [89] által javasolt módszerrel juthatunk [20, 84]. Ebben az 1.8. Fokker-Plank egyenlet határfeltételek nélküli megoldása és a FPT sűrűségfüggvény összefüggését integrálegyenletként nyerjük.

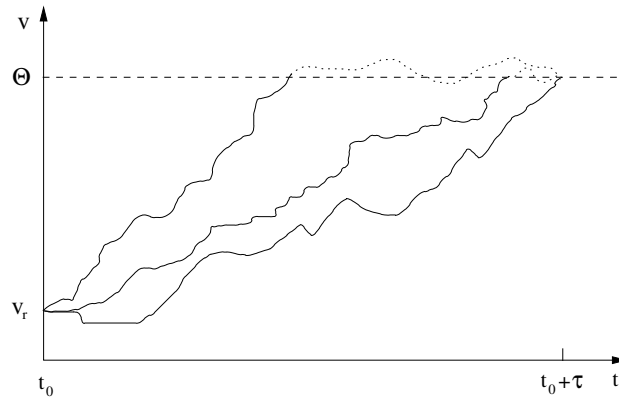
Ha eltekintünk a peremfeltételektől, pontosabban

$$\lim_{v \rightarrow \pm\infty} P_{sz}(v, t|v_0, t_0) = 0, \quad P_{sz}(v, t = t_0|v_0, t_0) = \delta(v - v_0), \quad (1.18)$$

akkor az 1.8. egyenlet megoldása [56]:

$$P_{sz}(v, t|v_0, t_0) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\eta^2(t-t_0)}} \exp \frac{[v - v_f(t|v_0, t_0)]^2}{2\eta^2(t-t_0)}, \quad (1.19)$$

ahol  $v_f(t|v_0, t_0)$  az 1.4. egyenlet zajmentes megoldása



1.2. ábra.

A kép illusztrálja Schrödinger ötletét. Mivel a membránállapotok átmeneti valószínűsége csak az előző állapottól függ, az odáig tartó úttól nem (Markovtulajdonság), így annak a valószínűsége, hogy a membrán először éri el a küszöböt adott  $t_0 + \tau$  időpillanatban megegyezik azoknak a trajektóriáknak az együttes valószínűségével, amik egyszer már elérték korábban és visszatérnek  $t_0 + \tau$ -ban. Lásd. 1.22. egyenlet.

$$v_f(t; v_0, t_0) = e^{-(t-t_0)} \left( v_0 + \int_0^{t-t_0} I(t_0 + s) e^s ds \right) \quad (1.20)$$

$$\eta^2(t-t_0) = \frac{\sigma^2}{2} (1 - e^{-2(t-t_0)}), \quad (1.21)$$

és  $\eta^2$  a variancia időbeli változása. Schrödinger megoldását követve, ahogy azt az 1.2. ábra illusztrálja, két részre oszthatjuk a trajektóriákat melyek  $v(t_0) = v_r$  kezdeti feltételekkel indulnak. Azokra amelyek  $t_0 + \tau$ -ban először érik el a küszöböt, ill. azokra amelyek  $t_0 + s < t_0 + \tau$ -ban érték el először és  $t_0 + \tau$ -ban visszatérnek a küszöbhez. Integrálva a visszatérő trajektóriák valószínűségét kapjuk:

$$P_{sz}(1, t_0 + \tau | v_r, t_0) = \int_0^\tau P_{sz}(1, t_0 + \tau | 1, t_0 + s) \rho(s | t_0) ds. \quad (1.22)$$

A szabad diffúziós megoldás  $v_f(t | v_0, t_0)$ , expliciten függ az időtől (1.20.) ha a külső gerjesztés is időfüggő, ezért az integrálegyenletet nem lehet Laplace- transz-

formációval, csak numerikusan megoldani [19, 44, 84].

Az 1.22. egyenletet már periodikus gerjesztés esetén is numerikusan kell megoldani, ezért számos közelítő modellt alkalmaztak a jelenségek egyszerűbb és átláthatóbb vizsgálatára. A modellek egyik csoportját „hazard” vagy ráta (pillanatnyi tüzelési valószínűség) modelleknek hívjuk. Ha a sejt bemenete determinisztikus akkor az 1.20. egyenlet írja le a membránpotenciál időfejlődését. Amikor eléri a küszöböt  $v_f$ -et, a sejt tüzel. Ha zaj is érkezik a bemenetre akkor bár  $v_f$  nem érte el a küszöböt, a sejt bármely pillanatban nem nulla valószínűséggel tüzel. Azt a  $h$  függvényt amely a pillanatnyi tüzelési rátát adja meg a  $v_f$  küszöbtől való távolsága függvényében *hazard*-nak hívjuk és a különböző modellek ezt a *hazard* függvényt közelítik. Az *Arrhenius* modell szerint a  $h$  ráta arányos annak a valószínűségével, hogy a potenciál éppen a küszöbön van

$$h_{Arr}(\tau|t_0) = ce^{-x(\tau|t_0)} \sim P_f(1, \tau|v_r, t_0) \quad (1.23)$$

$$x(\tau|t_0) = \frac{1 - v_f(\tau|t_0)}{\sigma} \quad (1.24)$$

ahol  $c$  illeszthető paraméter. A modell elhanyagolja a küszöb befolyását a  $P_F$  sűrűségeloszlás függvényre (feltételezve, hogy eléggé távol vagyunk a küszöbtől) így a „szabad” megoldás értékeit használja, továbbá a zajról  $\eta(t)$  is feltételezi, hogy gyorsan eljut az aszimptotikus értékéhez  $\sigma$  -hoz. Lassan változó küszöb alatti bementekre ad jó közelítést ez a modell. Javítható a modell teljesítménye ha figyelembe vesszük a determinisztikus bemenet változását azaz a drift taggal  $(-v_f + I(t))$  arányos rátával számolunk, ez az *Arrhenius&Current* modell [83]

$$h_{Arr\&Curr}(\tau|t_0) = \left( c_1 + c_2 \frac{\dot{v}_f(\tau|t_0)}{\sigma} \right) e^{-x(\tau|t_0)} \quad (1.25)$$

Itt  $c_1$  és  $c_2$  szintén illeszthető paraméterek. További  $h$  rátafüggvényt közelítő modellek pl. az Abeles [3] és Tuckwell [104] modell, melyek szintén tartalmazzak illesztési paramétereket.

### 1.1.2. Sztochasztikus rezonancia

A sztochasztikus rezonancia jelenség vizsgálatakor a bemenet és kimenet hasonlóságát mérjük. Periódikus bemenet esetén a kimeneti jel-zaj arányt (SNR) szokás a hasonlóság mértékének tekinteni. Nem periódikus esetre Collins (1995, [24]) javasolt keresztkorrelációs mértéket. Periódikus esetben a módszer csak a frekvenciát vizsgálja, azt tekinti jelnek, a jel fázisa nem játszik lényeges szerepet. Aperiódikus esetben azonban természetesen felmerül a kérdés, hogy ha a rendszer nem csak torzítja hanem késlelteti is a jelet, akkor milyen időeltolással kell a keresztkorrelációs mértéket a zaj függvényében számolni. LIF (szivárgó integrál-és-tüzel) modellben a periódikus bemenet fázisa eltolódik a frekvenciától függően, tehát ha egy változó frekvenciájú jel érkezik a bemenetre nehéz definiálni a megfelelő jósági mérőszámot. Idegsejtek és modelljeik vizsgálatában a bemenet és a kimenő *tüzelési mintázat* statisztikáját hasonlítják össze.

Az egyik lehetőség, hogy az ISI sűrűségfüggvényének a periódikus bemenet, moduláció periódusidejénél felvett értékét ábrázoljuk a zaj függvényében [18, 91]. Intuitíven jól értelmezhető a módszer: egy hosszú tüzelési sorozatban milyen gyakoriak a jel periódusának megfelelő intervallumok. A jelenség kimutatásának másik módszere a kimeneti teljesítményspektrumon alapul, itt a bemenő jel frekvenciáján mért „jel” amplitúdó és a háttérzaj arányával (SNR, jel-zaj arány) jellemezzük a rendszer „detektáló” képességét. Az aktivitásmintázat spektruma kifejezhető az ISI sűrűségeloszlás Fourier-transzformáltjával [27, 99]:

$$S(\omega) = \frac{1}{\pi\langle\tau\rangle} \left( 1 + \frac{\hat{\rho}(\omega)}{1 - \hat{\rho}(\omega)} + \frac{\hat{\rho}(-\omega)}{1 - \hat{\rho}(-\omega)} \right) \quad \omega > 0 \quad (1.26)$$

ahol  $\hat{\rho}(\omega)$  az 1.11.ben definiált sűrűségfüggvény Fourier- transzformáltja (féloldalas transzformáció, mert az eloszlás függvény csak pozitív intervallumokra van értelmezve, de stacioner esetben a tüzelés sorozat autokorrelációjának szimmetriusságából következően a spektrum is az). Periódikus bemenet esetén  $\rho$ , mint a 1.11 definícióban is, függ az előző kisülés időpontjától. Ezt kivédendő Bulsara, Plessner és mások [18, 58, 84] „reset”-elték a jelet is tüzeléskor egy adott kezdő-fázisra, így már egy stacioner megújuló folyamatot kaptak, azaz eliminálták az előző tüzelés idejétől való függést (endogén gerjesztés).

Háttérzajnak megújuló pontfolyamatok kapcsán a pusztán fehér-zajjal gerjesz-

tett LIF modell kimenetét szokás tekinteni. Ekkor az Poisson folyamatként írható le, melynek ISI sűrűségeloszlás függvénye  $\rho(\tau) = \lambda \exp(-\lambda\tau)$ . Az 1.26.ból a spektrumra konstans értéket kapunk:  $S_p = 1/\pi\langle\tau\rangle$ , mellyel a SNR definíciója:

$$SNR = \frac{\max\{S(\omega)|(1-c)\Omega < \omega < (1+c)\Omega\}}{S_p} \quad (1.27)$$

ahol  $\Omega$  a jel frekvenciája és  $c$ -vel határozzuk meg a a kimeneten megjelenő jel frekvenciájának lehetséges tartományát. Mivel a membránnak van „tehetetlensége” nem képes minden frekvenciát követni, előfordul, hogy „lemarad” a jelhez képest, vagy a lassú frekvenciáknál a zaj miatt már jellemzően hamarabb kisül. Természetesen más rendszerek esetében nem lehet egy Poisson folyamat teljesítményspektrumát tekinteni háttérzajnak, ilyenkor a jel frekvencia „környékén” vett átlagos háttérhez kell viszonyítani [90].

Ha nem csak a jel frekvenciáját kell detektálni, hanem „pontos” időzítésre is szükség van (ráta kódolás helyett/mellett időzítés kódolás pl. tanulás, koincidenca) akkor az ún. tüzelési precizitást (firing precision  $fP$ ) szokás vizsgálni, vagyis az ISI csúcsának és félérték szélességének hányadosát. A különböző mértékek másra érzékenyek tehát más a zaj a  $fP(D)$  maximális értékénél és az  $SNR(D)$  függvény maximumánál [91].

Exogénnek nevezzük azokat a bemeneteket amelyek nem „reset”-elődnek, a sejt kisülésétől és nyugalmi állapotba kerülésétől függetlenül változik tovább a jel. Ekkor periódikus meghajtást tekintve a tüzelési fázist egy véletlen változóval írhatjuk le. Shimokawa és mtsi. [91] alapján a  $\rho(\tau|\theta)$  feltételes FPT valószínűség sűrűségfüggvény elegendően írja le az intervallumok eloszlását. A  $\rho(\tau|\theta)$  segítségével megadhatók az aszimptotikus intervallum és *tüzelési fázis* eloszlás függvények. Képezzük ugyanis az

$$f(\phi|\theta) = \frac{1}{\Omega} \sum_{k=0}^{\infty} \rho\left(kT + \frac{\phi - \theta}{\Omega} \mid \theta\right) \quad (1.28)$$

függvényt, amely a tüzelési fázis valószínűség sűrűségeloszlása az előző tüzelési fázisra kondicionálva.  $f(\phi|\theta)$ -t a kezdeti fáziseloszlással,  $h_0(\theta)$ -val szorozva és integrálva kapjuk a következő tüzelés fáziseloszlását. Iteratíván alkalmazva az eljárást eljutunk az aszimptotikus fáziseloszláshoz  $h_{\infty}$ -hoz (a konvergencia és

stabilitás kérdéséhez lásd [61]). Az aszimptotikus intervallum eloszlás pedig

$$i_\infty = \int_0^{2\pi} \rho(t|\theta) h_\infty(\theta) d\theta \quad (1.29)$$

módon adódik.

A sztochasztikus rezonancia jelenségének egyik lehetséges magyarázata az időskálák egybeesése (time-scale matching [16, 18, 41, 70, 77, 84]). A mechanizmus a pusztán zajjal kiváltott aktivitás módusának és a gerjesztő jel periódusának egyezésével indokolja a rezonanciát. Az időskálák egybeesése a jelenséget kis amplitúdók ill. endogén gerjesztés esetén írja le megfelelő pontossággal. Exogén gerjesztés mellett haladva a nagyobb, küszöb alatti amplitúdók felé azonban romlik a jóslat [91]. Erre a tartományra Shimokawa és mtsi. [90] egy másik mechanizmust, az átlagos tüzelési frekvencia rögzülést (mean discharge frequency locking) javasolt magyarázatnak. Itt a zaj növekedtével a rendszer úgy viselkedik, mintha küszöb feletti gerjesztést kapna, az átlagos tüzelési frekvencia a zaj széles tartományában követi a meghajtás frekvenciáját, ekkor adja a legjobb SNR-t. Ez a tartomány azonban jóval alacsonyabban van mint amit az időskálák egyezése javasolna.

# Statikusan csatolt LIF sejtek hálózata

Az egyes idegsejtek sztochasztikus aktivitásának leírására szolgáló statisztikai eszközök, módszerek, fogalmak áttekintése után ebben a fejezetben az idegsejtek csoportos viselkedését tanulmányozom előrecsatolt LIF modell neuronok hálózatában. Ez a hálózatszerkezet tekinthető „neurális erősítőnek”, a kimeneti sejt összegyűjti a bemeneti sejtekre érkező jeleket. A sztochasztikus rezonancia (SR) tanulmányokban a csoportos viselkedést többnyire pusztán kiátlagolták, nem vizsgálták a hálózat tulajdonságainak hatását a SR jelenség kialakításában. Ebben a részben megmutatom, hogy különböző jel- és zajtartományokban, a csatolási erősség miért játszik fontos szerepet az optimális SNR elérésében és, hogy egy biológiailag releváns dinamikus mechanizmus, a szinaptikus depresszió képes a hálózat szükséges csatolását automatikusan a zajintenzitáshoz hangolni, így biztosítva a megfelelő/elérhető átvitelt.

## 2.1. Előzmények, módszerek

Ha statisztikailag ekvivalens mintákat vizsgálunk, az egyik legegyszerűbb módszer a zaj kiszűrésére ill. a SNR javítására ha átlagoljuk a jeleket. Kezdetben, mivel a zaj szétkeni a jeleket, úgy gondolták, hogy a sokaság átlagolásával kapott frekvenciakódolás lehet az alapvető módja a zaj hasznosításának. Ezekben a vizs-



gálatokban az elemeket vagy csatolták [51, 67], vagy ha nem csatolt sokaságot elemeztek [23, 25, 78], az elemek átlagos viselkedésével kalkulálva kimutatták, hogy az elemek számának növelésével javul az SNR a bemeneti zaj széles tartományában. Pei és mtsi. [80] azonban megmutatták, hogy az idegtudományok szerint a neurális rendszerekben oly fontos precíz időzítés is megtartható ill. hasonló „rezonancia” görbét kapunk a zaj függvényben az időzítés precizitására. Sőt, várakozásainknak megfelelően a küszöb feletti jelek a zaj növekedtével monoton romló precizitással továbbítódnak.

A periodikusan gerjesztett neuronsokaságok együttes viselkedésének egy egyszerűbb leírását Shimokawa és mtsi. [92] adták meg és én is az ő megközelítésüket alkalmaztam. Cikkükben LIF modell-sokaságot vizsgáltak, melyek azonos periodikus jelet de egymáshoz képest független fehér zajt kaptak bemenetként.

A központi határeloszlás tételhez hasonlóan, nagyszámú, független megújuló folyamat összege Poisson folyamathoz tart [26]. Tehát az egyes folyamatok által generált *független* események közötti időintervallumok egymástól független, exponenciális eloszlású valószínűségi változókkal írhatók le, az eredő Poisson folyamat paramétere pedig az egyes folyamatok paramétereinek összegeként adódik. A LIF sokaságot tekintve, ha csak zajt adunk bemenetként akkor korrelálatlan és  $\lambda_i$  paraméterű exponenciális ISI eloszlást kapunk kimenetként. „Összeömlesztve” őket egy  $\sum_i \lambda_i$  rátájú Poisson folyamathoz jutunk (HPP - homogeneous Poisson process). Amennyiben időfüggő gerjesztést is adunk a sejteknek, a sokaság kimenete inhomogén Poisson folyamatként (IPP) írható le  $\lambda(t)$  rátafüggvénnyel.

Periodikus gerjesztés esetén  $\lambda(t)$  is periodikus lesz. Ekkor a tüzelési fázis eloszlása

$$h(\theta) = \frac{T\lambda(T\theta/2\pi)}{2\pi\Lambda(T)}, \quad (2.1)$$

ahol  $T$  a jel periódusideje,  $\Lambda(T) = \int_0^T \lambda(s)ds$  az átlagos kisülések száma ciklusonként. A képlet jelentősége abban áll, hogy a  $h(\theta)$  fáziseloszlás megegyezik az egyes sejtek fáziseloszlásával, vagyis egy sejt paraméterével megkapható a sokaság paramétere.

Fontos kérdés, hogy a sejtek belső dinamikájából fakadó korrelációk megszűnnek-e ha sokaságuk viselkedését nézzük, hiszen ekkor jó az IPP közelítés. Az

időátskálázás módszerével [14, 26] demodulálva a kisülési időket leválaszthatjuk a külsőleg bevitt korrelációkat a kimenetről.

$$t \longrightarrow \hat{t} = \int_0^t \lambda(s) ds \quad (2.2)$$

transzformációt elvégezve 1 várható értékű HPP-t akkor és csak akkor kapunk eredményül, ha a megfelelő „hazard” függvénnyel transzformáljuk az adatokat. Shimokawa és mtsi. [92] statisztikai módszerekkel igazolták, hogy a sejtek számának növekedésével a sokaság IPP-ként írható le a gerjesztési amplitúdó és zajintenzitás széles tartományában.

### 2.1.1. A hálózat modell

**A sejtmodell.** Szimulációimban a bevezetőben leírt normált LIF sejtmodellt alkalmaztam, azaz

$$\begin{aligned} \dot{v}(t) &= -v(t) + I(t) + \sigma\xi(t) \\ v(t) &= 1 : \Rightarrow v(t^+) = v_r = 0, \end{aligned}$$

kiegészítve abszolút refrakter periódussal, amikor is nem fogad inputot a sejt. Endogén gerjesztés esetén ennek nincs jelentősége, ám exogén meghajtás esetén módosíthatja a detektáló képességet [23].

**A szinapszis.** A szinapszisok, a sejtek kémiai információs kapcsolatai igen bonyolult egységei az idegrendszereknek. Sokféle biokémiai folyamat zajlik itt, melyeknek *funkcionális szerepe* van. A jelek feldolgozásának egyik állomásának tekintik, ráadásul nem is köthető egy sejt állapotához/aktivitásához, mind a pre- mind a posztszinaptikus sejt beleszól a szinapszis állapotának kialakításába. A komplikált struktúrát számos egyszerű modellel közelítjük. A legegyszerűbbek a fenomenologikus modellek, melyekben a transzmitter felszabadulást - pontosabban az annak következtében fellépő posztszinaptikus konduktancia változást egy ún. *alfa* vagy dupla-exponenciális függvény írja le más pre- ill. posztszinaptikus változóktól függetlenül. A szinaptikus áram ekkor

$$I_{szin}(t) = g_{szin}(t)(E_{szin} - V_{poszt}(t))$$

ahol

$$g_{szin}(t) = \frac{t}{\tau} e^{1-\frac{t}{\tau}} \quad \text{alfa-függvény vagy}$$

$$g_{szin}(t) = A_{\tau_1\tau_2} (e^{-\frac{t}{\tau_2}} - e^{-\frac{t}{\tau_1}}) \quad \text{dupla-exponenciális függvény.}$$

Vizsgálataimban azonban a legegyszerűbb modellt használtam, amikor is a szinaptikus jel egy adott értékű  $\delta$  ugrást okoz az áramban. Ez a közelítés elhanyagolja a posztszinaptikus membrán állapotától való függést, amely a küszöbhez képest magas  $E_{szin}$  szinaptikus reverzál potenciál mellett ad jó közelítést. A szinaptikus konduktancia időfüggését is elhanyagolhatjuk, ha sokkal gyorsabb időállandóval rendelkezik mint a membrán. A sejt kimenete a membránállapottól függ, tehát ha exponenciálisan lecsengő szinaptikus árammal ( $I_{szin}(t) = g_{max} \exp(-t/\tau_s)$ ) gerjesztjük, akkor a zavarra adott válasz

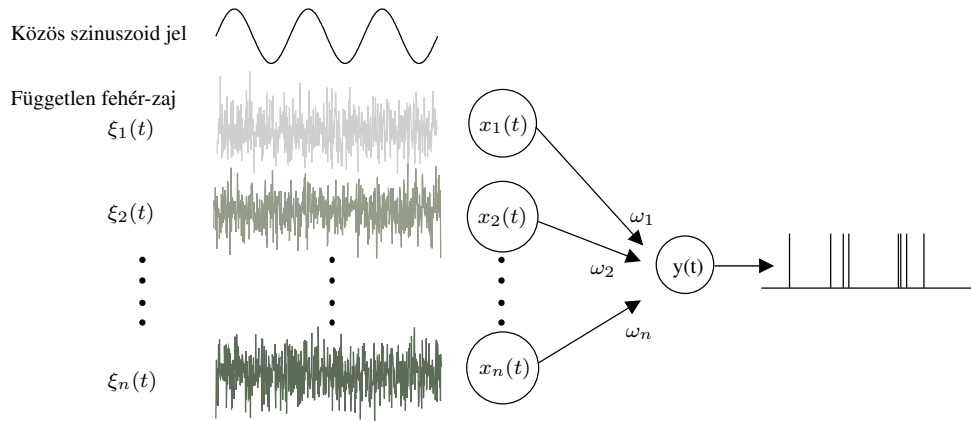
$$v(t) = v_0 e^{-\frac{t}{\tau_m}} + \frac{g_{max}\tau_s}{\tau_m - \tau_s} \left[ e^{-\frac{t}{\tau_m}} - e^{-\frac{t}{\tau_s}} \right] \quad (2.3)$$

alakú, ha  $v(0) = v_0$  és  $t = 0$  -ban indult a szinaptikus jel. A potenciálváltozás a lassabban lecsengő exponenciális függvény szerint alakul. Adott ingerlési erősségek mellett ez lecsengés határozza meg azt az időintervallumot, amikor a sejt azonnal kisüthető. Bár a szimulációk során a szinaptikus áram időfüggését elhanyagoltam, az eredmények egy része kiterjeszthető az időfüggő esetre is, mert az csak a kisüthető állapot hosszától függ.

**A hálózat és stimulus.** A 2.1. ábra mutatja a vizsgált hálózatok szerkezetét és a különböző típusú serkentések helyeit. A sejtek bemenetek szerint két részre oszthatók: a külsőleg gerjesztett sejtek és az ezek által szinaptikus kapcsolatokon keresztül ingerelt sejt(ek). A „bemeneti” réteg sejtjei azonos szinuszos áramot és korrelálatlan fehér zajt kaptak, míg kimenetükkel a „második” réteg sejtjét ingerelték. A szimulációk során a szinuszos áram frekvenciáját és amplitúdóját is változtattam úgy, hogy a különböző frekvenciák ( $\omega$ ) esetén az „effektív” amplitúdót, a membránpotenciálban okozott ingadozást megtartottam:

$$A' = A/\sqrt{1 + \omega^2}, \quad (2.4)$$

Egy szimuláció során a *kapcsolaterősség*, a szinaptikus konduktancia, állandó és azonos volt minden sejtre. A rezonanciagörbék a zaj és kapcsolaterősség függvényeként álltak elő.



2.1. ábra.

A hálózat szerkezete: azonos sejtekből felépülő előrecsatolt hálózat. A bemeneti sejtek azonos szinuszos jellel de korrelálatlan fehér zajjal gerjesztődnek,  $\langle \xi_i(t)\xi_j(t) \rangle = \delta_{ij}$ . A szinaptikus kapcsolatok erőssége egy hálózatban belül azonos volt.

### 2.1.2. Adatanalízis

A sztochasztikus rezonancia jelenségét a jel-zaj aránnyal méri leggyakrabban. IPP esetében a jel frekvenciáján mérhető amplitúdót a  $\lambda(t)$  ráta függvény Fourier-transzformálásával is kaphatjuk:

$$a_q = \frac{1}{T} \int_0^T \lambda(t) e^{-iq\Omega t} dt, \quad (2.5)$$

ahol  $\Omega$  a jel frekvenciája. A zaj nagyságát pedig az 1.1.2. fejezetben említett módon az azonos átlagos tüzelési frekvenciájú HPP adja, ez éppen  $a_0$ , evvel  $SNR = \frac{|a_1|^2}{a_0}$ .

### 2.1.3. Numerikus módszerek

A szimulációk a NEURON (5.7-es és 5.8-as verzió) nevű neurális szimulátorral készültek, amely egy objektumorientált magas szintű programozási környezet, elsősorban részletes sejtmodellek vizsgálatára. Más programokhoz képest előnye a szinaptikus kapcsolatok hatékony kezelésében volt. A Crank-Nicholson integrálási módszer időlépése 0.01 „egység”, míg a szimulációk hossza 6552 „egység” volt. (Ez utóbbi történelmi örökség: kettő hatvány hosszú szimuláció szükséges a hatékony FFT-hez). Az adatok feldolgozása részben a szimulátorban, részben Scilab (2.6-os és 3.1.1-es verzió) ill. R (2.1-es verzió) nevű numerikus ill. statisztikai programokkal történt. A terjedelmes paramétertér vizsgálata alkalmat adott a HunGrid rendszer erőforrásainak kiaknázására.

Numerikus szimulációkban a zaj modellezése kompromisszumokkal jár. Ha a lehető legkisebb korreláció a fontos, minden időlépésben más amplitúdó értéket generálhatunk, azonban az időlépés változtatásakor változik a zaj határfrekvenciája is. Előfordulhat továbbá, hogy a speciális problémára használatos numerikus integrálási módszer érzékeny az effajta realizációra. Ezért a szimulációkban „lineárisan interpolált” zajt alkalmaztam, 0.03 időlépésenként választva új amplitúdót.

## 2.2. Eredmények

### 2.2.1. Hálózati aktivitás statisztikája

Elsőként a 2.1. -ben vázolt módszerrel megvizsgáltam, hogy az előrecsatolt hálózat kimenete közelíthető-e és milyen feltételek mellett inhomogén Poisson folyamattal.

A 2.2. és 2.3. ábrákon láthatók a vizsgálat illusztratív eredményei. A csupán két bementi sejtet tartalmazó hálózatok kimenete, ha kellő számú független hálózat kimenetét „összeömlesztve” vizsgáljuk, jó közelítéssel *inhomogén Poisson folyamatként* (IPP) írható le. Bár két, független zajjal meghajtott LIF-modell együttes kimenete még nem tekinthető IPP-nek, a két bemeneti és egy kimeneti sejtből álló hálózatok sokaságának kimenete már igen. (Természetesen nem a „hálózatiság”, hanem a független sokaság miatt). Vizsgáltam különböző zajinten-

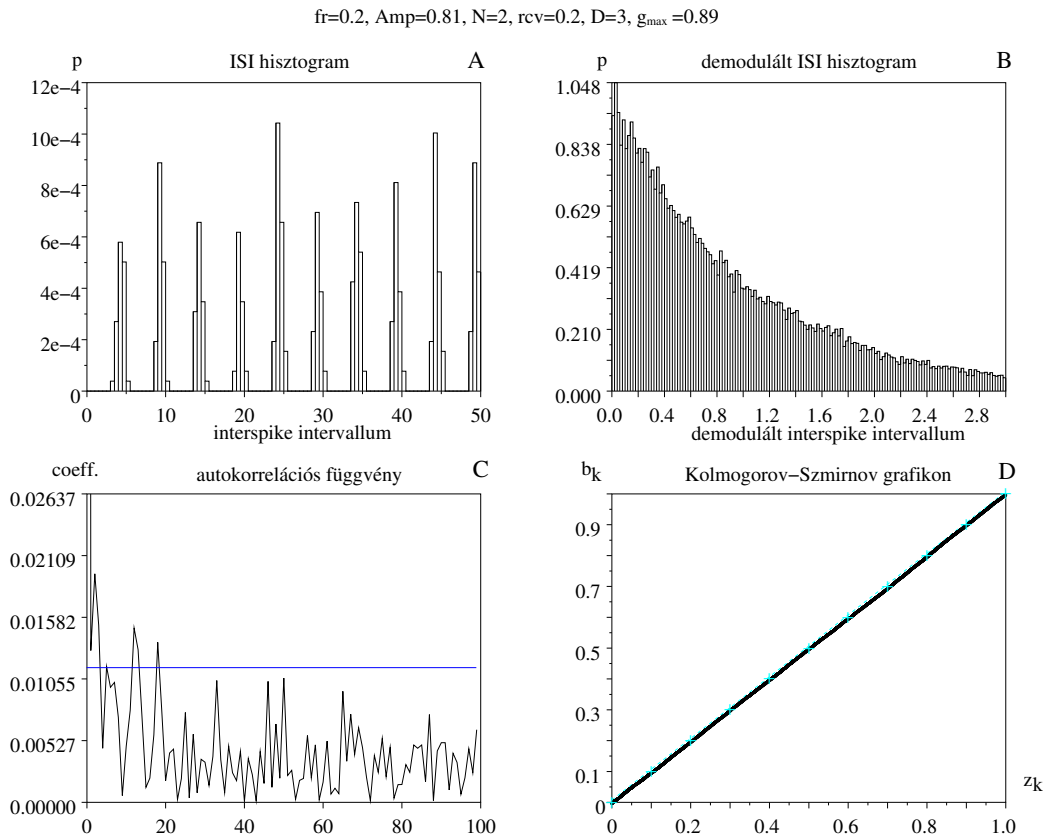
zítás, kapcsolaterősség, bemeneti jel amplitúdó és frekvencia eseteket és minden paraméterkombináció mellett, ha kellő számú hálózat együttesét elemeztem a statisztikai próba igazolta a feltevést. Ha növeljük a bemeneti sejtek számát, akkor együttesük aktivitása egyre jobban közelít egy inhomogén Poisson folyamathoz, tehát a kimeneti sejtek független sokaságának viselkedése sem korrelálódik jobban, mint ha csak két bemeneti sejtünk van. Mindezekből következik, hogy az IPP leírás érvényes hierarchikus hálózatok sokaságára, ha a hálózatok korrelálatlan zajt kapnak. Csak ezek után érvényes alkalmazni a 2.1.2. fejezetben mutatott módszert, vagyis hogy az összesített kimenet  $\lambda(t)$  rátafüggvényének, mely az egyedi hálózatok tüzelésifázis eloszlásából meghatározható -, Fourier-transzformálásával megkapható a kimeneti teljesítményspektrum.

A 2.3. ábrán a korrelációs függvény nem cseng le egy lépés után. Ez finomabb felbontással kiküszöbölhető, de meglehetősen számításigényes feladat. A pontos (és várakozásainknak megfelelő) eredmények eléréséhez ugyanis egyrészt lehetőleg minél több kimeneti tüzelés és több független realizáció együttese szükséges. Mind a két lépés szükségszerűen csökkenti az együttes időskálát, azaz egyre több tüzelés kerül igen közel egymáshoz. Ha az időfelbontásunk nem elég finom, akkor a demoduláció sem lehet az, így rossz statisztikát kapunk eredményül. A 2.2. és 2.3. ábrák esetében 100 hálózat realizációjának  $dt = 0.0001$  időegységgel végzett szimulációja volt szükséges az IPP hipotézis igazolásához.

A 2.1.2. fejezetben említett demoduláció módszerét kiegészítve a Brown és msti [14] által alkalmazott tesztet használtam, melynek lépései a következők: a demodulált időpillanatok különbségéből ( $\tau_k$ ) képezzük a

$$z_k = 1 - \exp(-\tau_k)$$

valószínűségi változót. Ha a hipotézisünk, - miszerint az idősor rátafüggvénye éppen az a  $\lambda$ , melyet a demoduláláshoz használtunk - igaz, akkor  $z_k$  egyenletes eloszlású független valószínűségi változó a  $[0,1]$  intervallumon. Növekvő sorba rendezve  $z_k$ -t, a kumulatív eloszlásfüggvénynek 1 meredekségű egyenest kell adnia ( $b_k = \frac{k-1/2}{n}$ ,  $n$  a minta mérete; [54]), melyet a 2.2D. és 2.3D. ábrák mutatnak.



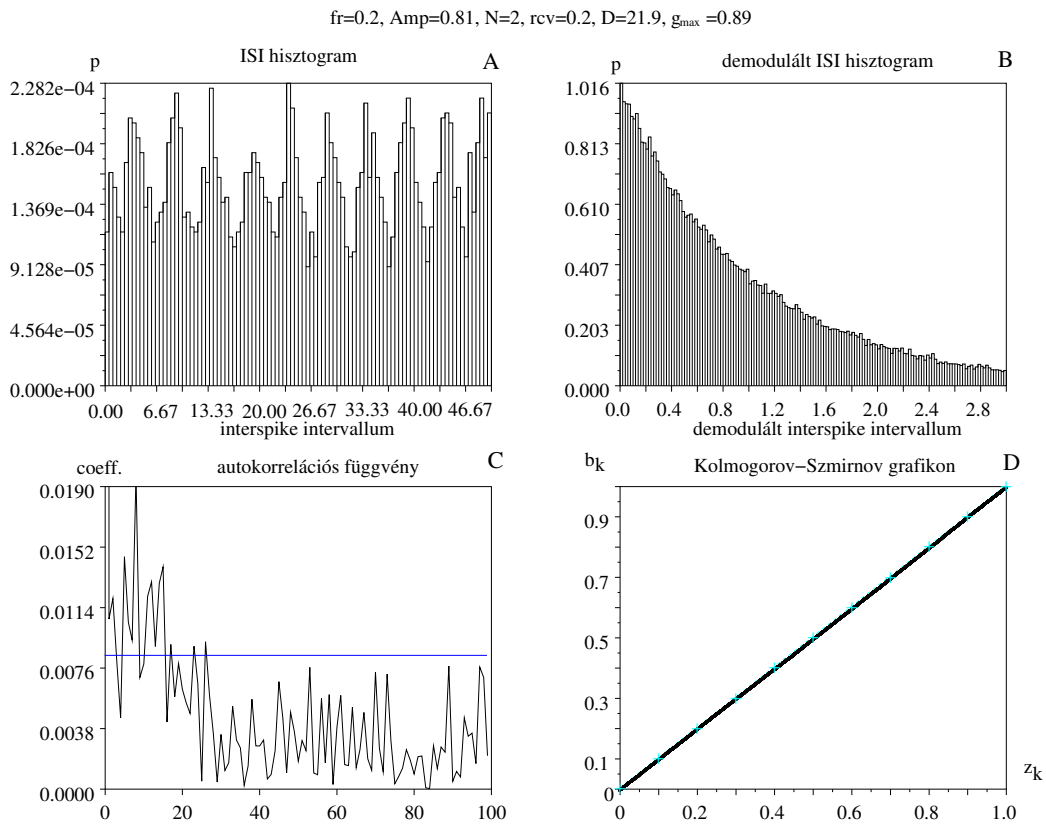
2.2. ábra.

A felső sorban a 2 bementi ( $N=2$ ) sejtet tartalmazó hálózat ISI eloszlása demodulálás előtt (A.) és után (B.). Az alsó sorban a demodulált idősor autokorrelációs függvénye ill. a demodulált intervallumok valószínűségi változójának transzformációk utáni Kolmogorov-Szmirnov (KS) tesztje látható. Az autokorrelációs függvény ábráján a kék vonal az  $\alpha = 99\%$  szignifikanciához tartozó küszöböt jelenti. A KS-teszten  $45^\circ$ -os meredekségű világos színű 99% -os szignifikancia szinthez tartozó határoló egyenesek között fut a fekete mérési eredmény vonala. Az ábrák  $10^5$  tüzelés statisztikája alapján készültek, az időlépés,  $dt = 0.0001$  egység volt. (alkalmazott jelölések:  $g_{max}$ : csatolási erősség;  $rcv$ : refrakter periódus;  $D$ : zajintenzitás;  $fr$ : bemeneti jelfrekvencia)

### 2.2.2. Az optimális SNR feltételei a hálózatban

Számos, a bevezetőben említett munka foglalkozott a sztochasztikus rezonancia jelenségével neuronok vagy idealizált idegsejtek együttesében. Többségük sokaságként kezelte a sejteket, kimenetüket egyszerűen összeadva nézték, hogy milyen

## 2. SZTOCHASZTIKUS REZONANCIA ELŐRECSATOLT HÁLÓZATBAN 23



2.3. ábra.

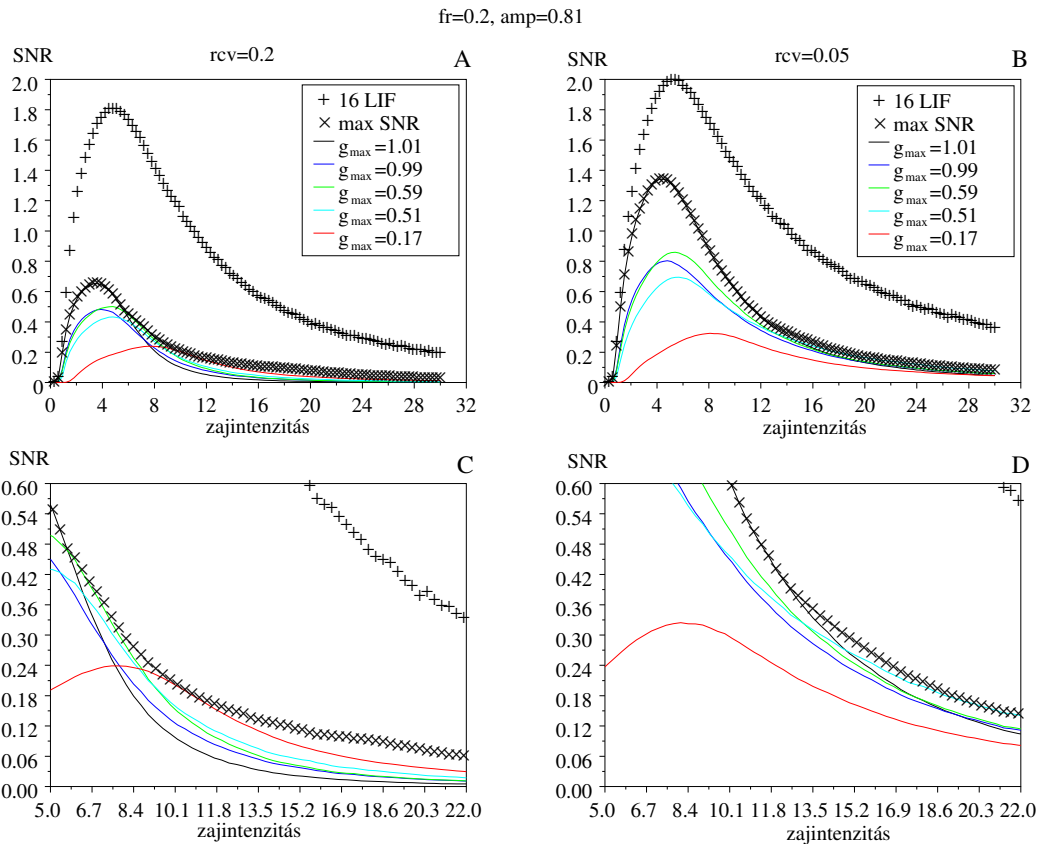
A 2.2 ábra hálózatának statisztikája nagyobb zaj mellett. Az egyéb körülmények megegyeznek.

feltételek mellett teljesít jól a hálózat. A sejtek számának növelésével természetesen javult a jel-zaj arány. Chialvo és mtsi. [23] szerint az általuk vizsgált modellben a biológiailag releváns refrakter periódus bevezetésével javult a SNR az aperiodikus sztochasztikus rezonancia jelenségben.

Az általam elemzett hálózatban azonban figyelembe kell venni a „kiértékelő műszer”, egy másik sejt korlátait is. A 2.4. ábra mutatja, hogy a különálló sejtek együttes jel-zaj aránya mindig jobb, mint az azonos számú bemeneti sejtet tartalmazó hálózaté.

Minél rövidebb a refrakter periódus annál jobban közelítjük az optimális SNR-t. A 2.4. ábra csak egy adott gerjesztés mellett igazolja ezen állítást de széles frekvencia (0.05 - 1.25) és amplitúdó (0.1 - 0.9) tartományban hasonló eredményre





2.4. ábra.

Az ábrákon a 16 bemeneti és egy kimeneti sejtből álló hálózat rezonanciagörbéi láthatók adott jelre és különböző csatolási ( $g_{max}$ ) és refrakter ( $rcv$ ) periódusok mellett. Az egyes sejtek együttes SNR-je mindig jobb mint a hálózaté. Minél kisebb a refrakter periódus annál jobban közelítjük a különálló sejtek együttesének teljesítményét. Látható, hogy egy bizonyos zajszint fölött a hálózatban a gyengébb csatolási erősség jobb SNR-t eredményez, az alsó sorban az átmenet kinagyított részlete látható.

jutottam. A 2.6. ábrából kiderül, hogy kizárólag a kimeneti sejt refrakter ideje okozza a különbségeket, a két oszlopban a különböző refrakterű bemeneti sejt-sokaság azonos átlagos aktivitást produkál bizonyos sejtszám fölött. A 2.4. ábra kinagyított részén jól látható, hogy egy bizonyos zajszint felett a kisebb csatolási erősség vezet a kedvezőbb SNR-hez.

A 2.5. ábra foglalja össze az optimális jel-zaj arányhoz szükséges kapcsolat-erősség és a hálózat többi paraméterének kapcsolatát. A felső négy ábra tago-

lása a következő: a felső sorban 0.31, a középső sorban 0.81 relatív amplitúdójú és 0.2 frekvenciájú gerjesztő jellel meghajtott hálózat optimális kapcsolaterősségének grafikonja látható. A bal oldalon 0.2-es refrakterű ( $rcv$ ), a jobb oldalon  $rcv = 0.05$ -os refrakter periódus jellemezte a sejteket. Az ábrákból kiderül, adott frekvencián döntően a refrakter idő befolyásolja a  $g_{max}^{opt}(D)$  optimális csatolási erősség- zaj függvény menetét. A gerjesztő jel amplitúdója és frekvenciája horizontális irányban mozgatja kissé a grafikont.

A 2.4. és a 2.6. ábrák alapján tehát megállapítható, hogy a hálózat rosszabb SNR-t ad mint az egyes sejtek összege és ennek oka a kimeneti sejt „tehetetlensége”, a refrakter idő. A bementi sejtek hasonló tehetetlensége nem játszik szerepet a SNR csökkenésében, a 2.2.1. fejezet eredményei és a 2.6. ábra alapján már meglehetősen kis számú bementi sejt sokaság jól közelíthető IPP-ként, azaz a sokaságnak a sejtszámmal fordított arányban áll a tehetetlensége. Kis zajintenzitásoknál ahol a kimeneti sejt nem korlátozza a jelátvitelt, a hálózat SNR-je, erős csatolás mellett ( $g_{max} > 1$ ) követi a sejtsokaságét (2.4. ábra). Ahogy azonban az átlagos aktivitás megközelíti a kimeneti sejt felső határfrekvenciáját, romlik a teljesítmény. A 2.6. ábrán az is látható, hogy nem kell az egész jelperiódusban túlhajtani a kimeneti sejtet ahhoz, hogy romoljon a SNR.

A stacioner jelet frekvencia kódolással továbbítják a sejtek, azaz a jel „pozitív” fázisában minél többet, a „negatív” fázisában pedig minél kevesebbet tüzelve kapjuk a legjobb SNR-t. A zaj kezdeti növelésével a „pozitív” fázis frekvenciája jobban nő, mint a „negatívé”, így nő az SNR. Egy bizonyos zajszint után azonban a tüzelési fáziseloszlás kilapul, csökkenni kezd a „pozitív” és „negatív” fázisban az átlagos tüzelési frekvencia különbsége. Így néz ki a sztochasztikus rezonancia a sejtsokaságban. Ha a sokaságot nem egy végtelen kapacitású számítógép értékeli ki, hanem egy másik sejt, akkor a teljesítmény, azaz az SNR hamarabb elkezd csökkenni (2.4. ábra), mivel a „pozitív” fázis frekvenciája nem nőhet tovább ellentétben a „negatív” fázis frekvenciájával.

Amikor kimeneti sejtben a gerjesztés egy fázisban eléri a felső határfrekvenciát ill. kicsit fölé megy, akkor erős csatolás esetén kb. a felső frekvencia felére esik a lokális átlagos kimeneti frekvencia, ez látható a 2.8B. ábra szélső fázisainál. Ekkor minden második refrakter perióduson belül érkező tüzelés elvész, ezért csökken a frekvencia. Ha növekedik a lokális aktivitás, növekszik a kimeneti frek-

vencia a felső határfrekvenciáig. Mi történik, ha gyengébben ( $g_{max} < 1$ ) csatoljuk a hálózatot? Ha  $g_{max} > 0.5$ , akkor legalább két közeli tüzelés szükségességét írjuk elő egy kimeneti tüzeléshez. A közeliséget  $g_{max}$  szabja meg: az egy tüzelés kiváltotta előgerjesztés lecsengése biztosít egy „időablakot”, ha a következő gerjesztés ezen belül érkezik egyúttal egy kimenetet is kivált. Párok előírása esetén az időablak így írható:

$$tw = \ln \left( \frac{g_{max}}{1 - g_{max}} \right) \quad (2.6)$$

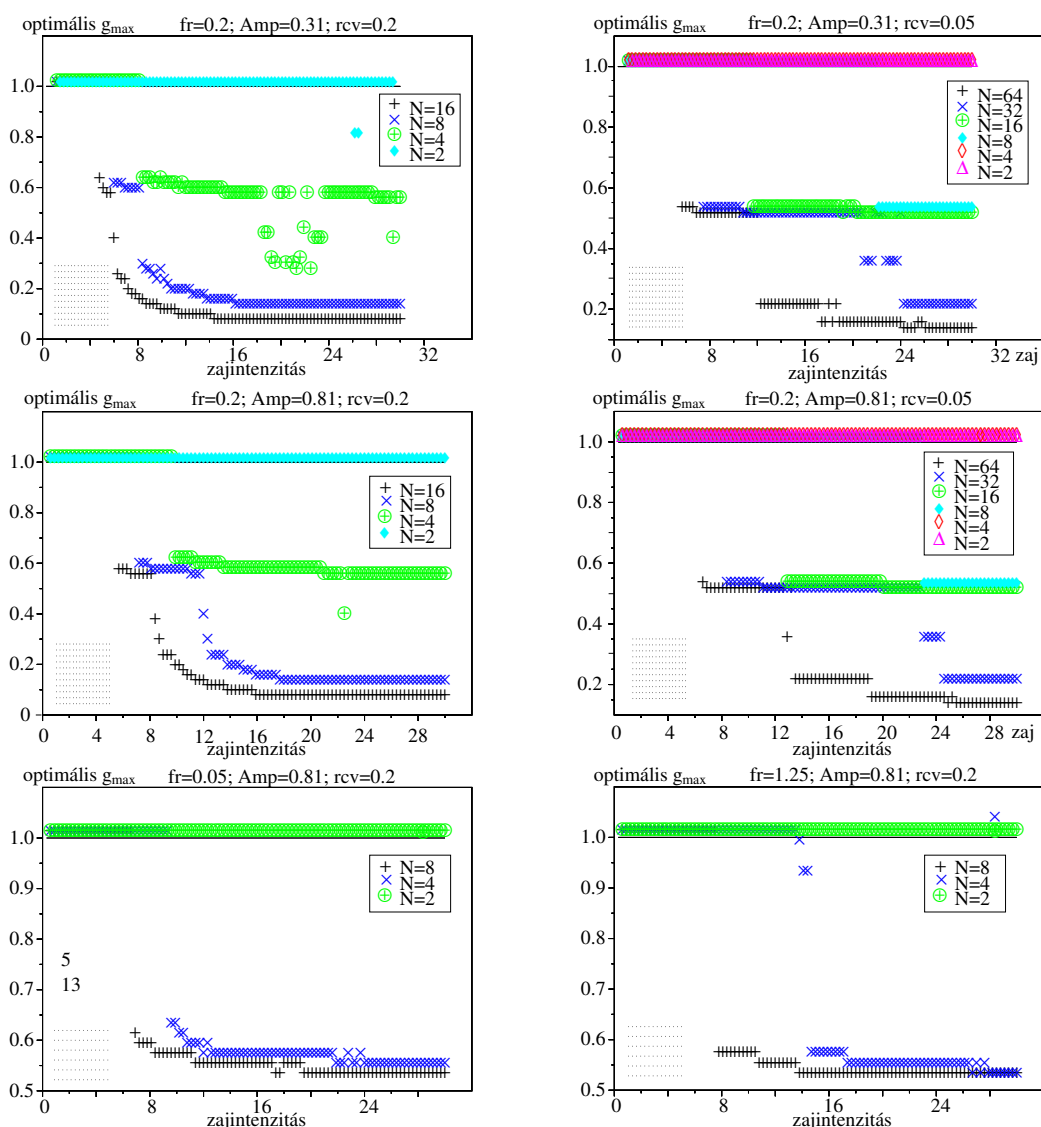
ha  $tw$ -n belül érkezik a második tüzelés, akkor biztos aktiválja a kimenetet. Természetesen ha nem nulláról gerjeszti a kimeneti sejtet az első spike, akkor nagyobb távolságban is aktiválható a kimenet.

A 2.5. ábrákból látható, ha tüzelési párok előírása előnyös a hálózatban, akkor a csatolás által megszabott időablak mindig nagyobb mint a refrakter periódus, azaz a refrakter periódus szabja meg a optimális csatolási erősség alsó határát. Ha ugyanis rövidebb időablakot alkalmazunk, nagyobb gerjesztési frekvencia kell a kimenet generálásához. Ekkor egyúttal a kimenet frekvenciáját is a felső határfrekvencia közelébe kényszerítjük, ami csökkenti a SNR-t. Nagyobb bemeneti sejtsokaság és zaj esetén a 2.5A.-D. ábráin látható módon kisebb csatolás is előnyös lehet. Ahogy haladunk a nagyobb sejtszámok és zajintenzitás felé, egyre nagyobb számú tüzelést szükséges előírni bizonyos távolságra egymástól a jobb SNR-hez. A 2.5A.,C. ábráin látható, hogy az első ugrás nagy csak, utána szép fokozatosan csökken az optimális  $g_{max}$  érték. Amikor elérjük a kimeneti sejt határfrekvenciáját és gyengébb csatolásra váltunk, szükségképpen megfelezzük a kimeneti sejt gerjesztési frekvenciáját. Ha ez a frekvencia is kicsi, mint az  $rcv = 0.2$  esetben akkor a zaj növekedtével hamar elérjük újra a kimeneti sejt határfrekvenciáját a gerjesztéssel. A következő lépés a bementi sejtek aktivitásának harmadolása, de ekkor még kevésbé távolodunk el a kimeneti sejt határfrekvenciájától, egyre hamarabb és egyre csökkenő csatolási erősségek szükségesek a jobb SNR-hez. Ha a refrakter periódus nagyon kicsi, a határfrekvencia nagy, akkor a lépcsők is szélesebbek, elnyújtottabbak.

A 2.8. ábrákon megfigyelhető, hogy ha nem is nő kétszeresére az átlagos várakozási idő nagy időablak,  $tw$  mellett, de jelentősen megnő. Ha rövidítjük az

## 2. SZTOCHASZTIKUS REZONANCIA ELŐRECSATOLT HÁLÓZATBAN 27

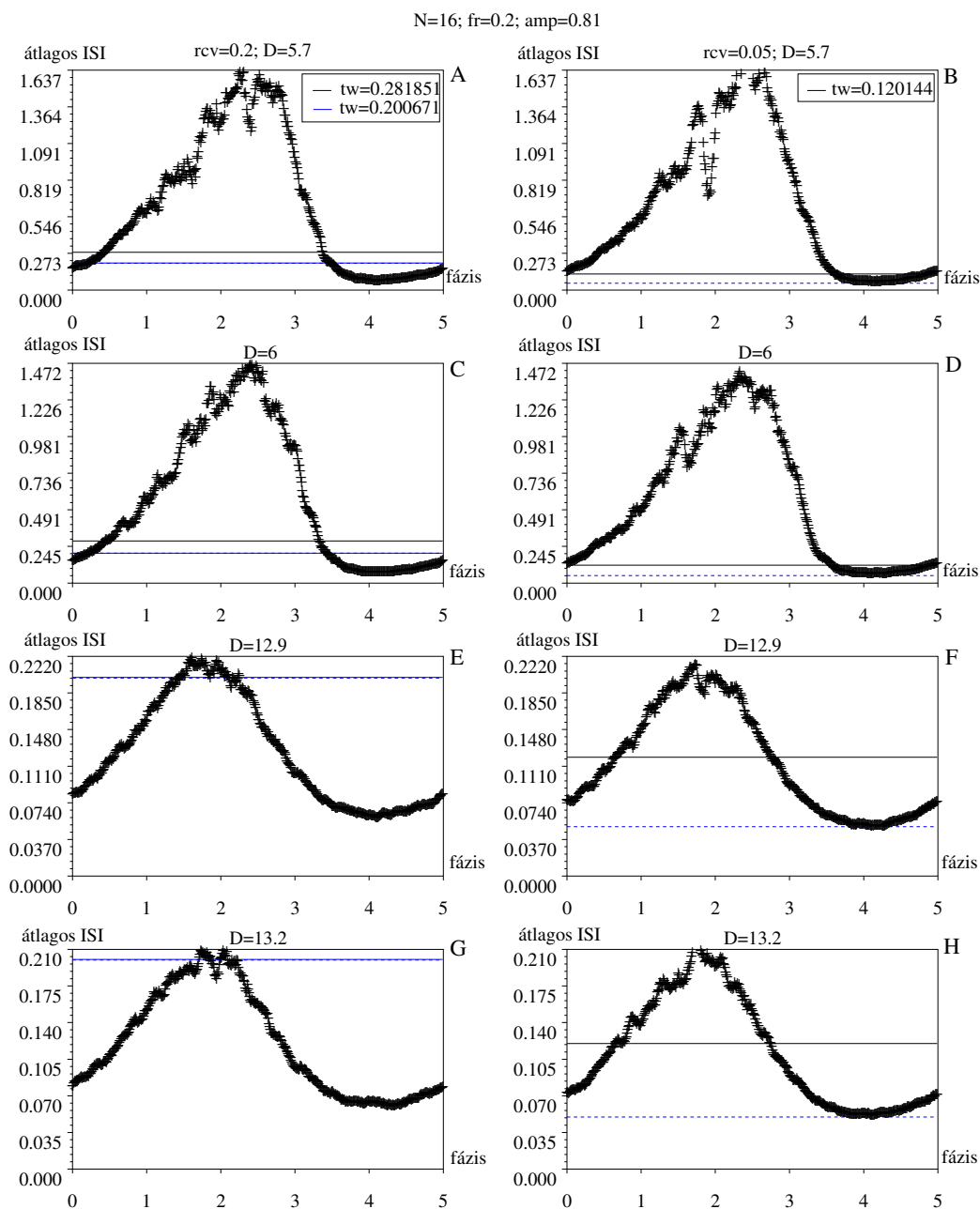
időablakot, akkor a gerjesztés „pozitív” fázisában nem rontjuk a kódolást, de a „negatív” fázisban, ahol hosszabb várakozási idők vannak, igen (2.8E.,F. ábrák). Ezért ad jobb SNR-t a kisebb csatolási erősséggel kapcsolt hálózat.



2.5. ábra.

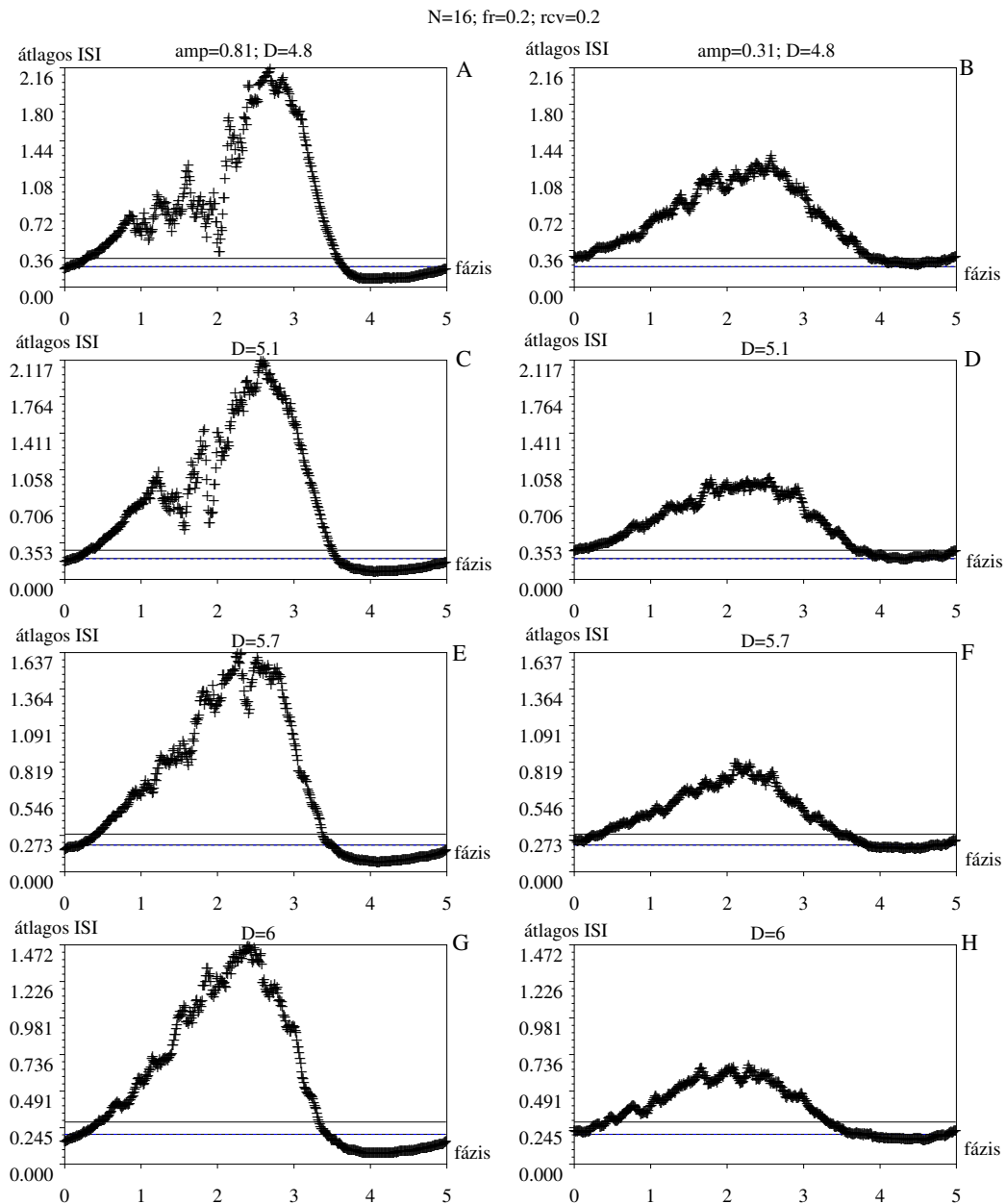
A zaj növekedtével előnyösebb a gyengébb csatolás. Az optimális kapcsolaterősség ( $g_{max}$ ) ugrásszerűen változik a zaj függvényében. A felső 4 ábrán követhető a bemeneti amplitúdó ( $Amp$ ) és a refrakter periódus ( $rcv$ ) hatása az optimális csatolási erősség értékének és helyének meghatározásában. A nagyobb amplitúdó jobbra (C. és D. ábrák), a nagyobb zajintenzitások felé tolja a grafikont és kicsit csökkenti az optimális  $g_{max}$  értéket. A refrakter periódus jelentősen befolyásolja a grafikon menetét, növelve (A. és C. ábrák) értékét balra fölfelé mozgatja a grafikont azaz a kisebb zajnál történő ugrás és nagyobb csatolási erősségek felé. A jobb oldali B. és D. ábrák mutatják még a sejtszám ( $N$ ) növekedésének hatását: balra tolja a grafikont.

Az alsó két ábra a bemeneti jel frekvenciájának és az optimális kapcsolaterősség függvénynek viszonyát hivatott illusztrálni. A nagyobb frekvenciájú jel jobbra mozgatja a grafikont és valamelyest csökkenti az optimális csatolási erősséget. Ezt az esetet a C., D., E. ábrák azonos sejtszám, amplitúdó és refrakter periódus melletti pontjai mutatják. Minden ábra bal alsó részén a pontok a paramétertér vizsgálati sűrűségét mutatják.



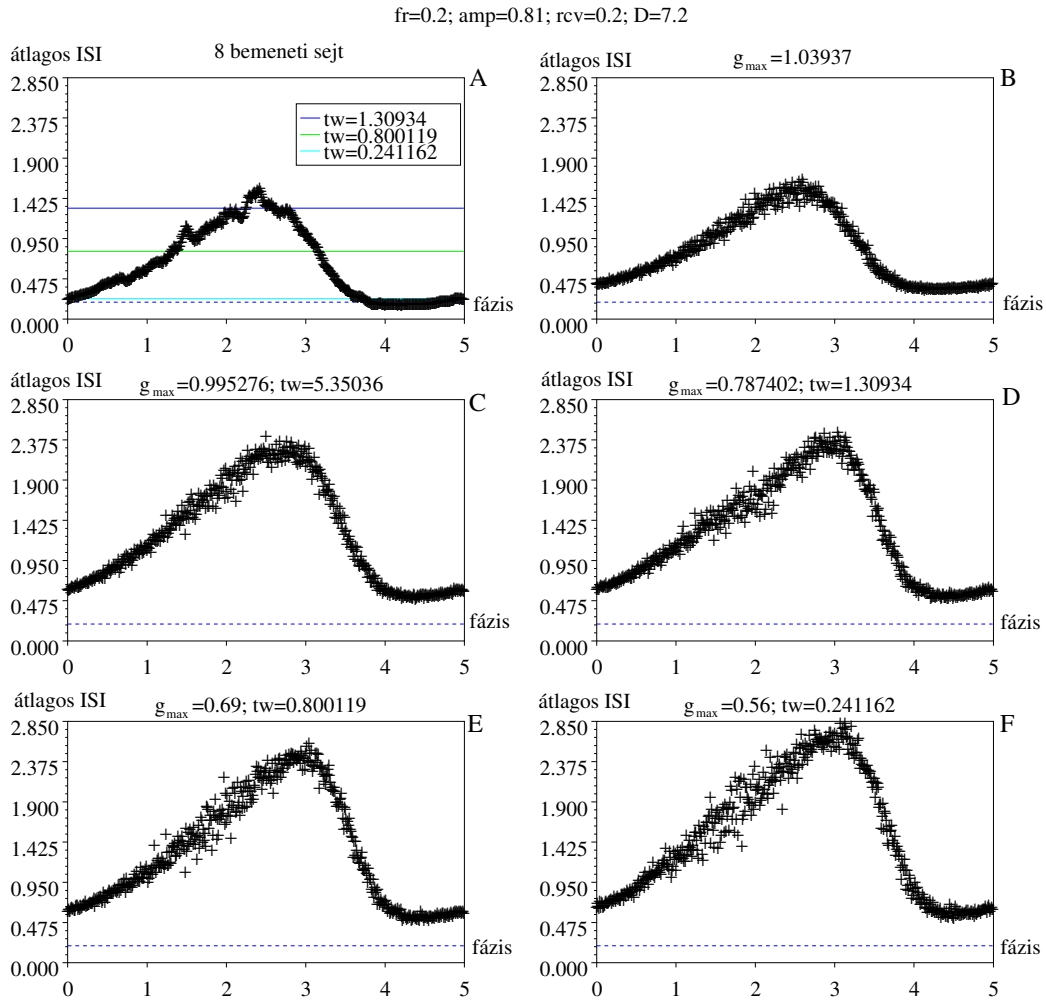
2.6. ábra.

Az ábrásor a bemeneti sejtsohaság aktivitásában mutatja az átlagos várakozási időt a fázis függvényében, azaz átlagosan mennyi idővel korábban érkezik az előző spike, ha az adott fázisban is bekövetkezett egy tüzelés. Ezt az aktivitást „látja” a kimeneti sejt. A jobb- és baloldali oszlopokban különböző refrakterű ( $rcv$ ) sejt-együttes aktivitása látható páronként azonos zajszint  $D$  mellett. A zajszintek az adott sejtsszámú és refrakterű hálózat optimális kapcsolaterősségének ugrási helyeinek felelnek meg. A felső két sor az  $rcv = 0.2$  hálózat míg az alsó két sor az  $rcv = 0.05$ -os refrakterű hálózat ugrási helyén mutatja az aktivitást (lásd. 2.5.). A szaggatott kék vonal a refrakter időt mutatja, a fekete vonalak oszloponként az adott optimális  $g_{max}$ -hoz tartozó „időablakot”. Akkor válik szükségessé a kapcsolaterősség gyengítése, amikor a bemeneti sejtsohaság átlagos aktivitása megközelíti a refrakter időt, azaz elkezd „túlhajtani” a kimeneti sejtet.



2.7. ábra.

Az ábrásor a 2.6. ábrán látható mennyiségeket mutat, azonban itt a refrakter periódus rögzített. A bal és jobb oldali ábrák mutatják a soronként azonos zaj mellett, de különböző jel amplitúdóval ( $amp$ ) gerjesztett sejtsohaság átlagos ISI - fázis függvényét. A zajszintek az adott hálózat és gerjesztési amplitúdónak megfelelő optimális kapcsolaterősségének ugrási helyeinek felelnek meg. A felső két sor az  $amp = 0.31$ , az alsó két sor az  $amp = 0.81$  amplitúdójú jellel gerjesztett hálózat ugrási helyén mutatja az aktivitást (lásd. 2.5.). A szaggatott kék vonal a refrakter időt mutatja, a fekete vonal az adott optimális  $g_{max}$ -hoz tartozó „időablakot”, mely ebben az esetben kb. egyezik a két amplitúdóra. A 2.6. ábrán tett megállapítás itt kiegészítésre szorul: akkor válik szükségessé a kapcsolaterősség gyengítése amikor a bemeneti sejtsohaság átlagos aktivitása „túlhajtja” a kimeneti sejtet ÉS a gyengébb csatolással a kimeneten kapott csökkentett frekvenciájú jelek kellőképpen elkülönítik a jel negatív és pozitív fázisát.



2.8. ábra.

Az ábrásor a 2.6. ábrán látható mennyiségeket mutat. Az A. ábra mutatja a 8 bemeneti sejt együttes átlagos aktivitását, amely gerjeszti a kimeneti sejtet. A további ábrák mutatják, hogy a különböző kapcsolaterősségek hogyan alakítják a bemeneti aktivitás eloszlást kimenetivé. Az A. ábrán a színes vonalak a különböző kapcsolaterősségekhez tartozó „időablakok” szintjét jelölik. Ha csatolás erős, küszöb feletti ( $g_{max} > 1$ ), akkor a refrakter időnél lassabb skálájú jeleket pontosan továbbítja a hálózat (B. ábra). A refrakter idő alatt érkező jelek elvesznek, ezért ezeken a részekon kisebb az átvitt frekvencia. Ha épphogy küszöb alatti a csatolás (C.), akkor minden fázisban az érkező bemenetnek lehet és kell legyen párja az időablakon belül a kimenetnek. Ez az oka a várakozási idők növekedésének a kimeneten. Kisebb csatolásnál, kisebb időablaknál tovább lassul a kimenet, de inkább csak az amúgy is lassú fázisoknál, ezt mutatják az E., F. ábrák.



## 2.3. Dinamikusan csatolt hálózat

Ebben a fejezetben röviden bemutatom azokat az eredményeket, ahol a hálózat csatolási erősségének változásáért a szinaptikus depresszió volt a felelős.

A 2.2.2. fejezetben bemutattam, hogy mikor és milyen csatolási erősség eredményezi a lehető legnagyobb SNR-t a hálózat kimenetén. Két fontos eredménye van az előző fejezeteknek a dinamikus csatolású hálózatok számára: egyrészt a zaj, vagy aktivitás növekedésével csökkenteni kell a kapcsolaterősséget, másrészt az optimális csatolási erősség széles tartományban független a jel frekvenciájától és amplitúdójától, azt elsősorban a hálózatszerkezet, refrakter periódus és az aktuális aktivitás határozza meg. Mindezek a körülmények lehetőséget teremtenek a szinaptikus depresszió jelenségének arra, hogy segítségével egy *adaptív* hálózatot állítsunk elő, mely adott hálózatszerkezet esetén a jel és zaj paramétereiktől függetlenül az optimális SNR-t adja kimeneteként.

### 2.3.1. A szinaptikus depresszió

A preszinaptikus tüzelésre kiváltott posztzinaptikus membrán potenciál válasz amplitúdója elég gyorsan egymás után következő preszinaptikus tüzelések esetén számos rendszerben csökken. Ezt a jelenséget szinaptikus depressziónak nevezük. Szinaptikus súlyok rövid időskálán való változásának funkcionális jelentőségét az utóbbi évtizedben számos rendszerben vizsgálták. A számítógépes idegtudomány eszköztára ennek a jelenségkörnek a vizsgálatában jelentős szerephez jut, hiszen a nehezen mérhető folyamatok modellezésével a kísérletes eredményeket kiegészítve jóslásokat tehet a szinaptikus plaszticitás következményeiről [1, 2, 65, 66, 106].

A szinaptikus depresszió bizonyítottan szerepet játszik neurális filterek kialakulásában [29, 100], „gain-control” mechanizmusban [1, 2, 106], koincidencia detektálásban [10, 38, 39, 75, 79, 100], az idegi kód kialakításában illetve megváltozásában [40, 46, 47]. A szinaptikus depresszió okaként a leggyakoribb esetben a preszinaptikus vezikulák töltődésének lassúságát szokták megnevezni. További kísérletes vizsgálatok azonban azt sugallják, hogy a preszinaptikus vezikula kiürülésén kívül egyes rendszerekben a szinaptikus hatékonyság normális tartományba

való visszatérése  $Ca^{2+}$  függő mechanizmusoktól függ [31].

További érdekes és számos jelenlegi kutatás tárgyát képezik olyan rendszerek, ahol a rövid távú depresszió rövid távú facilitációval együtt fordul elő. A facilitáció a depresszió ellentéte, ahol az egymás után következő preszinaptikus akciós potenciálok hatására a szinaptikus hatékonyság fokozódik [31, 65, 66]. Külön érdekessége ezeknek a rendszereknek, hogy a két ellenkező irányba ható mechanizmus különböző időskálákon hat, és így komplex szinaptikus filtert alkot [31, 65, 66].

Fontos megemlíteni, hogy a szinaptikus hatékonyság hosszú távú változása (LTP és LTD) sokkal hosszabb memóriájú folyamat, itt a szinaptikus hatékonyság változása perces, sőt órás nagyságrendű is lehet. Ma az idegtudomány munkahipotézise az, hogy a memórianyomok kialakulásában és tanulási folyamatokban ezek mechanizmusok játszanak szerepet.

### 2.3.2. Sztochasztikus rezonancia és szinaptikus depresszió

Az itt bemutatott vizsgálatokat még nem a normált LIF modellekből felépített, hanem a biológiai jelentésüket még hordozó konstansokat tartalmazó LIF modellek előrecsatolt hálózatán végeztem. A sejtmembrán egyenlete ekkor ilyen alakot ölt:

$$C_m \frac{dV(t)}{dt} = g_{leak}(E_{rest} - V(t)) + I_{input}(t) \quad (2.7)$$

ahol  $C_m$ ,  $g_{leak}$ ,  $E_{rest}$  a membránkapacitás, membrán vezetőképesség és nyugalmi potenciál sorban. A hálózat szerkezete megegyezett a 2.1.1. fejezetben bemutatott struktúrával. Ebben a vizsgálatban négy preszinaptikus sejt alkotta a bementi réteget, amelyek mind 20Hz-es küszb alatti szinuszos jelet és additív fehér zajt kaptak bemenetként. A szinaptikus konduktancia nem volt állandó, hanem egy tüzelés során ún. alfa-függvény írta le a vezetőképesség időbeli változását:

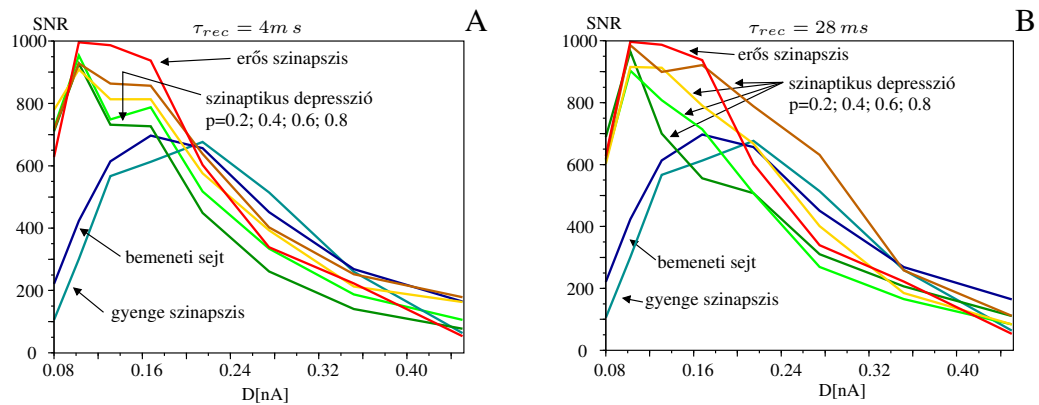
$$g_{szin}(t) = \frac{g_{max}}{\tau_{peak}} \sum_j (t - t_j) e^{1 - \frac{t - t_j}{\tau_{peak}}} \quad (2.8)$$

ahol  $t_j$  a tüzelések időpontjai,  $\tau_{peak} = 0.1ms$  a szinapszis „sebessége”. A szinaptikus depresszió az egyes tüzelések maximális vezetőképességét változtatta:

$$g_{szin}(t) = \frac{g_{max}}{\tau_{peak}} \sum_j (t - t_j) e^{1 - \frac{t-t_j}{\tau_{peak}}} pR(t) \quad (2.9)$$

$$\frac{dR(t)}{dt} = \frac{1 - R(t)}{\tau_{rec}} - pR(t) \delta(t - t_{spike}) \quad (2.10)$$

ahol  $p$  az egy aktiválás során kiürülő vezikulák aránya,  $R(t)$  a vezikulák töltöttségének állapotváltozója,  $\tau_{rec}$  pedig a töltődési sebességet jellemző időállandó. A további paraméterek és módszerek a [112]-ben megtalálhatók.



2.9. ábra.

Az ábrákon a szinaptikus depresszióval csatolt hálózat sztochasztikus rezonancia görbéi láthatók néhány paraméter érték mellett. Az A ábrán  $\tau_{rec} = 4 \text{ ms}$ , a B-n  $\tau_{rec} = 28 \text{ ms}$  volt a szinapszis töltődési sebessége. Az eredményül kapott görbék összehasonlíthatók a fix erősséggel csatolt hálózatok teljesítményével: a két jelleg között futnak a dinamikus hálózat görbéi. Bár nem sikerült a „tökéletes” paraméterkészletet meghatározni, a dinamikus csatolással a hálózat automatikusan képes az eltérő kapcsolású tartományokhoz igazodni.

A 2.9. ábrán láthatók a szimulációk eredményei. A dinamikus szinapszis  $p$  és  $\tau_{rec}$  paramétereit úgy állítottam be, hogy az adott zaj intenzitás mellett átlagos aktivitás szerint az aktuálisan előnyös erősségű kapcsolatot eredményezze. Mint azt az előző részekben láttuk ez nem is olyan könnyű. Az első fokozatban hirtelen nagy ugrással kellene a csatolásnak gyengülnie az optimális SNR-hez. Az ábrákon azonban látszik, bár nem mindig sikerült eltalálni a tökéletes paraméter értékeket, a dinamikus csatolás alkalmazkodik a bemenet igényeihez: jobban tel-

jesít kis zaj mellett mint a gyengén csatolt hálózat, és nagy zaj mellett legtöbbször jobban teljesít, mint az erősen csatolt változat. Megállapítható, hogy nagyobb  $p$  értékek mellett következetesen romlik a hálózat teljesítménye, túl gyorsan gyengül a csatolás. Ha idealizáljuk a sejteket és nem szabunk felső korlátot a maximális konduktanciára, akkor közelíthetjük a kisebb  $p$  mellett kapott SNR görbéket. Javíthatunk az eredményen úgy is ha nagyon gyorsra állítjuk a töltődést. Ennek határesetete az erős szinapszis.

Az előző fejezetekben megmutattam, hogy a bemeneti sejtek számának növelésével egyre kisebb zaj intenzitások felé tolódik el a váltás szükségessége. Ezenkívül ha a refrakter időtartam nem túl rövid a membrán időállandójához képest, akkor egyrészt kisebbek az ugrások, másrészt ez is a gyenge zajok tartománya felé mozgatja a váltások helyeit. Kellő számú és megfelelő refrakter idejű sejtek hálózatának az a tartománya, ahol az ugrások vannak egészen kicsi lehet, így csökkenthető a rosszul detektálható tartomány.

# Összefoglalás és tézisek

Dolgozatom I. részében a sztochasztikus rezonancia (SR) jelenségét vizsgáltam előrecsatolt neuronhálózati modellekben. Számos korábbi tanulmányból [23, 25, 51, 67, 78] tudjuk, hogy az egyes sejtek vagy sejsokaságok alkalmasak az SR jelenség produkálására, azonban a sejszintű tulajdonságok és a hálózati viselkedés viszonyáról kevés szó esik bennük. A gyenge jelek felerősítésének SR -en alapuló egyik módja, ha növeljük a sejtek számát. Én más oldalról közelítettem, arra kérdésre kerestem a választ, hogy vajon létezik-e mechanizmus mely a neuronhálózatokban javítja a SNR-t a küszöb alatti jelek és zaj széles tartományában. Előzetes vizsgálataim során azt találtam, hogy a szinaptikus depresszió alkalmas lehet erre a feladatra (2.3.). A plasztikusan csatolt hálózat mutatta a SR jelenségét és bár többnyire adott tartományban rosszabbul teljesített, mint az abban a tartományban legjobb statikusan csatolt hálózat, azonban átlagosan minden tartományban jól teljesített. Ebből következett a másik kérdéskör, melyet a 2. fejezetben tárgyaltam, miszerint mi az oka adott hálózatban az arra a hálózatra jellemző optimális csatolási erősség - zaj függvény  $g_{max}^{opt}(D)$  jellegzetességeinek. Megállapítottam, hogy a  $g_{max}^{opt}(D)$  függvény szükségszerűen lépcsős, és hogy az ugrás mértéke és helye elsősorban a kimeneti sejt refrakter időtartamától függ. Megállapítottam, hogy az jel amplitúdó és frekvencia széles tartományában a  $g_{max}^{opt}$  alakja kevéssé függ a jeltől.

Mivel az optimális SNR, azaz jeldetektálás menetét nem a bemenet tulajdonságai, hanem a sejtek refrakter periódusa szabja meg, lehetőség van változatos jel

és zaj viszonyok közepette is valóban jól működő adaptív hálózat készítésére.

Tézisek:

**T/I.1.** *Statisztikai módszerekkel igazoltam, hogy a sztochasztikusan gerjesztett előrecsatolt hálózatok sokaságának kimenete inhomogén Poisson folyamatként (IPP) írható le. Érvényes a közelítés akkor is, amikor a hálózat kimeneti sejtjének bemenete még rosszul közelíthető IPP-vel. Ebből következik, hogy 1. hierarchikusan felépített hálózatok sokaságának leírására is jó közelítés lehet az IPP; 2. a kimenet  $\lambda(t)$  rátafüggvénye meghatározza a teljesítményspektrumot.*

**T/I.2.** *Megmutattam, hogy az előrecsatolt neurális hálózatban a  $g_{opt}(D)$  szükségképpen csökkenő lépcsős függvény, alakját a bementi sejtszámon kívül elsősorban a kimeneti sejt refrakter ideje határozza meg. Az optimális kapcsolaterősség értéke kevésbé függ a gerjesztő jel paramétereitől, tehát egy adott hálózattal a küszöb alatti jelek széles frekvencia és amplitúdó tartománya optimálisan detektálható.*

**T/I.3.** *Megmutattam, hogy ha a csatolási erősséget a szinaptikus depresszió szabályozza, akkor a hálózat képes az SR jelenség előállítására, továbbá képes a szükséges mértékűre állítani a csatolási erősséget.*

## **II. rész**

# **Növekvő hálózatok statisztikus elemzése**

# Bevezetés

A hálózatok *tudománya* már a XVIII. században kezdődött, amikor Leonhard Euler matematikai módszerrel, gráfok (az elnevezés James Joseph Sylvester-től származik, 1878) használatával oldotta meg a „Königsberg hét hídja” problémát (1736), melyben a városrészeket kellett a hidak egyszeri érintésével bejárni úgy, hogy a kiindulási és érkezési hely megegyezzen. Euler a csomópontok és élek fogalmát állította a hidak és szigetek helyére, felismerte, hogy a megoldás akkor és csak akkor létezik, ha nincs páratlan *fokszámú* csomópont a gráfban, ezt az utat nevezik Euler-körnek. Ha a feladatban megengedjük a kezdeti és végpontok különbözőségét akkor pedig pontosan két páratlan fokszámú csomópont lehet a gráfban, hogy a séta megvalósulhasson, melyet Euler-útnak hívunk. A nekilendülő matematikai elmélettel számos feladatot vizsgáltak, például a „huszár problémát”, azaz hogyan járható be a sakktábla egy lóval úgy, hogy minden egyes mezőt egyszer érint. Sok megoldás létezik melyeket a gráfelméleti terminológiában Hamilton-körnek, ha ugyanoda érünk vissza ill. Hamilton-útvonalnak hívunk ha más végponttal járjuk be a hálózatot. Bár a Königsberg-i hidak esete nem tűnik bonyolultnak, az elemek száma kevés, mégis hasznos volt a feladat matematikai megfogalmazása a megoldás meghatározásához, nagyobb struktúrák, rendszerek vizsgálatakor pedig elengedhetetlen. Az elmélet gyakorlati alkalmazásának nagy lökést adott a megfelelő számítási kapacitással rendelkező számítógépek megjelenése. Vizsgálhatóvá vált például a közlekedési útvonalak struktúrája [49], az egyes csomópontok és útvonalak jelentősége (pl.: betweenness, közöttiség, a cso-



món áthaladó legrövidebb útvonalak száma; closeness, közelség, a csomó távolságát jellemzi a többiektől; degree centrality, fokszám központiság, a hálózat éleiből mennyit birtokol az adott pont) és szerepe (pl.: bridge, híd, ha eltávolítjuk a hálózatból a gráf nem lesz összefüggő), de a módszer a táplálkozási láncok, bonyolult kémiai rendszerek [97] elemzésében is segítségünkre lehet. A hálózatstruktúrák fogalmainak kialakításában inspiráló hatást jelentett a társadalmi kapcsolathálózatok vizsgálata. 1967-ben Stanley Milgram [76] kísérletileg vizsgálta az ún. kis-világ jelenséget, nevezetesen, hogy bármely két véletlenül kiválasztott ember átlagosan csak néhány ismerősnyi távolságban van egymástól. (A kísérlet eredménye hat lett.) A gráfelmélet egyik nagy ágának, a véletlen hálózatok matematikai alapjainak kidolgozása Erdős Pál és Rényi Alfréd nevéhez fűződik [35, 36]. A módszertan olyan struktúrák *statisztikus* tulajdonságait vizsgálja, melyeket valamely véletlen folyamat generált. Speciálisan az Erdős-Rényi (ER) modellben az  $n$  csomópontú, az összes lehetséges élt  $p$  valószínűséggel tartalmazó gráfokat vizsgáljuk. Ezen elmélet gyakorlati alkalmazásához várni kellett a nagymennyiségű adatot gyűjteni és feldolgozni képes számítógépek megjelenésére, ekkor váltak ellenőrizhetővé a természetben megfigyelhető nagyméretű hálózatok leírását megcélzó modellek. Nevezetes újdonság volt az ER-modell exponenciális fokszámeloszlásához képest a skálamentes fokszámeloszlás, melyet Barabási-Albert László és mtsi. 1998-ban a World Wide Web egy lokális fizikai modelljét tanulmányozva [4, 6] mutattak ki. A vizsgálatban egy adott honlapra mutató élek számának és az adott honlapról induló élek számának eloszlását több nagyságrenden keresztül hatványfüggvény eloszlásúnak találták. Az általuk javasolt mechanizmus a hálózat folyamatos *növekedése* és ún. *preferential attachment*, mely a skálamentes hálózat kialakulásához vezet. Ebben az újonnan kapcsolódó csomópontok szívesebben fognak olyan, már meglévő csomópontokhoz kapcsolódni, melyeknek sok élük van, mint olyanokhoz, melyeknek kevés. Eme sokat vizsgált modellt később kiterjesztették a csomópontok öregedését, vagy nemlineáris kapcsolódási szabályokat, vagy a hálózat áthuzalozását is figyelembe véve.

## 4.1. Szociális hálózatok

Azokat a hálózatokat, melyekben embereket jelentenek a csomópontok társadalmi vagy szociális hálózatnak nevezzük. Természetesen az emberek között sokféle kapcsolat létezik, ezeket a kategóriákat külön-külön elemezve beszélhetünk pl.: ismeretségi [28, 76] vagy társszerzői [8] vagy citációs hálózatokról [62, 86, 87]. Egy ember része lehet (és többnyire az is) különböző „jellegű” hálózatoknak melyeknek más és más lehet a szerkezete továbbá az illető szerepe az egyes hálózatokban [30]. A társadalmi struktúrák leírására használt modellek jellemzően homogénnek tekintik a csomópontokat, azaz az embereket, *belső*, kapcsolódási képességüket befolyásoló tulajdonságaikat nem veszik figyelembe. Bianconi és Barabási [11] munkájában a *preferential attachment* mechanizmust kiegészítette egy *fitness* paraméterrel, mellyel befolyásolható volt a hálózat fokszámeloszlása. A következő fejezetekben tárgyalt modellt [113] az a cél motiválta, hogy számot adjunk a csomópontok tulajdonságainak a növekvő hálózat szerkezetére gyakorolt hatásáról, ahol a csomópontok lehetnek akár egyének, esetleg más közösségek, gazdasági szereplők.

A modellen sok kollégámmal együtt dolgoztunk így nem tárgyalom a teljes vizsgálatot melyet a [113] cikkben közöltünk, hanem csak azokat a részeket, melyek feltétlenül szükségesek az általam vagy döntő hozzájárulásommal született eredmények megértéséhez. Külön köszönettel tartozom Kiss Tamásnak és Csárdi Gábornak ezen rész elkészítésében nyújtott segítségéért.

# Véletlen kapcsolódású, növekvő hálózat tulajdonságai

## 5.1. Az általános modell

Jellemezze  $L$  adott hosszúságú vektor a csomópontokat. Minden időlépésben érkezik egy új csomópont, mely érkezéskor pontosan  $k$  véletlenül kiválasztott potenciális partnert választ a már jelenlévő társak közül (érkezhetne egyszerre több is, ezzel „gyorsítjuk” az időt). Ha nincs jelen kellő számú csomópont akkor 1 valószínűséggel kiválasztjuk mindegyiket. Minden kiválasztott  $(i, j)$  pár esetén meghatározzuk a *tulajdonság távolságot* a  $(\vec{t}_i, \vec{t}_j)$  tulajdonság vektorok és egy tetszőleges mérték alapján, így mérhetünk euklideszi távolságot, valós  $\vec{t}_i$ -k esetén, vagy a Hamming-távolságot, ha  $\vec{t}_i$  elemei binárisak. A párok  $D$  távolsága függvényében valamilyen adott  $p(D)$  valószínűség szerint jöhet létre kapcsolat. Ez a  $p(D)$  függvény tartalmazza a különféle szociálpszichológiai szituációkat, azaz ha hasonló tulajdonságú emberek kapcsolódnak inkább akkor  $p$  monoton csökkenő függvénye  $D$ -nek, míg ha az „ellentétek vonzzák egymást” típusú helyzetet szeretnénk modellezni, akkor monoton növekvő függvényt választhatunk. Az újonnan érkező csomópontnak kezdetben maximum  $k$  éle lehet, majd az idő előrehaladtával növekedhet az éleinek száma, amennyiben a következőnek érkezők kiválasztják és létrejön a kapcsolat. A csomópontok tulajdonságait vehetjük egy tetszőleges, vagy valamely mérés alapján meghatározott eloszlásból, lehet unimo-

dális, vagy multimodális eloszlás az adott szituációnak megfelelően (itt gondolhatunk pl. nagyobb homogén közösségek hálózatára, a különböző bevándorlók többé vagy kevésbé keveredő tömbjeire az USA-ban). Jelen modellben az egyszerűség kedvéért az élek nem súlyozottak, irányítatlanok, nem engedjük meg a többszörös és hurokéleket, bár tudjuk, hogy a társadalmi hálózatokban a kapcsolaterősség és a kapcsolatok iránya is jelentőséggel bírhat [48], [81].

## 5.2. Az átlagolt modell

Ha a fentebb ismertetett modellben minden csomópont tulajdonságát egyenletesen véletlenül határozzuk meg, illetve a kezdeti  $k$  lehetséges partnert is véletlenül választjuk ki a hálózat sok statisztikus tulajdonsága csupán egy  $\delta$  paramétertől fog függeni, mely megmondja, hogy két tetszőlegesen választott csomópont milyen valószínűséggel alkot kapcsolatot vagy sem:

$$\delta = \sum_D p(D(\vec{t}_1, \vec{t}_2)) r(D(\vec{t}_1, \vec{t}_2)), \quad (5.1)$$

ahol  $r(D)$  a  $D$  távolság létrejöttének valószínűségét adja meg,  $p(D)$  pedig a korábban bevezetett kapcsolódási valószínűség, az összegzés pedig az összes lehetséges távolság értékekre végzendő.

Ezzel a redukcióval persze elvesztettük azt a korrelációt, mely a csomópontokhoz rendelt fix tulajdonságok eredményeként jön létre, azonban néhány esetben jó közelítést adhat.

Az elvégzett egyszerűsítés hasznos abból a szempontból is, hogy az így adódó hálózatnövelő algoritmus egyszerű és néhány analitikus számítás elvégzését is lehetővé teszi. Ekkor a modell a következőképpen egyszerűsödik: minden időlépésben egy csomópont érkezik. Ezekhez kiválasztunk  $k$  véletlen partnert, vagy ha még nem érte el a csomópontok száma a  $k + 2$ -t, akkor az összeset, s a  $k$  kiválasztott csomópontokhoz  $\delta$  valószínűséggel behúzzuk az élt. A modellt tehát három paraméter határozza meg, a lehetséges partnerek száma ( $k$ ), a kapcsolódási valószínűség ( $\delta$ ), illetve a hálózatba kerülő összes csomópontok száma ( $N$ ), mely egyben a szimuláció hosszát ( $T$ ) is megadja, ha további egyszerűsítésként 0 kezdeti csomóval indulunk.

### 5.2.1. Fokszám eloszlás

Jelölje  $d_m(t)$  az  $m$ -fokú csomók számát  $t$  időpillanatban. Az izolált csomók száma,  $d_0(t)$ ,  $(1 - \delta)^k$ -val nő minden lépésben, ami éppen annak a valószínűsége, hogy egy újonnan érkezett csomó nem alakít ki kapcsolatot a lehetséges  $k$  partner közül egyikkel sem. Csökken viszont minden lépésben átlagosan  $k\delta d_0(t)/t$ -vel:

$$d_0(t+1) = d_0(t) + (1 - \delta)^k - k\delta \frac{d_0(t)}{t} \quad (5.2)$$

A következő fokszámosztályok kissé összetettebben néznek ki. ( $1 \leq m \leq k$ ) -ra kétféleképpen növekedhet  $d_m$ : vagy egy  $m - 1$  fokú csomót választ ki az új csomópont és lesz  $m$  éle, vagy az érkező csomónak lesz éppen  $m$  éle. Az ( $m > k$ ) osztályokba már csak a jelenlévő alacsonyabb fokszámú csomópontok adnak járulékot. A csökkentő tag arányos lesz annak a valószínűségével, hogy éppen egy  $m$ -ed fokú csomót választunk ki a kapcsolathoz.

$$1 \leq m \leq k : \quad d_m(t+1) = d_m(t) + k\delta \frac{d_{m-1}(t)}{t} + \binom{k}{m} \delta^m (1 - \delta)^{k-m} - k\delta \frac{d_m(t)}{t} \quad (5.3)$$

$$m > k : \quad d_m(t+1) = d_m(t) + k\delta \frac{d_{m-1}(t)}{t} - k\delta \frac{d_m(t)}{t}. \quad (5.4)$$

Az egyenletek felírásakor feltételeztük, hogy annak a valószínűsége, hogy egy időlépésben kétszer is kiválasztunk egy csomópontot elhanyagolható, ami  $t \rightarrow \infty$  esetben érvényes. A numerikus szimulációk szerint stacioner állapot áll be, azaz a fokszám csoportok arányai egy idő után nem változnak:  $d_m(t) \sim p_m t$ . Behelyettesítve ezt a formulát  $d_m(t)$  helyére kapjuk a valószínűség eloszlás értékeit:

$$m \leq k : \quad p_m = \delta^m \sum_{j=0}^m \binom{k}{j} \frac{(1 - \delta)^{k-j}}{(1 + k\delta)} \left( \frac{k}{1 + k\delta} \right)^{m-j}, \quad (5.5)$$

$$m > k : \quad p_m = p_k \left( \frac{k\delta}{1 + k\delta} \right)^{m-k}. \quad (5.6)$$

Az eloszlás exponenciálisan cseng le  $m > k$ -ra. A kezdeti feltétel, miszerint

induláskor hány csomó van jelen, vagy az érkezés „sebessége”, azaz egyszerre hány csomópont jön, nem befolyásolja a  $t \rightarrow \infty$  határértékben kialakuló eloszlást.

### 5.2.2. Kritikus viselkedés

A hálózatnövekedési modellek egy fajtájában, mint amilyen például a Barabási-féle *preferential attachment* modell [7] a csomópontok egyetlen összefüggő hálózatot, *klasztert* alkotnak. Modellünkben azonban más a helyzet, előfordulhat jónéhány izolált csomópont és számos kisebb, egymáshoz nem kapcsolódó alhálózat. Természetesen adódik a kérdés, milyen e klaszterek méretének eloszlása ill. milyen feltételek mellett jöhet létre az összes többinél nagyobb, a hálózat méretével  $t \rightarrow \infty$  esetben is összemérhető *óriásklaszter*, azaz hol és hogyan következik be a *fázisátalakulás*. Callaway és mtsai. [21] egy hasonló modellben mutatták ki a fázisátalakulás jelenségét, a továbbiakban az ő általuk is használt megközelítést alkalmaztuk a klaszterek méret-eloszlásának és a fázisátalakulás helyének meghatározásához.

Jelentse  $N_j(t)$  a  $j$  csomópontot tartalmazó klaszterek várható számát  $t$ -ben. Minden időlépésben átlagosan  $(1 - \delta)^k$  izolált csomópont érkezik a hálózatba és átlagosan  $k\delta N_1(t)/t$  izolált csomópontot kapcsolunk össze az érkezővel. Az egyelemű klaszterek számának változását a

$$N_1(t+1) = N_1(t) + (1 - \delta)^k - k\delta \frac{N_1(t)}{t} \quad (5.7)$$

egyenlettel írhatjuk le. A  $j > 1$  méretű új klaszterek létrejöhetnek egy  $j - 1$  méretű klaszter és az érkező csomó kapcsolódásával ill. ha az új csomó több kisebb klasztert köt össze. A  $j$  méretű klaszterek számának csökkenése pedig arányos a kiválasztásuk és a kapcsolat megvalósulásának valószínűségével, azaz  $j k \delta N_j(t)/t$ -vel, vagyis

$$N_2(t+1) = N_2(t) + \binom{k}{1} \delta (1 - \delta)^{k-1} \frac{N_1(t)}{t} - k \delta \frac{2N_2(t)}{t} \quad (5.8)$$

⋮

$$\begin{aligned}
N_j(t+1) = & N_j(t) + \left( \sum_{r=1}^{\min(k,j-1)} \binom{k}{r} \delta^r (1-\delta)^{k-r} \times \right. \\
& \times \sum_{\substack{z_1+\dots+z_r=j-1 \\ z_i \geq 1, i \leq r}} \frac{z_1 N_{z_1}(t)}{t} \frac{z_2 N_{z_2}(t)}{t} \dots \frac{\binom{j-1-\sum_{i=1}^{r-1} z_i}{j-1-\sum_{i=1}^{r-1} z_i} N_{(j-1-\sum_{i=1}^{r-1} z_i)}(t)}{t} \left. - \right. \\
& \left. - k \delta^j \frac{N_j(t)}{t} \right). \tag{5.9}
\end{aligned}$$

az 5.9. első szummája határozza meg azon klaszterek számát amit  $j$ - méretűvé egyesítünk, a második pedig ezen klaszterek közötti méretváltásokat számlálja. A képlet felírásakor elhanyagoltuk a többszörös kiválasztódás lehetőségét, vagyis, hogy ugyanahhoz a klaszterhez például kétszer is kötődünk. Ha a teljes rendszer mérete nagy a legnagyobb klaszter méretéhez képest is adott  $\delta$  és  $k$  mellett és  $t \rightarrow \infty$  akkor az elhanyagolt esetek, azaz a zár hurkok valószínűsége nullához tart. Ha létezik óriásklaszter akkor abban már nem tart 0-hoz a zárt hurkok gyakorisága, mivel nem elhanyagolható annak a valószínűsége, hogy többször is kiválasztjuk egy pontját kapcsolódásra. Így az 5.7.-5.9. egyenlőségek csak véges méretű klasztereket írnak le.

Szimulációink azt mutatták, hogy az 5.7.-5.9. egyenletek stacionárius egyensúlyra vezetnek,  $N_j(t) = a_j t$ . Behelyettesítve a fenti egyenletekbe kifejezhetjük az  $a_j$  arányossági tényezőket:

$$a_1 = \frac{(1-\delta)^k}{1+k\delta} \tag{5.10}$$

$$a_2 = \frac{\binom{k}{1} \delta (1-\delta)^{k-1} a_1}{(1+2k\delta)} \tag{5.11}$$

$$\begin{aligned}
a_j = & \frac{1}{1 + jk\delta} \left( \sum_{r=1}^{\min(k, j-1)} \binom{k}{r} \delta^r (1 - \delta)^{k-r} \times \right. \\
& \left. \times \sum_{\substack{z_1 + \dots + z_r = j-1 \\ z_i \geq 1, i \leq r}} \left( j - 1 - \sum_{i=1}^{r-1} z_i \right) a_{\left( j-1 - \sum_{i=1}^{r-1} z_i \right)} \prod_{l=1}^{r-1} (z_l a_{z_l}) \right). \quad (5.12)
\end{aligned}$$

Analitikusan is beláthatók ezek a formulák, ehhez meg kell mutatni, hogy a fenti egyensúlyi értékek fixpontjai a differencia egyenleteknek, azaz ha feltételezzük, hogy egy adott időpillanatban fennáll az egyensúlyi helyzet ( $N_j(t)/t = a_j$ ) akkor az egyenletek a következő időpillanatokra is ugyanazt az arányt határozzák meg a klaszterméret eloszlásban. Ezután meg kell mutatni, hogy milyen feltételekkel tart ide a rendszer, azaz ha adott pillanatban  $\varepsilon_t$  távolságra voltunk az egyensúlyi helyzettől, akkor ha  $t \rightarrow \infty$  ez a távolság 0-hoz tart. Tekintsük az 5.7. egyenletet. Néhány átalakítás után, behelyettesítve a feltételezett egyensúlyi értéket 5.10. :

$$\begin{aligned}
N_1(t+1) &= (1 - \delta)^k + \frac{N_1(t)}{t} (t - k\delta) \\
&= \frac{(1 - \delta)^k (1 + k\delta) + t(1 - \delta)^k - k\delta(1 - \delta)^k}{1 + k\delta} \\
&= (t+1) \frac{(1 - \delta)^k}{1 + k\delta} \quad (5.13)
\end{aligned}$$

tehát az arány megmarad ha egyszer eléri a rendszer és hasonló módon a nagyobb klaszterméret osztályoknál is megmutatható. Ha  $t$ -ben  $\varepsilon_t$  távolságban voltunk az egyensúlyi aránytól ( $\frac{N_1(t)}{t} = a_1 + \varepsilon_t$ ), akkor a  $t+1$ -ik pillanatban  $\varepsilon_t(t - k\delta)/(t+1)$  eltérés adódik. Minden következő lépésben tovább csökken az eredeti hiba és mivel

$$\frac{t - k\delta}{t+1} \frac{t+1 - k\delta}{t+2} \frac{t+2 - k\delta}{t+3} \dots$$

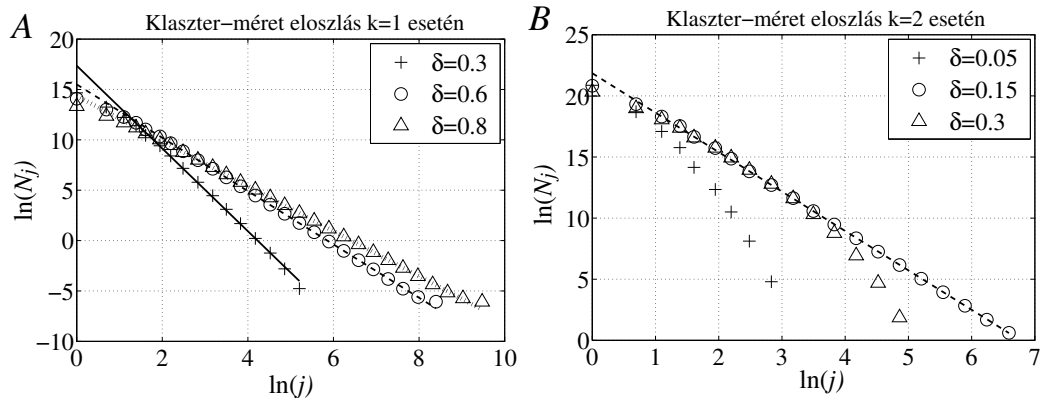
0-hoz tart ha  $t \rightarrow \infty$ , beláttuk, hogy az 5.7. egyenlet egyensúlyra vezet. Mivel a nagyobb klaszterméret osztályok csak a náluk kisebbektől függenek, a számítások rekurzív elvégzésével belátható, hogy a rendszer stacioner egyensúlyba jut.

A 5.10. 5.11. és 5.12. formulák egyszerűsíthetők  $k = 1$  esetben:



$$\begin{aligned}
 a_j &= (1 - \delta)\delta^{j-1}(j-1)! \prod_{m=1}^j \frac{1}{1+m\delta} \\
 &= \frac{(1-\delta)\Gamma(1/\delta)}{\delta^2} \frac{\Gamma(j)}{\Gamma(j+1+1/\delta)}
 \end{aligned} \tag{5.14}$$

az 5.14. szerint a klaszterméret eloszlás hatványfüggvény alakú minden  $\delta$  kapcsolódási valószínűségre. A  $k \neq 1$  esetben nincs ilyen egyszerű összefüggés és a numerikus szimulációk is azt mutatják, hogy általában a klaszterméret eloszlás nem hatványfüggvény, csak a fázisátalakulás közelében. (5.1A., B. ábra).



5.1. ábra.

A klaszterek méretének eloszlása az átlagolt modellben. (A) és (B) a klaszterméret eloszlás numerikus szimulációból származó grafikonját mutatja  $k = 1$  (A) és  $k = 2$  (B) értékekre. A klaszterméret eloszlás  $k = 1$  esetén minden  $\delta$  értékre hatványfüggvény 5.14. míg  $k \neq 1$  esetén általában nem az, csak a fázisátalakulási pont,  $k = 2$  esetén  $\delta = 0.146$  közelében. Az ábrák 500 szimuláció átlagolásából adódtak,  $10^7$  időlépés után.

Az 5.2. ábra a legnagyobb klaszter méretének arányát mutatja a hálózatban a kapcsolódási valószínűség,  $\delta$  függvényében. Az ábra a  $k$  paramétertől függő sima átmenetet mutat valamilyen 0 és 0.2 közötti  $\delta$  értékeknél. A fázisátalakulás lehetséges helyének ( $\delta_c$ ) meghatározásához, mint Callaway és mtsai. mi is a generátorfüggvény módszert használtuk. A generátorfüggvény [107, 110]

$$g(x) = \sum_{j=1}^{\infty} b_j x^j \quad (5.15)$$

alakú, ahol  $b_j = ja_j$ , ami annak a valószínűsége, hogy egy véletlenül választott csomópont  $j$  méretű klaszterhez tartozik. Az 5.10.-5.12. formulák mindkét oldalát megszorozva  $ix^j$ -vel és iteratíván behelyettesítve egymásba, majd elvégezve a kijelölt  $j$ -re vett összegzést  $g(x)$ -re a következő differenciál-egyenlet adódik

$$g(x) = -k\delta g'(x) + x(1-\delta)^k + \sum_{i=1}^k \binom{k}{i} \delta^i (1-\delta)^{k-i} (x^2 g'(x) g(x)^{i-1} i + x g(x)^i). \quad (5.16)$$

Átrendezve  $g'$ -re

$$g'(x) = \frac{(1-\delta)^k - \frac{g(x)}{x} + \sum_{i=1}^k \binom{k}{i} \delta^i (1-\delta)^{k-i} g(x)^i}{k\delta - x \sum_{i=1}^k \binom{k}{i} \delta^i (1-\delta)^{k-i} g(x)^{i-1} i}, \quad (5.17)$$

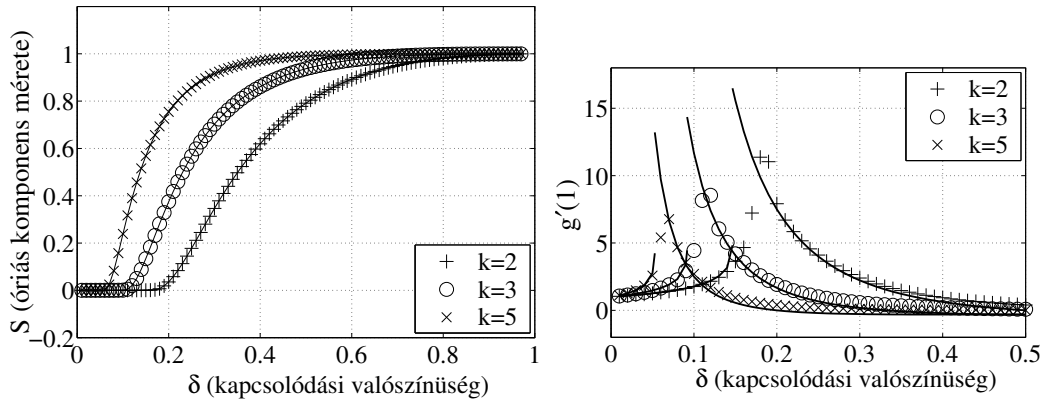
adódik, melyet egyszerűsítve

$$g'(x) = \frac{-g(x)/x + [1 + (g(x) - 1)\delta]^k}{k\delta - xk\delta [1 + (g(x) - 1)\delta]^{k-1}}. \quad (5.18)$$

A véges méretű klaszterek eloszlásának generátorfüggvénye  $x = 1$  esetén és óriásklaszter hiányában 1-et ad, hiszen a  $b_j$  együttható annak a valószínűsége, hogy egy véletlenül választott csomópont éppen  $j$  méretű véges klaszterbe esik. Formálisan, ha nincsen óriás klaszter a hálózatban  $g(1) = 1$  adódik, ha van  $g(1) < 1$ , az óriás klaszter méretének arányát az egész hálózathoz képest ( $S$ ) pedig megkaphatjuk az  $S = 1 - g(1)$  összefüggésből.

Míthogy 5.18. analitikus megoldása nem ismert,  $S$ -et 5.18. numerikus integrálásával számolhatjuk ki  $(x, g(x)) = (x_0, x_0(1-\delta)^k/(1+k\delta))$  kezdeti feltétellel ahol  $x_0$  kicsi.

Az 5.2A. ábra mutatja a legnagyobb komponens méretének alakulását a  $\delta$  kap-



5.2. ábra.

Fázisátalakulás az átlagolt modellben. (A.) A legnagyobb komponens méretének ( $S$ ) függése a kapcsolódási valószínűségtől ( $\delta$ ) és lehetséges partnerek ( $k$ ) számától. A szimbólumok 30 db.,  $10^6$  időlépést tartalmazó szimuláció átlagolásának eredményei, a vonal 5.18. numerikus integrálásából származik. (B.) A  $g'(1)$  függvény viselkedése  $\delta$  függvényében, különböző  $k$  értékekre. A vonalak  $\delta < \delta_c$  esetre 5.20. mínuszt tartalmazó részének,  $\delta \geq \delta_c$  esetre pedig az 5.23. függvénynek grafikonjai, a szimbólumok 30,  $10^6$  időlépést tartalmazó szimuláció átlagolásának eredményei.

csolódási valószínűség függvényében 5.18. numerikus integrálásával (vonallal), illetve szimulációk eredményeként (szimbólumok), három  $k$  értékre. A jó egyezés a korábbi feltételezések jogosságára enged következtetni. Az ábra szerint  $S$  folytonosan változva közelíti meg az 1 értéket, azaz jut el a hálózat abba az állapotba, hogy a csomópontok nagy valószínűséggel már mind az óriás klaszterbe tartoznak.

A fázisátalakulás helyének pontos meghatározásához vizsgáltuk annak a várható értékét, hogy egy csomópont véges méretű klaszterbe esik. A generátorfüggvény segítségével kifejezve

$$\langle s \rangle = \frac{g'(1)}{g(1)}. \quad (5.19)$$

adódik.

Amíg  $\delta < \delta_c$  addig nem alakul ki óriás klaszter,  $\delta \geq \delta_c$  esetén már igen. Ekkor  $g(1) = 1$ , és az 5.18. egyenletnek mind a nevezője mind a számlálója 0-hoz tart  $x \rightarrow 1$  esetén. A l'Hôpital szabály alkalmazásával  $g'(1)$ -re a következő formulát

kapjuk:

$$g'(1) = \frac{1 - 2k\delta \pm \sqrt{(2k\delta - 1)^2 - 4k(k-1)\delta^2}}{2k(k-1)\delta^2} \quad (5.20)$$

$g(1) = 1$  mellett. Ahogy  $\delta \rightarrow 0$  az előforduló klaszterméretek csökkennek végül a csomópontok nem kapcsolódnak egymáshoz. Ebből következik, hogy a két megoldás közül a mínuszt tartalmazó a helyes, hiszen  $\langle s \rangle = 1 = g'(1)$ . Ezt a megoldást felhasználva, a fázisátalakulás helye ott lesz, ahol a gyök komplexszé válik

$$\delta_c = \frac{1 - \sqrt{1 - \frac{1}{k}}}{2}. \quad (5.21)$$

A  $\delta \geq \delta_c$  paramétertartományban kialakul az óriás klaszter,  $g(1) < 1$ , ezért az 5.18. képlet a

$$g'(x) = \frac{-g(x) + (1 + (g(x) - 1)\delta)^k}{k\delta - k\delta(1 + (g(x) - 1)\delta)^{k-1}} \quad (5.22)$$

alakot ölti az  $x \rightarrow 1$  határesetben, mely szintén nem megoldható analitikusan. Ha  $a \ll 1$  az  $(1 \pm a)^k \approx 1 \pm ka$  közelítés használható és az 5.22. összefüggés  $\delta_c$ -hez közel a

$$g'(1) \approx \frac{k\delta - 1}{k\delta^2(1 - k)} \quad (5.23)$$

alakra egyszerűsíthető ebben a tartományban ha  $(g(1) - 1)\delta \ll 1$ . Az 5.2B. ábra mutatja a  $g'(1)$  függvény alakulását a  $\delta$  paraméter függvényében. A függvényben látható szingularitás a fázisátalakuláshoz tartozó  $\delta_c$  paraméter helyét határozza meg. A vonalak a fentebb meghatározott függvények grafikonjai, a szimbólumok numerikus szimulációkból származnak. Látható, hogy  $\delta_c$  alatt a szimulált adatok kiválóan illeszkednek az analitikus függvényre, és a  $\delta > \delta_c$  esetben is jó az illeszkedés ahol  $(g - 1)\delta \ll 1$  érvényes. Látható, hogy az illeszkedés pontossága a véges klaszterek átlagos méretétől függ, a fázisátalakulás közelében, ahol az átlagos méret ugrik, hirtelen megjelennek nagyon nagy méretű klaszterek is amelyek véges szimulációban nem reprezentálódnak kellőképpen.

A  $k = 1$  esetben az óriás klaszter jelentése problematikus. Az 5.1B. ábrán, illetve az 5.14. formulából látható, hogy  $k = 1$ -nél a klaszterméret eloszlás minden  $\delta$  esetén hatványfüggvény eloszlást mutat, nincs éles különbség nagy és a rákövetkező nagyobb klaszter mérete között a rendszer mindig kritikus állapotban van. Ennek oka az, hogy ha  $k$ , azaz a lehetséges partnerek száma egy, klaszterek nem kapcsolódhatnak össze nagyobb klaszterekké, mint valamely  $k > 1$  esetben. Ezért szigorú értelemben óriás klaszter csak a  $\delta = 1$  esetben alakulhat ki.  $g(x)$  definíciójából és  $a_j$  hatványfüggvény eloszlásából következik, hogy  $g(1) = 1$  minden  $\delta \neq 1$ -re.

A  $k = 1$  helyettesítéssel az 5.18. összefüggés

$$g'(x) = \frac{(1 - \delta) - \frac{g}{x} + \delta g}{\delta(1 - x)}, \quad (5.24)$$

alakú lesz. Ebből  $x \rightarrow 1$  és  $g(1) = 1$  határesetben a l'Hôpital szabály segítségével azt kapjuk, hogy

$$g'(1) = \frac{1}{1 - 2\delta}. \quad (5.25)$$

Ha  $\delta \rightarrow \frac{1}{2}$ ,  $g'(x) \rightarrow \infty$ , vagyis a véges klaszterek átlagos mérete végtelenhez tart. Hasonló a helyzet a  $\delta > \frac{1}{2}$  esetben is, ugyanis ilyenkor az 5.14. kifejezés nagy  $j$  esetén az  $a_j \approx \frac{1}{j^{(1+1/\delta)}}$  képlettel közelíthető, melyből a

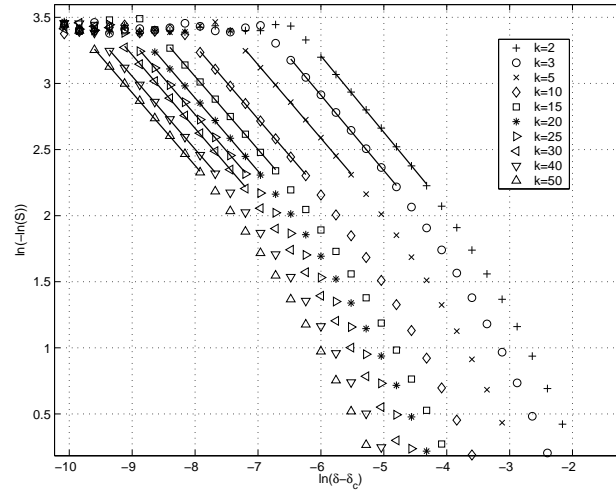
$$g'(x) = \sum_{j=1}^{\infty} j^2 a_j x^{j-1}$$

nem felösszegezhető kifejezés adódik  $\delta > 1/2$  mellett.

Ha  $\delta < \frac{1}{2}$ , az új csomópont inkább nem kapcsolódik, mint kapcsolódik a klaszterekhez, vagyis a kis méretű klaszterek számosabban fordulnak elő a rendszerben, mint a nagyobbak, így a klaszterek átlagos mérete véges maradhat. Mikor azonban  $\delta \rightarrow \frac{1}{2}$ , az új csomópont egyre inkább kapcsolódik a többihez, majd  $\delta > \frac{1}{2}$  esetén a kapcsolódás valószínűsége nagyobbá válik, mint a nem kapcsolódásé és az átlagos klaszterméret végtelenné válik.

### 5.2.3. Végtelen rendű fázisátalakulás

Az 5.2A. ábrán látható, hogy az óriásklaszter nagyon lassan jelenik meg. Hogy közelítőleg lássuk az átmenet jellegét, numerikusan integráltuk az 5.18 egyenletet különböző  $k$  értékekre a megfelelő kritikus  $\delta_c$  közelében, felülről közelítve  $\delta_c$ -hez.



5.3. ábra.

Az óriásklaszter mérete a kritikus pont közelében. A legnagyobb komponens  $\log(\log(S))$  méretének változása a kapcsolódási valószínűség ( $\delta$ ) függvényében. A szimbólumok az 5.18. numerikus integrálásnak eredményét mutatják. A vonalak a szimbólumokra legkisebb négyzetek módszerével illesztett egyenesek, azt mutatják, hogy  $S(\delta) \sim e^{\alpha(\delta-\delta_c)^\beta}$ . A bal felső végén a numerikus pontosság szab határt a precíz illesztésnek.

Az 5.3. ábrán látható egyenes illesztések arra mutatnak, hogy

$$S(\delta) \sim e^{\alpha(\delta-\delta_c)^\beta} \quad \text{ha } \delta \rightarrow \delta_c, \quad (5.26)$$

azaz minden derivált eltűnik  $\delta_c$ -nél, az átalakulás végtelen rendű. A 5.1.táblázat tartalmazza az illesztési paramétereket. Bár az illesztés rövid (kevés nagyságrendet fog át) a hasonló eredmények alapján, melyet Callaway és mtsi. [21] értek el arra következtethetünk, hogy  $\beta = -\frac{1}{2}$  minden  $k$ -nál. Egyúttal az is látható, hogy a mechanizmus minden  $k$  mellett azonos, a lehetséges partnerek száma határozza meg az óriásklaszter megjelenésének sebességét.

**Kitekintés.** Az előbbi fejezetben tárgyalt fázisátalakulás vizsgálat módszer-

$k$	2	3	5	10	15	20	25	30	40	50
$\alpha$	-0.25	-0.5	-0.75	-1.14	-1.35	-1.52	-1.64	-1.77	-1.9	-2.02
$\beta$	-0.577	-0.569	-0.557	-0.554	-0.551	-0.552	-0.551	-0.554	-0.551	-0.55

5.1. táblázat.

A 5.3. ábra illesztett egyenesének ( $\alpha$  és  $\beta$ ) paraméterei. Figyelembe véve, hogy a maximális numerikus pontosság határáig integráltunk és az illesztés rövid gyengén következtetünk  $\beta = -\frac{1}{2}$ -re.

tana heurisztikus és numerikus, helyenként matematikailag nem szigorú következtetésekkel élünk. A kritikus pont alatt csak a klaszterosztályok és a bennük található csomók számának várható értékével számoltunk, nem vizsgáltuk az eloszlásukat például. A fázisátalakulás helyének és minőségének meghatározására a Callaway és mtsi. [21] (CHKNS) modelljére, ill. annak egy általánosított változatára Dorogovstev, Mendez és Samukhin [32] a generátorfüggvény vizsgálatán alapuló, szintén heurisztikus, ám sok esetben matematikailag precíz megoldást mutatott a fázisátalakulás minőségére, ill. adtak formulát az óriásklaszter méretének változására. Durrett [34] 2003-ban mutatta meg matematikai szigorral, hogy a fázisátalakulás helye valóban a Callaway és mtsi. által „javasolt” értéknél található. Tőle függetlenül Bollobás és mtsi. [12] Durrett-től részben eltérő módszerekkel mutatták meg, hogy abban a modellosztályban amelybe a CHKNS modell is tartozik, valóban végtelenrendű a fázisátmenet és valóban  $S(\delta) \sim e^{\alpha(\delta-\delta_c)^\beta}$  és a  $\beta$  kitevő  $-1/2$ . Később, 2005-ben Bollobás és Riordan [13] cikkükben más mechanizmussal létrehozott de statisztikailag ekvivalens gráfok tulajdonságait határozták meg. Matematikai szigorúsággal megmutatták, hogy az általunk kapott eredmények mind a fázisátalakulás helyére, mind az óriásklaszter megjelenésének sebességére helyesek voltak.

### 5.3. Tulajdonság alapú növekvő hálózat

Az átlagolt hálózaton folytatott vizsgálatokat részben alkalmazhatjuk az eredeti modellünk esetében is. Matematikai megfogalmazásban: a csomópontokhoz típusokat rendelünk és a típusok közötti kapcsolódást egy mátrixszal ( $\underline{\delta}$ ) írjuk le, melynek a  $0 \leq p_{ij} \leq 1$ , eleme az  $i$ . típushoz tartozó csomópont  $j$ . típusú csomópont-hoz való kapcsolódásának valószínűségét adja meg. A különböző típusok

gyakoriságát is változtathatjuk, melyet egy vektorral írhatunk le  $\vec{q}$ ,  $\sum_i q_i = 1$ . Egyszerűen vizsgálható a fokszámeloszlás, mivel a csomók egymástól függetlenül „vetélkednek” az élékért, azaz külön-külön felírhatók az 5.2, 5.3. és 5.4. egyenletek minden típusra, tehát az eredő fokszámeloszlás a különböző exponenciális eloszlások összege lesz.

A fázisátalakulás és klaszterméret eloszlás esetében a 5.2.2. fejezetben használt módszer nem vezet eredményre, mivel igen nehézkesé válik a típusok kezelése, amelyek szintén befolyásolják a klaszterek kapcsolódási valószínűségét. Mint azt Kiss Tamás kollégám dolgozatában néhány példán megmutatta, a tulajdonság alapú hálózatban fellépő korrelációk miatt nem ekvivalens az így kapott hálózatszerkezet az átlagolt modellével, a fázisátalakulás helye függ a típusok eloszlásától és a kapcsolódásuk milyenségétől, bár a jellege marad végtelen rendű, azt alapvetően a növekedés határozza meg.



# Összefoglalás és tézisek

Dolgozatom II. részében egy speciális növekvő hálózati modellt vizsgáltam elsősorban analitikus eszközökkel. Ezen módszerek alkalmazásához szükség volt az 5.1. fejezetben leírt bonyolult, sokparaméteres modellkeretet egyszerűsítésére, melyet az 5.2. fejezet tartalmaz.

A redukált modellben minden lépésben érkezik egy új csomópont, mely átlagos érdemei szerint kapcsolódhat  $k$  darab már jelenlévő társához adott  $\delta$  valószínűséggel. Ezen mechanizmus által generált hálózat szerkezetét alapvetően három tényező határozza meg: a lehetséges partnerek száma  $k$ , a kiválasztott társakkal való kapcsolódási valószínűség  $\delta$  és maga a növekedés. A nagyméretű hálózatok globális szerkezeti tulajdonságait „termodinamikai limitben” az 5.2. fejezetben tárgyaltam. Megállapítottam, hogy a csomópontok fokszám eloszlása exponenciális és a hálózatban bizonyos paraméterek mellett létrejön óriásklaszter, azaz fázisátalakulás figyelhető meg. A fáziseloszlás közelében a véges méretű klaszterek méreteloszlása hatványfüggvény alakú, attól távolabb gyorsan lecsengő, de nem exponenciális eloszlást követ. Numerikus vizsgálataink szerint az óriásklaszter növekedésének üteme a fázisátalakulás közelében exponenciális függvénnyel írható le, vagyis a kritikus pontban minden derivált 0-vá válik, az átalakulás végtelen rendű. Becsléseink, ill. eredményeink pontosnak bizonyultak a későbbi szigorú matematikai vizsgálatok során (Bollobás és mtsi., [13]).

A tulajdonság alapú modell esetén az átlagolt modellnél alkalmazott módszerek nem vezetnek célra, a globális szerkezeti jellegek közül csak a fokszám

eloszlást lehet velük meghatározni, amely exponenciális függvények összegének adódik.

Tézisek:

**T/II.1.** *Analitikus számításokkal megmutattam, hogy a növekvő hálózatok egy új modelljében a csomópontok fokszám eloszlása exponenciális.*

**T/II.2.** *Analitikus (heurisztikus) módszerekkel kimutattam, hogy a hálózatban fázisátalakulás figyelhető meg. Egzakt formulát adtam a fázisátalakulás helyére:*

$$\delta_c = \frac{1 - \sqrt{1 - \frac{1}{k}}}{2}$$

**T/II.3.** *Numerikus módszerekkel megbecsültem a fázisátalakulás rendjét és az óriásklaszter  $S$  növekedésének ütemét. Az átalakulás végtelen rendűnek, a legnagyobb komponens pedig  $S(\delta) \sim \exp \alpha(\delta - \delta_c)^\beta$  méretűnek adódott a kritikus pontban. Becslést adtam a  $\beta$  kitevőre:  $-1/2$ .*

# Irodalomjegyzék

- [1] LF. Abbott and WG. Regher. Synaptic computation. *Nature Neuroscience*, 431(7010):796–803., 2004.
- [2] LF. Abbott, JA. Varela, J. Sen, and SB Nelson. Synaptic depression and cortical gain control. *Science*, 10:27(5297):220–224, 1997.
- [3] M. Abeles. Role of the cortical neuron: Integrator or coincidence detector? *Israel Journal of Medical Science*, 18:83–92, 1982.
- [4] R. Albert, H. Jeong, and A-L. Barabási. Diameter of the world wide web. *Nature*, 401:130–131, 1999.
- [5] I. Aradi and P. Érdi. Signal generation and propagation in the olfactory bulb: Multicompartmental modeling. *Computers and Mathematics with Applications*, 32(11):1–27, 1996.
- [6] A-L. Barabási and R. Albert. Emergence of scaling in random networks. *Science*, 286:509–512, 1999.
- [7] A-L. Barabási, R. Albert, and H. Jeong. Scale-free characteristics of random networks: the topology of the world-wide web. *Physica A*, 281:69–77, 2000.
- [8] A-L. Barabási, H. Jeong, Z. Néda, E. Ravasz, A. Schubert, and T. Vicsek. Evolution of the social network of scientific collaborations. *Physica A*, 311(3–4):590–614, 2002.
- [9] F. Buzsáki, L. Zarányi, and G. Csárdi. Channel noise in Hodgkin-Huxley model neurons. *Physics Letters A*, 301(1):13–20, 2003.
- [10] R. Bertman. Differential filtering of two presynaptic depression mechanisms. *Neural Computation*, 13:69–85, 2001.
- [11] G. Bianconi and A-L. Barabási. Competition and multiscaling in evolving networks. *Europhys Lett*, 54:436–442, 2001.

- [12] B. Bollobás, S. Janson, and O. Riordan. The phase transition in the uniformly grown random graph has infinite order. *Random Struct. Algorithms*, 26(1-2):1–36, 2005.
- [13] B. Bollobás and O. Riordan. Slow emergence of the giant component in the growing m-out graph. *Random Struct. Algorithms*, 27(1):1–24, 2005.
- [14] E. N. Brown, R. Barbieri, V. Ventura, R. E. Kass, and L. M. Frank. The time-rescaling theorem and its application to neural spike train data analysis. *Neural Comput.*, 14(2):325–346, 2002.
- [15] H. L. Bryant and J. P. Segundo. Spike initiation by transmembrane current: a white-noise analysis. *J. Physiol. (Lond.)*, 260:279–314., 1976.
- [16] A. Bulsara and L. Gammaitoni. Tuning in to noise. *Physics Today*, 49:39, 1996.
- [17] A. Bulsara, E.W. Jacobs, T. Zhou, F. Moss, and L. Kiss. Stochastic resonance in a single neuron model: theory and analog simulation. *J Theor Biol.*, 152(4):531–55, 1991.
- [18] A. R. Bulsara, T. C. Elston, C. R. Doering, S. B. Lowen, and K. Lindenberg. Cooperative behavior in periodically driven noisy integrate-fire models of neuronal dynamics. *Phys. Rev. E*, 53(4):3958–3969, Apr 1996.
- [19] A. Buonocore, A.G. Nobile, and L.M. Ricciardi. A new integral equation for the evaluation of first-passage-time probability densities. *Adv. in Appl. Probab.*, 19(4):784–800, 1987.
- [20] A. N. Burkitt and G. M. Clark. Analysis of Integrate-and-Fire Neurons: Synchronization of Synaptic Input and Spike Output. *Neural Comp.*, 11(4):871–901, 1999.
- [21] D.S. Callaway, J.E. Hopcroft, J.M. Kleinberg, M.E.J. Newmann, and S.H. Strogatz. Are randomly grown graphs really random? *Physical Review E*, 64:041902, 2001.
- [22] R. M. Capocelli and L. M. Ricciardi. Diffusion approximation and first passage time problem for a neuron model. *Kybernetik*, 8:214–223, 1971.
- [23] D. R. Chialvo, A. Longtin, and J. Müller-Gerking. Stochastic resonance in models of neuronal ensembles. *Phys. Rev. E*, 55(2):1798–1808, Feb 1997.
- [24] J. J. Collins, C. C. Chow, and T. T. Imhoff. Aperiodic stochastic resonance in excitable systems. *Phys. Rev. E*, 52(4):R3321–R3324, Oct 1995.

- [25] J. J. Collins, C. C. Chow, and T. T. Imhoff. Stochastic resonance without tuning. *Nature*, 376:236 – 238, 1995.
- [26] D. R. Cox. *Renewal theory*. Methuen, London., 1962.
- [27] D. R. Cox and P. A. W. Lewis. *The statistical analysis of series of events*. Methuen, London., 1966.
- [28] G. Csányi and B. Szendrői. Structure of a large social network. *Physical Review E*, 69:036131, 2004.
- [29] J. de la Rocha Vazquez and N. Parga. Short-term synaptic depression causes a non-monotonic response to correlated stimuli. *J Neurosci.*, 25(37):8416–31., 2005.
- [30] I. Derényi, G. Palla, and T. Vicsek. Clique percolation in random networks. *Phys. Rev. Lett*, 94:160–202, 2005.
- [31] JS. Dittman, AC. Kreitzer, and WG. Regher. Interplay between facilitation, depression, and residual calcium at three presynaptic terminals. *J Neurosci*, 20(4):1374–1385, 2000.
- [32] S.N. Dorogovtsev, J.F.F. Mendes, and A.N. Samukhin. Anomalous percolation properties of growing networks. *Physical Review E*, 64:066110, 2001.
- [33] J. K. Douglass, L. Wilkens, E. Pantazelou, and F. Moss. Noise enhancement of information transfer in crayfish mechanoreceptors by stochastic resonance. *Nature*, (365):337–340, 1993.
- [34] R. Durrett. Rigorous result for the chkn random graph model. In Cyril Banderier and Christian Krattenthaler, editors, *Discrete Random Walks, DRW'03*, pages 95–104. Discrete Mathematics and Theoretical Computer Science, 2003.
- [35] P. Erdős and A. Rényi. On random graphs, I. *Publ Math (Debrecen)*, 6:290–297, 1959.
- [36] P. Erdős and A. Rényi. On the evolution of random graphs. *Magyar Tud Akad Mat Kutato Int Közl*, 5:17–61, 1960.
- [37] S. Fauve and F. Heslot. Stochastic resonance in a bistable system. *Phys.s Lett. A*, 97:5–7, 1983.

- [38] ES. Fortune and GJ. Rose. Short-term synaptic plasticity contributes to the temporal filtering of electrosensory information. *J. Neurosci*, 15;20(18):7122–30, 2000.
- [39] ES Fortune and GJ. Rose. Short-term synaptic plasticity as a temporal filter. *TRENDS in Neurosciences*, 24:7:381–384, 2001.
- [40] G. Fuhrmann, I. Segev, H. Markram, and M. Tsodyks. Coding of temporal information by activity-dependent synapses. *J Neurophysiol*, 87(1):140–8, 2002.
- [41] L. Gammaitoni, P. Hänggi, P. Jung, and F. Marchesoni. Stochastic resonance. *Rev. Mod. Phys.*, 70(1):223–287, Jan 1998.
- [42] G. Giacomelli, F. Marin, and I. Rabbiosi. Stochastic and bona fide resonance: An experimental investigation. *Phys. Rev. Lett.*, 82(4):675–678, Jan 1999.
- [43] I. I. Gihman and A. V. Skorohod. *Stochastic Differential Equations*. Berlin:Springer, 1972.
- [44] V. Giorno, A. G. Nobile, L. M. Ricciardi, and Sato. On the evaluation of first-passage-time probability densities via nonsingular integral equations. *Adv. in Appl. Probab*, 21:20–36, 1989.
- [45] B Gluss. A model of neuron firing with exponential decay of potential resulting in diffusion equations for the probability density. *Bull. Math. Biophys*, 29:233–243, 1967.
- [46] MS. Goldman. Enhancement of information transmission efficiency by synaptic failures. *Neural Computation*, 16(6):1137–62, 2004.
- [47] MS. Goldman, P. Maldonado, and LF. Abbott. Redundancy reduction and sustained firing with stochastic depressing synapses. *J Neuroscience*, 15:22(2):584–91, 2002.
- [48] M. Granovetter. The strength of weak ties. *American Journal of Sociology*, 78:1360–80, 1972.
- [49] R. Guimera, S. Mossa, A. Turtschi, and L.A.N. Amaral. The worldwide air transportation network: Anomalous centrality, community structure, and cities’ global roles. *Proc. Nat. Acad. Sci*, 102:7794–7799, 2005.

- [50] P. Hänggi. Stochastic resonance in biology how noise can enhance detection of weak signals and help improve biological information processing. *ChemPhysChem*, 3(3):285–290, 2002.
- [51] M. E. Inchiosa and A. R. Bulsara. Nonlinear dynamic elements with noisy sinusoidal forcing: Enhancing response via nonlinear coupling. *Phys. Rev. E*, 52(1):327–339, Jul 1995.
- [52] F. Jaramillo and K. Wiesenfeld. Mechano-electrical transduction assisted by brownian motion: a role for noise in the auditory system. *Nature Neurosci.*, (1):384 – 388, 1998.
- [53] P. I. M. Johannesma. Diffusion models of the stochastic activity of neurons. *Neural Networks*, 1968.
- [54] N. L. Johnson and S. Kotz. *Distributions in statistics. Continuous univariate distributions - 2*. New York: Wiley., 1970.
- [55] D. Johnston and S. Wu. *Foundations of Cellular Neurophysiology*. MIT Press:Cambridge, 1995.
- [56] P. Jung. Periodically driven stochastic systems. *Phys Rep*, 234:175–295, 1993.
- [57] P. Lansky. On approximations of Stein’s neuronal model. *J. Theor. Biol.*, 107:631–647, 1984.
- [58] P. Lansky. Sources of periodical force in noisy integrate-and-fire models of neuronal dynamics. *Phys. Rev. E*, 55(2):2040–2043, Feb 1997.
- [59] P. Lansky and J. P. Rospars. Ornstein-uhlenbeck model neuron revisited. *Biological cybernetics*, 72:397–406, 1995.
- [60] L. Lapique. Recherches quantitatives sur l’excitation electriques des nerfs traitee comme une polarization. *J Physiol Pathol Gen*, 9:620–635, 1907.
- [61] A. Lasota and M. C. Mackey. *Chaos, fractals, and noise: Stochastic aspects of dynamics*. New York. Springer-Verlag, 1994.
- [62] S. Lehmann, B. Lautrup, and A. D. Jackson. Citation networks in high energy physics. *Phys.Rev. E*, 68, 2003.
- [63] M. Lengyel, Á. Kepecs, and P. Érdi. Location-dependent differences between somatic and dendritic ipsp. *Neurocomputing*, 26-27:193–197, 1999.

- [64] J. E. Levin and J. P. Miller. Broadband neural encoding in the cricket cercal sensory system enhanced by stochastic resonance. *Nature*, (380):165–168, 1996.
- [65] JE. Lewis and L. Maler. Dynamics of electrosensory feedback: short-term plasticity and inhibition in a parallel fiber pathway. *J Neurophysiol.*, 88(4):1695–706, 2002.
- [66] JE. Lewis and L. Maler. Synaptic dynamics on different time scales in a parallel fiber feedback pathway of the weakly electric fish. *J Neurophysiol.*, 91(2):1064–70, 2004.
- [67] J. F. Lindner, B. K. Meadows, W. L. Ditto, M. E. Inchiosa, and A. R. Bulsara. Array enhanced stochastic resonance and spatiotemporal synchronization. *Phys. Rev. Lett.*, 75(1):3–6, Jul 1995.
- [68] A. Longtin. Stochastic resonance in neuron models. *Journal of Statistical Physics*, 70(1-2):309–327, 1993.
- [69] A. Longtin, A. Bulsara, and F. Moss. Time-interval sequences in bistable systems and the noise-induced transmission of information by sensory neurons. *Phys. Rev. Lett.*, 67(5):656–659, Jul 1991.
- [70] A. Longtin and DR. Chialso. Deterministic and stochastic resonances for excitable systems. *Phys. Rev. Letters.*, 81(18):4012–4015, 1998.
- [71] Z. F. Mainen and T. J. Sejnowski. Reliability of spike timing in neocortical neurons. *Science*, 268:1503 – 1506, 1995.
- [72] Amit Manwani, Peter N. Steinmetz, and Christof Koch. Channel noise in excitable neuronal membranes.
- [73] W.S. McCulloch and W. Pitts. A logical calculus of the ideas immanent in nervous activity. *Bulletin of Mathematical Biophysics*, 5:115–133, 1943.
- [74] B. McNamara, K. Wiesenfeld, and R. Roy. Observation of stochastic resonance in a ring laser. *Phys. Rev. Lett.*, 60(25):2626–2629, Jun 1988.
- [75] S. Mikula and E. Niebur. Synaptic depression leads to nonmonotonic frequency dependence in the coincidence detection. *Neural Computation*, 15:2339–2358, 2003.
- [76] S. Milgram. The small world problem. *Psychology today*, 60:60–67, 1967.



- [77] F. Moss, D. Pierson, and D. O’Gorman. Stochastic resonance: Tutorial and update. *Int. J. Bifurc. Chaos*, 1994.
- [78] A. Neiman, L. Schimansky-Geier, and F. Moss. Linear response theory applied to stochastic resonance in models of ensembles of oscillators. *Phys. Rev. E*, 56(1):R9, Jul 1997.
- [79] L. Pantic, JJ. Torres, and HJ. Kappen. Coincidence detection with dynamic synapses. *Network*, 14(1):17–33, 2003.
- [80] X. Pei, L. Wilkens, and F. Moss. Noise-mediated spike timing precision from aperiodic stimuli in an array of hodgekin-huxley-type neurons. *Phys. Rev. Lett.*, 77(22):4679–4682, Nov 1996.
- [81] A. Petróczi, T Nepusz, and Bazsó F. Measuring tie-strength in virtual social networks. *Connections*, 27(2):49–57, 2006.
- [82] H. E. Plesser. *Aspects of Signal Processing in Noisy Neurons*. PhD thesis, Georg-August-Universität, Göttingen, 1999.
- [83] H. E. Plesser and W. Gerstner. Noise in integrate-and-fire neurons: from stochastic input to escape rates. *Neural Comput*, 12:367–384, 2000.
- [84] H. E. Plesser and S. Tanaka. Stochastic resonance in a model neuron with reset. *Physics Letters A*, 225:228, 1997.
- [85] A. Suter, R. Benzi and A. Vulpiani. The mechanism of stochastic resonance. *J. Phys. A*, 14:L453–L457, 1981.
- [86] S. Redner. How popular is your paper? An empirical study of the citation distribution. *The European Physical Journal B*, 4:131–134, 1998.
- [87] S. Redner. Citation statistics from more than a century of physical review. e-Print <http://arxiv.org/abs/physics/0407137>, 2004.
- [88] Elad Schneidman, Barry Freedman, and Idan Segev. Ion channel stochasticity may be critical in determining the reliability and precision of spike timing. *Neural Computation*, 10(7):1679–1703, 1998.
- [89] E. Schrödinger. Zur theorie der fall- und steigversuche and teilchen mit brownischer bewegung. *Physikal. Zeitschrift*, 16:289–295, 1915.
- [90] T. Shimokawa, K. Pakdaman, and S. Sato. Mean discharge frequency locking in the response of a noisy neuron model to subthreshold periodic stimulation. *Phys. Rev. E*, 60(1):R33–R36, Jul 1999.

- [91] T. Shimokawa, K. Pakdaman, and S. Sato. Time-scale matching in the response of a leaky integrate-and-fire neuron model to periodic stimulus with additive noise. *Phys. Rev. E*, 59(3):3427–3443, Mar 1999.
- [92] T. Shimokawa, A. Rogel, K. Pakdaman, and S. Sato. Stochastic resonance and spike-timing precision in an ensemble of leaky integrate and fire neuron models. *Phys. Rev. E*, 59(3):3461–3470, Mar 1999.
- [93] A. J. F. Siegert. On the first passage time probability problem. *Phys. Rev.*, 81(4):617–623, Feb 1951.
- [94] E. Simonotto, M. Riani, C. Seife, M. Roberts, J. Twitty, and F. Moss. Visual perception of stochastic resonance. *Phys. Rev. Lett.*, 78(6):1186–1189, Feb 1997.
- [95] R. Srebro and P. Malladi. Stochastic resonance of the visually evoked potential. *Phys. Rev. E*, 59(3):2566–2570, Mar 1999.
- [96] R. B. Stein. A theoretical analysis of neuronal variability. *Biophys. J.*, 5:173–194, 1965.
- [97] U. Stelzl, U. Worm, M. Lalowski, C. Haenig, F. H. Brembeck, H. Goehler, M. Stroedicke, M. Zenkner, A. Schoenherr, S. Koeppen, J. Timm, S. Mintz-laff, C. Abraham, N. Bock, S. Kietzmann, A. Goedde, E. Toksoz, A. Droege, S. Krobitsch, B. Korn, W. Birchmeier, H. Lehrach, and E. E. Wanker. A human protein-protein interaction network: a resource for annotating the proteome. *Cell*, 122(6):830–2, 2005.
- [98] C.F. Stevens and A. Zador. Input synchrony and the irregular firing of cortical neurons. *Nature Neuroscience*, 3:210–217, 1998.
- [99] R. L. Stratonovich. *Topics in the Theory of Random Noise, Vol. I-II*. Gordon and Breach, New York, 1963,1967.
- [100] K. Szalisznyó, A. Longtin, and L. Maler. Altered sensory filtering and coding properties by synaptic dynamics in the electric sense. *Neurocomputing*, (in press), 2005.
- [101] R. D. Traub, R. K. S. Wong, R. Miles, and H. Michelson. A model of a CA3 hippocampal neuron incorporating voltage-clamp data on intrinsic conductances. *J Neurophysiol*, 66:635–650, 1991.
- [102] R.D. Traub, J.G.R. Jefferys, R. Miles, M.A. Whittington, and K. Tóth. A branching dendritic model of a rodent CA3 pyramidal neurone. *Journal of Physiology*, 481:79–95, 1994.

- [103] R.D. Traub and R. Miles. Pyramidal cell-to-inhibitory cell spike transduction explicable by active dendritic conductances in inhibitory cells. *Journal of Computational Neuroscience*, 2:291–298, 1995.
- [104] H. C. Tuckwell. *Stochastic Processes in Neurosciences*. Philadelphia:SIAM, 1989.
- [105] G. E. Uhlenbeck and L. S. Ornstein. On the theory of the brownian motion. *Phys. Rev.*, 36(5):823–841, Sep 1930.
- [106] JA. Varela, K. Sen, J. Gibson, J. Fost, LF. Abbott, and SB. Nelson. A quantitative description of short-term plasticity at excitatory synapses in layer 2/3 of rat primary visual cortex. *J Neurosci.*, 17(20):7926–40., 1997.
- [107] E.W. Weisstein. MathWorld – Generating function.  
<http://mathworld.wolfram.com/GeneratingFunction.html>.
- [108] K. Wiesenfeld and F. Jaramillo. Minireview of stochastic resonance. *Chaos*, 8:539–548, 1998.
- [109] K. Wiesenfeld, D. Pierson, E. Pantazelou, C. Dames, and F. Moss. Stochastic resonance on a circle. *Phys. Rev. Lett.*, 72(14):2125–2129, Apr 1994.
- [110] H.S. Wilf. *Generatingfunctionology*. Academic Press, London, 2<sup>nd</sup> edition, 1994, URL: <http://www.math.upenn.edu/~wilf/gfology.pdf>.
- [111] A. Zador. Impact of synaptic unreliability on the information transmitted by spiking neurons. *J Neurophysiol*, 79(3):1219–29, 1998.
- [112] L. Zálányi, F. Buzsáki, and P. Érdi. The effect of synaptic depression on stochastic resonance. *Neurocomputing*, 38-40:459–465, 2001.
- [113] L. Zálányi, G. Csárdi, T. Kiss, M. Lengyel, R. Warner, J. Tobochnik, and P. Érdi. Properties of a random attachment growing network. *Physical Review E*, 68:066104, 2003.

## **Mellékletek**

# NEURÁLIS ÉS NÖVEKVŐ HÁLÓZATOK STATISZTIKUS TULAJDONSÁGAI

Zalányi László

*Doktori értekezés, 2006*

MTA KFKI Rézecske- és Magfizikai Kutatóintézet, Biofizika Osztály  
Eötvös Loránd Tudományegyetem, Természettudományi Kar

## Összefoglaló

Dolgozatom I. részében a sztochasztikus rezonancia (SR) jelenségét vizsgáltam előrecsatolt idegsejt modellek (LIF) hálózatában a számítógépes idegtudomány és statisztika módszereinek felhasználásával. Először statisztikai vizsgálatokkal igazoltam, hogy a hálózatok sokaságának kimenete jól közelíthető inhomogén Poisson folyamattal (IPP), és így az SR jelenség vizsgálata az IPP  $\lambda(t)$  rátafüggvénye alapján végezhető. A sztochasztikus rezonancia jelenségében a zaj felerősítheti a gyenge jeleket. Megmutattam, hogy az előrecsatolt hálózatban a kimeneti jel-zaj arány függ a sejtek közötti csatolás erősségétől. Az alacsony intenzitású zajtartományokban az erős, a nagyobb intenzitású tartományokban a gyengébb csatolás az előnyös. Megmutattam, hogy az optimális csatolás értéke adott hálózat és zajintenzitás mellett elsősorban a kimeneti sejt refrakter periódusától függ, tehát a gerjesztő, küszöb alatti jel frekvenciájától és amplitúdójától széles tartományban jó közelítéssel független. A hálózat dinamikus csatolása alkalmas lehet az aktuálisan legjobb kapcsolaterősség adaptív beállítására. Megmutattam, hogy az idegsejtek kapcsolatait jellemző szinaptikus depresszió megtartja a sztochasztikus rezonancia jelenségét, és képes az eltérő igényű zajtartományokhoz hangolni a kapcsolaterősséget.

Dolgozatom II. részében egy növekvő hálózati modell statisztikus szerkezeti tulajdonságait elemeztem részben analitikus számításokkal, részben numerikus szimulációkkal. Megmutattam, hogy a csomópontok fokszámeloszlása exponenciális és a hálózat idővel stacioner állapotba jut. A hálózatban végtelen rendű fázisátalakulás figyelhető meg, melynek menetét a  $\delta$  kapcsolódási valószínűség és  $k$ , a kezdeti lehetséges partnerek száma határoznak meg. A fázisátalakulás kritikus értékére egzakt formulát adtam.

# STATISTICAL PROPERTIES OF NEURAL AND GROWING NETWORKS

László Zálányi

*Doctoral Dissertation, 2006*

Department of Biophysics, KFKI Research Institute for Particle and Nuclear Physics, Hungarian Academy of Sciences, Budapest, Hungary  
Faculty of Sciences, Eötvös Loránd University, Budapest, Hungary

## Summary

The I<sup>st</sup> part of this Dissertation deals with the examination of the phenomenon of stochastic resonance (SR) in a feed-forward LIF network using methods of computational neuroscience and statistics. First, by statistical methods I proved that the pooled output of statistically independent feed-forward networks can be well described as an inhomogeneous Poisson process (IPP) hence the analysis of SR can be performed based on the  $\lambda(t)$  rate function of the IPP. SR is a mechanism, where noise plays a beneficial role in amplifying weak signals. I showed that in the feed-forward network, the output signal-to-noise ratio (SNR) depends on the connection strength of the cells. The strong coupling has advantage when the noise intensity is low and vice-versa at higher noise the weak connection is beneficial. The optimal coupling depends strongly on the refractory period of the output cell at a given noise intensity and network structure, and independent in a wide regime of the amplitude and frequency of the forcing subthreshold signals. With dynamic connections between the cells the network can be able to adapt to the varying circumstances and adjust the coupling strength to the actually optimal value. It was shown that the synaptic depression, the characteristic property of neural connections keeps the phenomenon of SR and is able to tune the coupling strength to the desired value.

In the II<sup>nd</sup> part of this Dissertation I analyzed the statistical structural properties of a growing network model. It is shown that the degree distribution of the nodes is exponential and the network reaches stationary state. Infinite order phase transition can be observed in the network which is driven by  $\delta$  connection probability and  $k$  the number of possible partners at arrival. An exact formula is given for the position of phase transition.