

**T.C.
HACETTEPE ÜNİVERSİTESİ
SAĞLIK BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ**

**HİPOKAMPAL YER HÜCRELERİNE DAYANAN
PEKİŞTİRMELİ UZAYSAL ÖĞRENME:
ROBOTİK SİMÜLASYONLARI**

Ş. Utku YAVUZ

**Biyofizik Programı
YÜKSEK LİSANS TEZİ**

**TEZ DANIŞMANI
Yrd. Doç. Dr. Süha YAĞCIOĞLU**

**ANKARA
2006**

Sağlık Bilimleri Enstitüsü Müdürlüğüne;

Bu çalışma jürimiz tarafından Biyofizik Programı'nda Yüksek Lisans tezi olarak kabul edilmiştir.

Jüri Başkanı Prof. Dr. Pekcan UNGAN
(Hacettepe Üniversitesi)

Tez Danışmanı Yrd. Doç. Dr. Süha YAĞCIOĞLU
(Hacettepe Üniversitesi)

Üye Prof. Dr. Necla ÖZTÜRK
(Hacettepe Üniversitesi)

Üye Prof. Dr. Ferit PEHLİVAN
(Hacettepe Üniversitesi)

Üye Doç. Dr. Rezzan UTKUÇAL
(Hacettepe Üniversitesi)

ONAY

Bu tez, Sağlık Bilimleri Enstitüsü Yönetim Kurulu'nca belirlenen yukarıdaki jüri üyeleri tarafından uygun görülmüş ve Yönetim Kurulu'nun kararıyla kabul edilmiştir.

Prof. Dr. Hakan S. ORER
Enstitü Müdürü

TEŞEKKÜR

Bir arkadaş sıcaklığı ile tezin tüm aşamalarında yanımda bulunan, maddi ve manevi desteğini esirgemeyen sayın danışmanım Yrd. Doç. Dr. Süha YAĞCIOĞLU' na, biyofizik yüksek lisans eğitimimde bana ders veren, başta bölüm başkanımız Prof. Dr. Pekcan UNGAN olmak üzere tüm hocalarıma ve bana her konuda destek olan bölüm arkadaşlarıma teşekkürü bir borç bilirim.

Ş. Utku YAVUZ

ÖZET

Yavuz, Ş. U., Hipokampal yer hücrelerine dayanan pekiştirmeli uzaysal öğrenme: Robotik simülasyonları, Hacettepe Üniversitesi Sağlık Bilimleri Enstitüsü Biyofizik Programı Yüksek Lisans Tezi, Ankara, 2006. Hipokampus, yapılan uzun dönemli potansiyelizasyon (*long-term potentiation*), uzaysal öğrenme ve insan amnezi çalışmaları dolayısıyla son 35 yıldır beynin üzerinde en çok çalışma yapılan bölgelerinden biri haline gelmiştir. O'Keefe ve Dostrovsky tarafından 1971 (58) yılında sıçanlar ile yapılan hipokampal yer hücreleri çalışmaları, hipokampusun uzaysal öğrenmedeki rolü açısından geniş bir araştırma alanı yaratmıştır. O'Keefe ve Dostrovsky, özel olarak hazırlanmış arenada serbestçe dolaşan bir sıçanın hipokampusundaki CA1 ve CA3 bölgelerinden aldıkları kayıtlarda, bu bölgedeki piramidal hücrelerin çok büyük bir kısmının arenanın belli bölgelerine spesifik bir şekilde ateşleme yaptıklarını görmüşlerdir. Yer hücresi adı verilen bu hipokampal hücreler, sıçanın uzaysal konumunu kodlayan özel piramidal hücrelerdir. Yapılan fizyolojik çalışmaların ardından netleşen hipokampal yapı ile birlikte, O'Keefe ve Burgess (16, 17), Arleo ve Gerstner (6), Samsonovich ve McNaughton (70), Sharp (75) gibi araştırmacılar tarafından hipokampusun sayısal modelleme çalışmaları da yürütülmektedir. Bu çalışmada O'Keefe ve Burgess (16, 62) ile Arleo ve Gerstner' in (6) farklı zamanlarda yaptıkları modeller temel alınarak, bir sıçanın dikdörtgen bir alan içerisinde serbest dolaşması sonucu yer hücrelerinin bu alanı nasıl kodladığı tartışılmıştır. Ayrıca hipokampal yapı içerisindeki algılayıcı hücreler, entorhinal korteks, subikular korteks ve hedef hücreleri gibi birimlerin uzaysal öğrenmedeki fonksiyonları bir bilgisayar simülasyonu ile incelenmiştir. Buna ek olarak, simülasyonda tanımlanan sıçanın, hazırlanan alan içerisine konulan bir hedefe alan içerisinde herhangi bir noktadan ulaşma performansına model parametrelerinin etkisi irdelenmiştir. Bu tür modeller, klasik sinir ağı çalışmalarına alternatif olarak, gerçek bir beyin bölgesinin modellenmesi bakımından uzaysal öğrenme problemine daha gerçekçi bir çözüm getirmektedirler.

Anahtar Kelimeler: hipokampus, hipokampal model, pekiştirmeli öğrenme, uzaysal öğrenme

ABSTRACT

Yavuz, Ş. U., Reinforcement spatial learning base on hippocampal place cells: Robotic simulations, Hacettepe University, Institute of Health Science, MS thesis of Biophysics, Ankara, 2006 Hippocampus has become one of the most commonly studied regions of brain due to the long-term potentiation, spatial learning and human amnesia studies conducted in the last 35 years. The hippocampal place cell studies conducted on rats by O'Keefe and Dostrovsky (58) in 1971 has created a wide research area from the perspective of the role of hippocampus in spatial learning. Through records taken from the CA1 and CA3 regions in the hippocampus of a freely moving rat in a specially prepared arena, O'Keefe and Dostrovsky have observed that a vast majority of pyramidal cells in this region have specifically fired at the certain areas of the arena. These hippocampal cells, which are called place cells, are special pyramidal cells encoding the spatial position of the rat. Based on the hippocampal structure clasified as a result of the physiological studies, researchers including O'Keefe and Burgess (16, 17), Arleo and Gerstner (6), Samsonovich and McNaughton (70), and Sharp (75) have been conducting computational modeling studies on hippocampus. This study takes the models developed by O'Keefe, Burgess (16, 62) and Arleo, Gerstner (6) at different times as a basis, and discusses how the place cells encode the area while a rat freely scrolls in a rectangular area. This study further examines the functions of units in the hippocampal structure, such as perceptive cells, enthorhinal cortex, subicular cortex and goal cells, in spatial learning, through computer simulation. In addition, the study analyzes the effects of model parameters on the performance of the rat defined in the simulation, in accessing a target point from any given point in the specified area. Such models introduce a more realistic solution for the problem of spatial learning from the perspective of modeling a real neural network, as an alternative to traditional artificial neural network studies.

Keywords: hippocampus, hippocampal modeling, reinforcement learning, spatial learning

aileme ve eşime,

İÇİNDEKİLER

TEŞEKKÜR.....	İV
ÖZET	V
ABSTRACT	VI
İÇİNDEKİLER.....	VIII
SİMGELER VE KISALTMALAR	XI
ŞEKİLLER.....	XII
GİRİŞ	1
GENEL BİLGİLER.....	3
2.1 Yer Hücreleri ve Hipokampal Formasyonun Anatomisi.....	3
2.1.1 Hipokampal Formasyon.....	3
2.1.2 Entorhinal Korteks.....	6
2.1.3 Subikular Kompleks	8
2.1.4 Parietal Korteks	8
2.2 Yer Hücrelerinin Nörofizyolojik Özellikleri.....	9
2.2.1 CA3-CA1 Yer Hücreleri ve Ateşleme Alanlarının İncelenmesi	10
2.2.2 Subikular Yer Hücreleri ve Ateşleme Alanları	11
2.2.3 Entorhinal Yer Hücreleri ve Ateşleme Alanları	12
2.3 Anatomik Lezyon Verileri.....	12
2.4 Teta Sinyali ve Faz Kodlamaları.....	14
2.5 Hipokampal Sinaptik Plastisite.....	14
2.6 Hipokampal Ateşleme Alanı Belirleyicileri Nelerdir ?	15
2.6.1 Uzak İşaretlere Karşın Lokal İşaretler	16

2.6.2 Geometrik Belirleyiciler	16
2.6.3 İdiotetik Belirleyiciler.....	16
2.6.4 Arenaya Konan Engelin Ateşleme Alanı Üzerinde Yarattığı Değişim	17
2.6.6 <i>Latent</i> Uzaysal Öğrenme.....	17
2.6.7 Yer Hücrelerinin Uzaysal Olmayan İlişkileri	18
2.7 Hipokampus ve Uzaysal Öğrenme Modelleme Çalışmaları.....	18
2.7.1 N. Burgess, M. Recce ve J. O'Keefe (1994) (16)	22
2.7.2 N. Burgess, J. G. Donnett, K. J. Jeffrey ve J. O'Keefe (1997) (62).....	27
2.8 Yön Bulma Problemine Pekiştirmeli Öğrenme (Reinforcement Learning) Algoritması ile Yaklaşım	34
2.8.1 Pekiştirmeli Öğrenme	34
2.8.2 A. Arleo, W. Gerstner (2000) (6)	37
ARAÇLAR VE YÖNTEM	42
BULGULAR	44
4.1 Model 1	44
4.1.1 Algılayıcı Hücreler	44
4.1.2 Algılayıcı Hücreler ile Entorhinal Hücreler Arasındaki Bağlantılar....	46
4.1.3 Entorhinal Hücreler	46
4.1.4 Teta Sinyali ve Faz Kodlamaları	48
4.1.5 Yer Hücreleri ile Entorhinal Hücreler Arasındaki Bağlantılar ve Öğrenme	49
4.1.6 Yer Hücreleri.....	52
4.1.7 Ajanın Hareketleri	55
4.1.8 Yer Hücreleri ile Hedef Hücreleri Arasındaki Bağlantılar	58
4.1.9 Hedef Hücreleri	59
4.1.10 Modelde Başarım.....	64
4.2 Model 2	67
4.2.1 Algılayıcı Hücreler ve İşaretlerin Dizilimi	68

4.2.2 EH' ler ile Algılayıcı Hücreler Arasındaki Bağlantılar ve EH ateşleme Hızının Hesaplanması	69
4.2.3 Entorhinal Hücrelerin Ateşleme Fazları	71
4.2.4 EH' ler ile YH' leri Arasındaki Bağlantılar ve Yenilenme Kuralı.....	71
4.2.5 Yer Hücre Ateşleme Hızlarının Hesaplanması ve Ateşleme Alanları..	71
4.2.6 Subikular Hücreler (SH)	72
4.2.7 Hedef Hücreler (HH) ve Navigasyon	74
4.2.8 Modelde Başarım.....	77
4.3 Model 3	78
4.3.1 Hedef Hücreleri ve Ateşleme Alanlarının Oluşması	78
4.3.2 Popülasyon Vektörü.....	80
4.3.3 Modelde Başarım.....	81
TARTIŞMA	83
SONUÇ VE ÖNERİLER.....	91
KAYNAKLAR.....	93

SİMGELER ve KISALTMALAR

ADN	Anterodorsal thalamic nucleus
CA	Cornu Ammonis
dEC	deep Entorhinal Cortex
DG	Dentate Gyrus
EC	Entorhinal Cortex
EEG	Elektroensefalografi
EH	Entorhinal Hücre
HH	Hedef Hücresi
LDN	Lateradorsal Nuclei
LEC	Lateral Entorhinal Cortex
LMN	Lateral Mammillary Nuclei
LPN	Lateraposterior Nuclei
LTP	Long-Term Potentiation
MEC	Medial Entorhinal Cortex
NMDA	N-methyl-D-aspartate
paHI	Parahipokampal Cortex
paSC	Parasubiculum
peRH	Perirhinal Cortex
poSC	Postsubiculum
PP	Posterior Parietal Cortex
prSC	Presubiculum
SC	Subiculum
sEC	Superficial Entorhinal Cortex
SH	Subikular Hücre
VTA	Ventral Tegmental Area
YH	Yer Hücresi

ŞEKİLLER

	Sayfa
2.1 Hipokampal formasyon ve neokortikal bölgeler arasındaki bağlantılar	4
2.2 Hipokampal formasyonun içsel döngüsü	5
2.3 EC' nin katmanlarına gelen ve giden bağlantılar	7
2.4 Uzaysal öğrenme çalışmalarında kullanılan özel alanlar	9
2.5 Kare bir alan içerisinde serbest şekilde hareket eden sıçanın CA1-CA3 bölgelerindeki yer hücrelerinden kaydedilmiş ateşleme alanları	10
2.6 P. E. Sharp' ın 1991 de yayınladığı çalışmanın model algoritmasının blok diyagramı	19
2.7 Wan, Redish ve Touretzky modelinin blok diyagramı	20
2.8 Burgess, Recce ve O'Keefe' nin 1994 yılında yayınladıkları modelin akış diyagramı	24
2.9 α açısının hesaplanma gösterimi	25
2.10 K-Team tarafından üretilen robot Alice	28
2.11 Modelin akış diyagramı	28
2.12 Dört yönü temsil eden hedef hücrelerinin konik şekilleri ve hedef etrafındaki yerleşimleri	32
2.13 Modelin performansı	33
2.14 Farklı boyutlu alanlardaki EH (EC) ve YH (PC) ateşleme alanları	34
2.15 Pekiştirmeli öğrenmede ajan ortam ilişkisi	35
2.16 YH birimleri ile hareket hücreleri arasındaki sinaptik bağlantılar	38
2.17 Model performansı	40
a) Ajanın öğrendiği hedef bölgesine ulaşma performansı	
b) Popülasyon vektörü haritası	
2.18 İki hedefli alanda model performansı	41
a) Arenaya yerleştirilen iki farklı hedef	
b) T_1 ' e ait popülasyon vektör haritası	
c) Robot, T_1 hedefine odaklanmış iken T_2 hedefinin öğrenildiği popülasyon vektör haritası	
d) T_2 ' ye ait popülasyon vektör haritası	
4.1 Algılayıcı hücre cevap eğrileri	45

	Sayfa
4.2 Bir entorhinal hücrenin, ajanın konum fonksiyona bağlı ateşleme hızı grafiği	47
4.3 Entorhinal hücre ateşleme alanları	48
4.4 Adım sayısına karşılık EH' ler ile YH' leri arasındaki ağırlık değeri 0 dan 1' e geçen bağlantıların sayısı karşılaştırılması	51
4.5 51. YH' sine bağlanan EH' ler	52
4.6 İlk 20 yer hücrelerine ait ateşleme alanları	54
4.7 YH ateşleme alanlarının tepe noktaları	55
4.8 Ajanın bir sonraki yönünün belirlenişi	56
4.9 Ajanın alandaki ilk yüz adımı	56
4.10 Ajanın duvarlardan uzaklaşma hareketi	57
4.11 Ajanın alan içersinde attığı 6000 adım sonrasında geçtiği yollar	58
4.12 Hedef hücre ateşleme alanları	60
4.13 Hedef hücre ateşleme alanlarının hedef etrafındaki dizilimi	61
4.14 Hedef hücre ateşleme alan farkları	62
4.15 Popülasyon vektörünün belirlenmesi	63
4.16 Ajanın nevigasyonu	65
4.17 Hedef 6 farklı noktada iken ajanın 3 cm aralıklarla değişik noktalardaki yönelimleri	66
4.18 Modelin akış diyagramı	67
4.19 150X150 cm ² boyutlarındaki alana yerleştirilen işaretler	68
4.20 İkinci işarete ait 15 algılayıcı hücrenin cevap eğrileri	69
4.21 EH' lere ait ateşleme alanları.	70
4.22 YH' lerinin ilk 4' üne ait ateşleme alanları	72
4.23 İlk 9 SH' ye ait ateşleme alanları	73
4.24 YH (a) ve SH (b) ateşleme alanlarının maksimumları	74
4.25 Sekiz HH' sine ait ateşleme alanları	75
4.26 150X150 cm ² boyutlarındaki alanda 3 cm aralıklı noktalarda oluşan popülasyon vektörlerinin haritası	76
4.27 Ajanın farklı noktalardan hedefe ulaşımı	77

	Sayfa
4.28 Oluşturulan YH ateşleme alanlarının maksimumlarının %99' una eşit kontur çizgileri	78
4.29 Hedef hücrelerine ait ateşleme alanlarının kontur çizgileri.	79
4.30 HH ateşleme alanlarının hedef etrafındaki yerleşimi	80
4.31 Popülasyon vektör haritası	81
4.32 Farklı noktalardan ajanın navigasyonu	82
5.1 Aynı yer hücresine ait iki farklı standart sapmadaki ateşleme alanları	83
5.2 Dokuzyüz EH içerisinde seçilmiş 4' ünün ateşleme alanlarının 3 boyutlu çizimleri	85
5.3 Alan içerisinde, 900 yer hücresinin ateşleme alanlarının maksimumları	86
5.4 Ajanın hareketine momentumun etkisi	88
5.5 Alanda, 4 işaret bulunması durumunda popülasyon vektör haritası	89

GİRİŞ

İlk olarak 1940' lı yılların başlarında McCulloch ve Pitts tarafından yapılan sinir ağının matematiksel modelleme çalışmaları ve ardından Hebb tarafından 1949 yılında yayınlanan “*The Organization of Behavior*” kitabında ortaya koyduğu sinaptik bağlantıların yenilenmesi ile gerçekleşen öğrenme mekanizması, sonrasında geliştirilen yapay sinir ağı algoritmalarına ve günümüzde yapılan yapay zeka çalışmalarına temel oluşturmuştur (36). Artık çağımızın en popüler araştırma konularından biri haline gelmiş olan yapay zeka çalışmaları, insan davranışlarını en gerçekçi şekilde taklit edebilecek robotlar geliştirme yarışına girmiştir. Bu süreç içerisinde, görsel, işitsel ve uzaysal idrak problemleri üzerinde sıklıkla durulan davranış biçimleri olmuştur.

Bu tez çalışmasında da bu problemlerden biri olan uzaysal idrak davranışının taklit edilmesi üzerinde çalışılmıştır. Canlıların uzay içerisinde yön bulma (*navigation*) ve içinde bulundukları uzayı öğrenme davranışlarının karmaşık problemler olmasından dolayı klasik yapay sinir ağı algoritmaları bu problemin çözümünde başarılı olamamışlardır. Bu yüzden, araştırmacılar uzaysal idrak problemine disiplinler arası bir yaklaşım getirmişlerdir. İlk kez O’Keefe ve Dostrovsky’ nin 1971 yılında yayınladıkları makalede (58) hipokampus ve hipokampusun CA1 ve CA3 bölgelerinde yer alan piramidal hücrelerin uzaysal kodlama fonksiyonlarını ortaya koymasının ardından, hipokampus ve hipokampal yapı ile ilgili fizyolojik çalışmalar hız kazanmış, bu çalışmalar sonunda hipokampusun uzaysal kodlama mekanizması ana hatları ile ortaya çıkmıştır (1, 2, 3, 4, 44, 93). Özellikle anatomik ve lezyon çalışmaları uzaysal kodlama mekanizması içerisinde yer alan beyin bölgelerinin ve hipokampal yapı içerisindeki sinaptik bağlantıların ortaya çıkmasında büyük rol oynamıştır (1, 2, 3, 40, 48, 52, 54, 63). Ayrıca sıçanların hipokampal yer hücrelerinden alınan hücre içi (intraselüler) kayıtlar, yer hücrelerinin sıçanın konumuna bağlı olarak nasıl ateşleme yaptığı ve yer hücre popülasyonlarının sıçanın içinde bulunduğu alanı nasıl kodladığı sorularına cevap getirmiştir (29, 46, 56, 58, 59, 60, 91, 76). Öte yandan tüm bu fizyolojik ve anatomik verilerin ışığında, hipokampus ve uzaysal modelleme çalışmaları başlamış ve günümüzde de disiplinler arası bir bilim olarak popülerliği gün geçtikçe artan *biyometrik* çalışmalarına dahil olmuştur.

Hipokampus ve uzaysal öğrenme modelleri, iki ana amaç doğrultusunda ilerlemektedir. Birincisi, idiotetik (içsel, harekete bağlı duyu) ve allotetik (dış ortamdaki işaretlere bağlı duyu) girdilerin yer hücreleri tarafından yorumlanarak bunların uzaysal kodlara dönüştürülmesi, yani ajanın içinde bulunduğu alana dair bir temsilin yer hücreleri tarafından oluşturulmasındaki algoritmanın ve bu kodlamalara etki eden parametrelerin incelenmesidir (16, 62, 72, 75). İkinci ise, yer hücre kodlamalarının ajanın alan içerisindeki bir noktaya (hedefe) ulaşmasında nasıl kullanıldığının irdelenmesi ve bunun robotik uygulamalarda kullanılmasıdır (6, 16, 18, 79, 82).

Bu tez çalışmasında hipokampus ve uzaysal öğrenme modelleme çalışmalarından oluşan literatürün üç temel çalışması irdelenerek, modeller tekrardan oluşturulmuş ve MatLab programlama ortamında robotik simülasyonları gerçekleştirilerek, çeşitli parametrelerin ajan navigasyonuna ve yer hücre kodlamalarına etkileri incelenmiştir.

Bu tez çalışmasının temel amacı, güçlü fizyolojik temellere dayanarak, uzaysal öğrenme problemine biyomimetik bir çözüm getiren bu modelleri ayrıntılı bir biçimde irdelemek, modelleri gerçekleştiren araştırmacıların yazdıkları makalelerde ayrıntılı biçimde irdileyemedikleri parametreleri ele alarak bunları detaylı bir biçimde incelemek ve açıklamalar getirmektir. Tezin motivasyonu, hipokampal yer hücrelerine dayalı uzaysal öğrenme üzerine benzer bir çalışmanın daha önce Türkiye’deki araştırmacılar tarafından yapılmamış olmasıdır. Bu tez çalışmasının, gelecekte konu ile ilgilenen insanlara ve çalışmanın geliştirilmesi açısından bir giriş özelliği taşıması umulmaktadır.

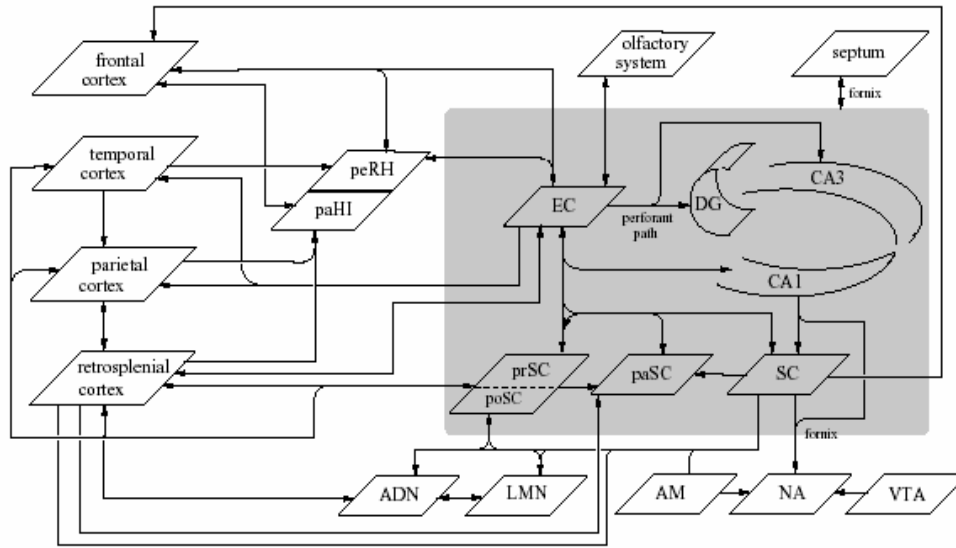
GENEL BİLGİLER

Yer hücreleri, hayvanların bulundukları konum ile ilişkili olarak ateşleme aktivitesi gösteren özel nöronlar dır. Başka bir deęişle, her yer hücresinin, hayvanın bulunduğu alan içerisinde aktif olduęu bir nokta vardır (16). O’Keefe ve Dostrovsky’ nin 1971 yılında keşfettięi yer hücresi adı verilen bu özel görevli piramidal hücreler hipokampusun ağırlıklı olarak CA1 ve CA3 bölgelerinde bulunmaktadır (58, 59).

2.1 Yer Hücreleri ve Hipokampal Formasyonun Anatomisi

2.1.1 Hipokampal Formasyon

Lokasyona duyarlı nöronlara ait kayıtlar, serbest hareketli bir sıçanın (*rat*) beynindeki řu bölgelerden alınmıştır: i) *hippocampus proper*, ii) *dentate gyrus*, iii) *medial entorhinal korteks* iv) *subikulum* ve v) *parasubikulum* (46, 60, 67, 73, 76). Bütün bu bölgelerdeki nöronlar arasında uzaysal korelasyon bulunsa da, nörofizyolojik özellikleri farklı olan bu nöronların ateşlemeleri her zaman aynı etkenlere baęlı değildir. Yer hücrelerinin bu bölümlerdeki görevleri ve aralarındaki baęlantılar uzaysal (*spatial*) öğrenmenin mimarisini oluşturmaktadır. Hipokampal formasyon içerisindeki bölümlerin fonksiyonlarının basit bir şekilde anlaşılabilmesi için bölümler arasındaki anatomik baęlantılar şematik bir şekilde incelenebilir (Şekil 2.1).



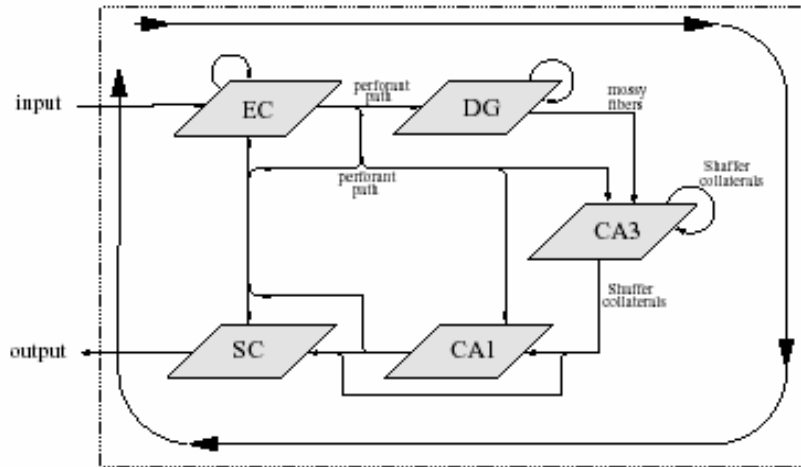
Şekil 2.1: Hipokampal formasyon ve neokortikal bölgeler arasındaki bağlantılar. Koyu renkle taralı bölge hipokampal formasyonu göstermektedir. EC entorhinal korteks, DG dentate gyrus, SC subikulum, paSC parasubikulum, prSC presubikulum, poSC postsubikulum, peRH perirhinal korteks, paHI parahipokampal korteks, ADN anterodorsal talamik nukleus, LMN lateral mammillary nuklei, VTA ventral tegmental alandır. Ters C şeklindeki alan hipokampusu göstermektedir. Hipokampus CA1-CA3 alanlarını içermektedir (5).

Kemirgenlerdeki hipokampal formasyon, orta beyinde, serebral yarım kürelerde ve talamusun komşuluğunda geniş bir alan kaplamaktadır. 1970'lerin başında hipokampal anatomik organizasyonunun, hipokampal eksen boyunca yığılmış dilimler şeklinde tabakalı bir yapıya sahip olduğu anlaşılmıştır (1, 4). Bu tabakalı yapıda işlemler yatay eksen boyunca yürütülmektedir. Hipokampal formasyon; hipokampusu, entorhinal korteksi (EC), parasubikulum (paSC) ve presubikulumu (prSC) ve bunun dorsal kısmı postsubikulumu (poSC) kapsamaktadır. Hipokampus ise karşılıklı iki C harfine benzeyen yapıda, *dentate gyrus*, *hippocampus proper* (veya *cornu ammonis* CA) adı verilen yapıları içermektedir. CA dört alt bölümden oluşmaktadır CA1, CA2, CA3 ve CA4, fakat en çok ayırt edilenleri CA1 ve CA3 alt bölümleridir (1).

Hipokampal aferentler: Sisteme iki ana giriş bağlanır. Neokortikal alandan gelen sinyaller EC üzerinde toplanır ve buradan *perforant* bağlantı yolları ile hipokampusa yansıtılır. Bu sinyaller en fazla *unimodal* ve *multimodal* asosiyasyon

alanlarından gelmektedir. Sonuç olarak hipokampus yüksek derecede işlenmiş algısal sinyallerin geldiği bir merkezdir (69). Subkortikal alandan gelen girişler forniks fiber grupları aracılığı ile hipokampusa ulaşır. Talamus, hipotalamus, beyin sapı ve amigdaladan gelen sinyallerin uyarıcı, duygusal ve otonomik olduğu düşünülmektedir. Septal bölgeden gelen subkortikal kolinerjik ve GABA-erjik girişlerin hipokampal aktivite gruplarını modüle ettiği ve hipokampal teta ritmini üretmek ile görevli olduğu öne sürülmektedir (5).

Şekil 2.1’ de koyu tonda işaretlenmiş alan, hipokampal formasyonun blok diyagramını göstermektedir. Neokortikal girişlerin hipokampal formasyon içindeki yayılımı şu şekildedir: i) İlk adım olarak neokortikal alandan gelen yüksek derecede işlenmiş bilgiler entorhinal kortekse ulaşırlar. Bu bilgiler perforant bağlantılar yolu ile DG granül hücrelere, ardından CA3 ve CA1 hücrelerine ve oradan subikular hücrelere iletilir. Ayrıca EC’ nin kendine dönük bir bağlantısı da vardır. ii) *Dentate gyrus*, *mossy* lifler aracılığı ile CA3’e eferentler gönderir. DG’ den CA3’ e olan sinaptik bağlantılar çok seçicidir. Her granül hücre yaklaşık 14 piramidal hücreye bağlanır (3). Ayrıca DG kendi içinde bir bağlantıya da sahiptir. iii) CA3 piramidal hücreleri *shaffer* paralelleri ile CA1 ve subikular hücrelere bağlanır. iv) Subikular hücrelerde de olduğu gibi CA1 hücreleri çıktılarını ‘*angular bundle*’ lar aracılığı ile EC’ ye yollarlar (2, 5). v) Bunun yanında SC çıktıları da EC’ ye yönelir (Şekil 2.2).



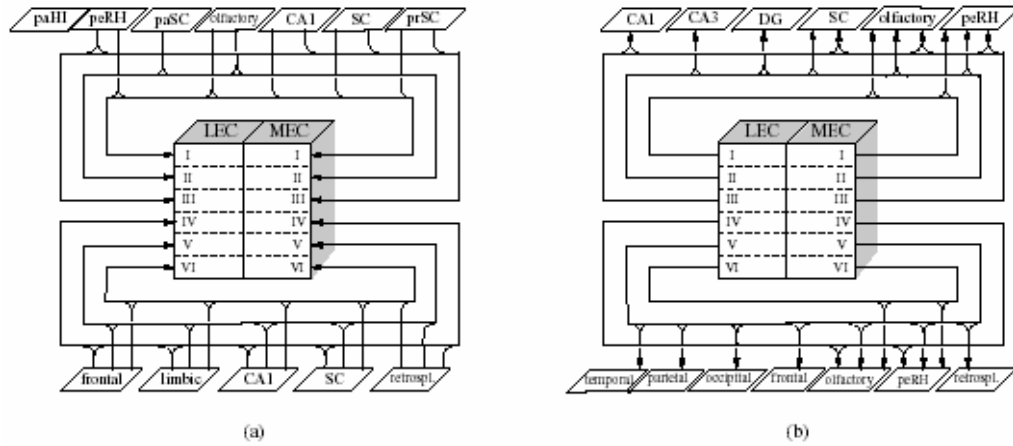
Şekil 2.2: Hipokampal formasyonun içsel döngüsü (5)

Hipokampal eferentler: Subikulum, hipokampal formasyonun ana çıktısını şekillendirir (bununla birlikte CA1 ve CA3 bölgeler de, subkortikal alana direkt çıktı gönderirler) (1, 93). Yetmişlerin ortalarına kadar hipokampal çıktılarının forniksler tarafından taşındığına inanılıyordu. Fakat son çalışmalar göstermiştir ki, hipokampal çıktılarının taşınmasındaki ana yol EC' in derin katmanlarına gelen (dEC) non-fornikal projeksiyonlardan ibarettir. Bilgi dEC' den kortikal alanın ilgili bölgelerine gönderilir (5, 93).

2.1.2 Entorhinal Korteks

Entorhinal korteks, yüzeysel (I, II ve III) ve derin katmanlar (IV, V ve VI) olarak bölünmüş, altı katmanlı bir yapıdır (Şekil 2.3). Sıçanlarda entorhinal korteks, serebral yarımkürenin posteriyorunda bulunur ve lateral ve medyal bölgeleri LEC ve MEC olarak ayırır (1, 93).

EK kortikal aferentleri: Daha önce bahsettiğimiz gibi entorhinal bölge hipokampal oluşumun kortekse açılan kapısıdır. Bu bağlamda, entorhinal bölge neokorteks' den duyuşsal bilgileri alır ve bu bilgileri perforant yollar aracılığı ile hipokampal formasyona aktarır. EC' ye gelen kortikal aferentler, yüzeysel ve derin bölgelerin her ikisine de ulaşır. Bu aferentler ile gelen ana giriş bilgisi ardından hipokampusa gönderilmek üzere EC tarafından şekillendirilir. sEC' e gelen bir yüksek kortikal girdinin yolu perirhinal (peRH) ve parahipokampal (paHI) korteksler üzerinden geçer. Bu aferentler EC' nin LEC ve MEC kısımlarının I ve III katmanlarına dağılırlar. Perirhinal ve parahipokampal korteksler, bilgiyi çoğunlukla, parietal, temporal, frontal, retrosplenial korteksler ve asosiyasyon alanlarından taşırlar. sEC' ye başka bir belirgin giriş ise olfaktör sistemdendir. Bu giriş LEC ve MEC' in I ve II katmanlarını etkiler. Derin entorhinal korteks, kortikal aferentleri limbik sistem, retrosplenial korteks ve frontal korteksten alır (Şekil 2.3 a) (1, 41, 93).



Şekil 2.3: EC' in katmanlarına gelen ve giden bağlantılar. LEC lateral entorhinal korteksi, MEC medial entorhinal korteksi göstermektedir (5)

EC kortikal eferentleri: Entorhinal korteks öncelikle, perirhinal (peRH), infralimbik, prelimbik, orbitofrontal ve olfaktör kortekslere bağlanır. İkincil olarak EC bağlantıları temporal, frontal, retrosplenial, oksipital ve parietal alanlara ulaşır (Şekil 2.3 b). Nöroanatomik çalışmalar, temporal, frontal, oksipital, retrosplenial ve parietal bölgelere gelen bağlantıların EC' in V' inci katmanından çıktığına işaret etmektedir. peRH' a gelen eferentler, katmanların tamamından çıkmaktadır. Fakat dominant katmanlar EC' deki LEC bölgesinin II ve III' üncü katmanlarıdır. Olfaktör oluşuma gelen girişler için de durum benzerdir. EC' nin *rostral* ve *caudal* kısımlarındaki III ve V katmanlarından gelen girişler dominant olsa da olfaktör oluşum EC' nin bütün katmanlarından giriş alır. Sonuç olarak, EC' in bütün katmanları prelimbik ve infralimbik korteks'lere bağlanır, V ve VI katmanları ile prelimbik hedeflere uzantı oluşturur, III' üncü katman ise infralimbik alandan gelen eferent kaynakları toplamaktadır (39, 41, 44).

EC hipokampal aferentleri: Eski çalışmalar EC' nin CA1 yanında CA3 yoluyla da hipokampal proper ile bağlantısının olduğu hipotezini savunmaktaydı (85), fakat daha sonraki çalışmalar bu hipotezi çürütürerek EC' nin I ve III. katmanlarının hipokampal proper' a yalnızca CA1 yolu ile bağlandığını göstermiştir (1). Bunun yanında subikulumdan da EC' nin I ve III. katmanlarına bağlantılar vardır. sEC' e önemli girişlerden biri de presubikular ve parasubikular kortekslerden gelmektedir.

Presubikular aferentler MEC' in I ve III katmanlarında sonlanırken, parasubikular girişler LEC ve MEC' in her ikisinin de II' inci katmanlarına ulaşır (5, 93).

EC hipokampal eferentler: EC hipokampus'a perforant yollar ile bağlanır. Özellikle perforant bağlantılar EC' in yüzey katmanları olan II ve III numaralı katmanlardan gelir. II numaralı katman başlıca *dentate gyrus* ve CA3'ü sarmalar, fakat subikulum' a da kollateral bağlantılar yapar. III' üncü katman ise baskın olarak CA1 ve subikulum' a bağlanır. Elektro-fizyolojik veriler, sEC' in DG üzerine olan etkisinin, CA1 ve CA3 üzerine olan etkisi kadar güçlü olduğunu göstermiştir (5, 67).

2.1.3 Subikular Kompleks

Subikulum (SC), presubikulum (prSC) ve parasubikulum (paSC) denilen üç temel alt bölgeden oluşur.

Subikular aferentler: SC baskın olarak, CA1 ve sEC' den aferentler alır. Presubikulum' a (prSC) aferentler; subikulum, posterior parietal, temporal, retrosplenial kortekslerden ve anterodorsal talamik nukleus, laterodorsal talamik nukleus ve lateral mammillari nuclei'den gelir. Parasubikulum'a (paSC) ise bağlantılar subiculum, presubiculum ve retrosplenial korteksten gelmektedir (1, 93).

Subikulum eferentler: prSC ve paSC EC' in II ve III numaralı katmanlarına bağlanır. SC ise, LEC ve MEC' in her ikisine, prSC, paSC, medial prefrontal korteks, retrosplenial korteks, septal kompleks, nukleus akumbens (NA), mammillary nuklei, amigdala (AM), hipotalamus ve talamik nuklei' ye bağlanır (1, 93).

2.1.4 Parietal Korteks

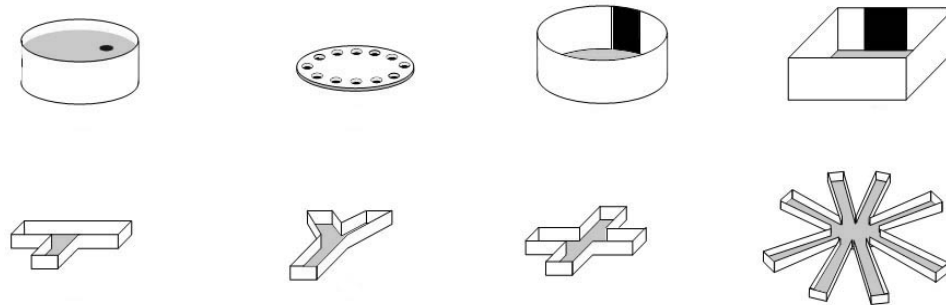
Parietal korteks (özellikle posterior bölgesi) yersel algılamada önemli bir rol oynar ve hipokampal formasyon ile güçlü bir bağı vardır. Parietal-hipokampal etkileşimi ile ilgili hipotezlerden biri şu şekildedir: Farklı reseptörlerden gelen (göz vb.) egosentirik sinyaller algı korteksleri yolu ile parietal loplara ulaşır. Daha sonra bu çok yönlü egosentirik sinyaller, allosentirik yersel referans yapılarına dönüşeceği hipokampal formasyona yönelirler. Bu hipoteze göre parietal korteks ve hipokampus uzaysal bir işlemi, işlemin egosentirik ve allosentirik bileşenlerini adresleyerek ortaklaşa gerçekleştirirler (5).

Parietal aferentler: Posterior parietal korteks (PP) *multimodel* allosentirik sinyalleri (görsel, işitsel, somatosensör vb.) ve onun kadar *multimodel* idiohetik bilgileri (vestibular, *proprioceptive*, göz-pozisyonu ve göz-hızı sinyalleri vb.) birleştirir. Gerçekten de PP, algısal-motor, görsel ve somatosensör alanlardan kortikal girdiler alır. Ayrıca, PP posterior *cingulate* korteks (retrosplenial korteks), temporal korteks, parasubikulum, postsubikulum, laterodorsal (LDN) ve lateroposterior (LPN) talamik çekirdeklerden bağlantı alır. Hipokampal formasyon ise entorhinal korteks yolu ile parietal lopa bağlanır (5).

Parietal eferentler: Posterior parietal korteks, posterior *cingulate* korteks, parasubikulum ve superior kollikulus' a yönelir. Sonuç olarak, PP ile hipokampal formasyon arasındaki etkileşim, PP' den direk giriş alan ve EC' e yönelen, perirhinal ve parahipokampal (postrhinal) korteksler yolu ile olur (21).

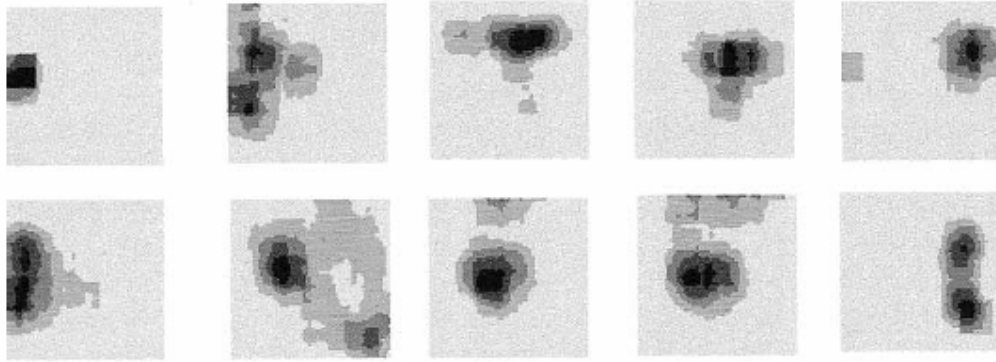
2.2 Yer Hücrelerinin Nörofizyolojik Özellikleri

Hipokampal yer hücreleri üzerinde yapılan davranışsal, nörofizyolojik ve nöroanatomik çalışmaların amacı, uzaysal kodlama özelliklerinin, yani duyuşsal bilgilerin oluşturduğu uzaysal girdilerin nasıl uzaysal kodlara dönüştüğünü anlamaktır. Bunun yanında uzaysal değişimlerin hipokampal temsil üzerindeki etkilerinin belirlenmesi, davranışlardaki çevresel belirleyicilerin araştırılması, lezyon deneyleri ile anatomik bölgelerin özel fonksiyonlarının belirlenmesi de yer hücre araştırmalarının odağını oluşturmaktadır. Bu çalışmalar sırasında birçok farklı çevre kurgusu kullanılmaktadır (Şekil 2.4). Su labirenti, kare ve dairesel açık alan arenaları, T, Y ve + şekillerinde labirentler, dairesel kollu labirentler literatürde sıkça kullanılan arenalardır (32, 42, 48, 50, 52, 54, 55, 56, 60, 74, 91, 95).



Şekil 2.4: Uzaysal öğrenme çalışmalarında kullanılan özel alanlar

Nörofizyolojik çalışmaların içerisinde ele alınan diğer bir konu ise yer hücrelerine ait ateşleme alanlarıdır (*place field*). Ateşleme alanları her bir yer hücresinin alan içerisindeki aktivitelerinin tamamını temsil eden bir alandır. Örneğin $r_i(\mathbf{p})$, sıçanın o anki pozisyonun bir fonksiyonu olan herhangi bir yer hücresinin ateşleme hızı olsun. Sıçan ilk kez girdiği alanda dolaşırken oluşan i yer hücresinin ateşleme frekans dağılımı iki boyutlu bir gauss yüzeyi oluşturmaktadır. Bu iki boyutlu gauss dağılımının ortalaması, ateşleme alanının $\mathbf{p}_i$ konumundaki formunun tepesini belirler ve yavaşça sınırlara doğru azalarak tüm yönlerde yayılır (Şekil 2.5), (58, 59). Yer hücre ateşleme alanları bir sonucu olarak tüm alanı yoğun ve düzenli bir şekilde kaplama eğilimindedirler. Bu durumda tam bir uzay kodlaması, tek bir hücre ile değil hücrelerin toplu haldeki ateşleme aktivitelerinden oluşur. Uzaysal konum, yer hücrelerinin popülasyon vektörleri ile belirlenmektedir (29, 56, 91).



Şekil 2.5: Kare bir alan içerisinde serbest şekilde hareket eden sıçanın CA1-CA3 bölgelerindeki yer hücrelerinden kaydedilmiş ateşleme alanları (19).

2.2.1 CA3-CA1 Yer Hücreleri ve Ateşleme Alanlarının İncelenmesi

Ateşleme alan şekilleri: Tipik bir ateşleme alanı kabaca, iki boyutlu ve tek tepeli bir Gauss yüzeyine benzetilebilir. Bununla beraber, hücrelerin kenar bölgelerdeki kodlamalarında, ateşleme alanı hilal şeklinde, arena duvarını sarmalar (56). Yer hücreleri bir arenada birden fazla tepesi olan ateşleme alanı da gösterebilir (46, 60).

Ateşleme alanlarının öğrenme hızı: Bir ateşleme alanının, yeni bir çevre içerisinde oluşması gerçekte kısa zaman alır. Geçmişteki çalışmalar, yer hücre ateşleme alanlarının oluşumunda tekrarın bir öneminin olmadığı görüşünü

savunmaktaydılar (37). Fakat son çalışmalarda, sıçanın 10 ila 30 dakika arasında alanı dolaşmasının ateşleme alanlarının daha kararlı olabilmesi için gerekli olduğu görülmüştür. Ayrıca bu çalışmalarda bazı hücrelerin ateşleme alanlarını diğerlerine göre daha hızlı geliştirdiklerini de göstermiştir (91).

Ateşleme alanı yön ilişkisi: Bazı deneysel çalışmalar, iki boyutlu açık bir alanda rastgele hareket eden bir sıçanın yer hücre aktivitelerinin yönden bağımsız olduğunu göstermiştir (46, 57). Fakat literatürde, doğrusal bir rotada ilerleyen sıçanda (artı, dikdörtgen, dairesel kol biçimli labirentler gibi), yer hücrelerine ait ateşleme alanlarının yöne bağlı olduğunu gösteren çalışmalar da bulunmaktadır (46, 50).

Ateşleme alanı dağılımı ve nöral topoloji arasındaki ilişki: CA3-CA1 bölgelerindeki yer hücrelerine ait ateşleme alanları, alan farkı gözetmeden potansiyelleri ile bağlantılı olarak bütün çevreyi düzenli bir biçimde kaplama eğilimindedir. Deneysel bulgular göstermiştir ki bir yer hücresi çevrenin birden çok yerinde ateşleme alanına sahip olabilir fakat tamamında ateşleme alanına sahip olamaz. CA3-CA1 yer hücreleri topolojik olarak organize olmazlar, yani yer hücrelerinin anatomik dizilimi ile ateşleme alanlarının alan içerisindeki topolojileri arasında bir bağlantı yoktur (55). Bu şu anlama gelmektedir i ve j yer hücreleri alan içerisinde p_i ve p_j komşu noktalarını kodlamak zorunda değildirler.

Uyku boyunca tekrarlanan yer kodları: Uyku boyunca alınan hipokampal hücre kayıtları göstermiştir ki: i) son dönem aktif olan yer hücrelerinin, uyku durumu boyunca diğer yer hücrelerine oranla daha aktif durumdadırlar (65). ii) son dolaşılan alanda aynı ateşleme alanında çakışan yer hücreleri uyku sırasında birbiri ile ilişkili olarak yeniden aktivasyon gösterirler (92).

2.2.2 Subikular Yer Hücreleri ve Ateşleme Alanları

CA3-CA1 yer hücrelerine karşın SC' e ait yer hücreleri farklı ortamlarda şekil olarak birbirlerine benzer ateşleme alanlarına sahiptirler. Farklı geometrilere sahip iki arenada (örneğin dikdörtgen ve dairesel), farklı görsel izlere sahip olmaları koşulu ile (örneğin farklı duvar renkleri), SC' e ait bir yer hücresinden alınan kayıtlar benzer ateşleme alanları göstermiştir (76, 78). Örneğin, i dairesel alanın doğu duvarına yakın p_i^1 noktasını kodlamış ise, yine i hücresi kare alanın doğu duvarı yanında bir nota olan p_i^2 de maksimum cevap vermektedir. Farklı büyüklükteki iki

kare ortamda kayıt alındığında, SC' e ait *i* hücresi, benzer ateşleme serileri gösterme eğilimindedirler fakat ateşleme alanları, içinde bulundukları alanın boyutlarına uygun olarak genişleyip daralırlar (78).

SC hücreleri, hipokampal yer hücrelerine oranla daha geniş ateşleme alanlarına sahiptirler. Buna ek olarak SC hücreleri, CA3-CA1 yer hücrelerinden farklı olarak yönsel durumlara da tepki verirler (78). Subikular hücre aktivitesinin *idiothetic (self-motion)* hareket bilgisi ile modüle edilebildiği de bilinir (66).

2.2.3 Entorhinal Yer Hücreleri ve Ateşleme Alanları

EC deki yersel seçiciliği olan hücrelerden alınan mevcut nörofizyolojik bilgiler, medyal entorhinal korteksin yüzey katmanından alınan verilere dayanmaktadır. Kendi aktif oldukları alanlarının dışında zayıf ateşleme frekansı veren CA3-CA1 yersel hücrelerinin aksine, entorhinal hücreler tüm alanda göreceli olarak hızlı ateşleme eğilimindedir, fakat ateşleme aktiviteleri yalnızca bir bölgede maksimumdur. CA3-CA1 temsilindeki gibi MEC ateşleme alanları da düzenli bir dağılıma sahiptir ve bütün alanı kaplama eğilimindedir. MEC' de de fiziksel ateşleme alanları anatomik dizilimle aynı topolojide değildirler (67).

SC' de olduğu gibi MEC yer hücreleri ortamın geometrisinin değişiminden etkilenmez. Fakat aynen SC yer hücre ateşleme alanlarında olduğu gibi alanın boyutları değiştikçe MEC yer hücrelerine ait ateşleme alanlarının boyutları da değişmektedir. CA3-CA1 hücrelerinin davranışlarının aksine, ilk kayıt alanında aktif olan bir MEC hücresi ikincisinde de aynı derecede aktif olmaktadır, oysa ilk ortamda aktif olan CA3-CA1 yer hücresi ikinci ortamın başka bir bölgesinde tamamen suskun olabilir (67).

2.3 Anatomik Lezyon Verileri

Lezyon çalışmaları yersel öğrenme ve yönelim ile ilgili anatomik bölgelerin işlevleri hakkında önemli bulguları ortaya koymaktadır.

Hipokampus Lezyonu: Hipokampal lezyonu olan sıçanlarda, yön bulma davranışının hasara uğradığı gözlenmiştir. Örneğin saklı platformlu su labirenti problemini çözmekte başarısız olmuşlardır. Fakat aynı lezyona sahip sıçanlar

görünür platformlu su labirenti gibi basit yön bulma problemlerinde başarılı olmuşlardır (52, 54). Bunun yanında, hipokampal lezyonu olan sıçanın dairesel kollu labirentte de yön bulma yetilerini kaybetmişlerdir (40).

Fimbria-fornix Lezyonu: *Fimbria-fornix* lezyonu ile hasar gören temel alanlar şunlardır. i) hipokampus'a gelen kolinerjik girdiler, ii) subikulum ve *nucleus accumbens*' den (NA) gelen bağlantılar, iii) postsubikulum (poSC) ve *lateral mammillary nuclei*' den gelen bağlantılar. Hipokampal lezyona sahip hayvanlardakine benzer bir şekilde, *fimbria-fornix* lezyonlu hayvanlarda saklı platform labirentlerini öğrenemezler. Fakat görünür platformlara sahip labirentleri öğrenebilirler (40).

Dentate Gyrus Lezyonu: DG'de yaratılacak hasar saklı platformlu su labirentindeki öğrenmede hasarlar ortaya çıkartır. DG lezyonlu hayvanlarda dairesel kollu labirent yanında delikli dairesel platform problemlerini çözümünde de başarısız oldukları gözlenmiştir (48).

Subikulum Lezyonu: Su labirentindeki subikulum lezyonlu hayvanlarda rastgele hareketler içeren yön bulma davranışları gözlenmiştir (54).

Entorhinal Korteks Lezyonu: EC lezyonu, yersel öğrenme işlemlerinde başarısızlığa neden olmuştur ve hipokampal piramidal hücrelerin uzaysal seçiciliği azalmıştır (67).

Nucleus Accumbens Lezyonu: NA' a verilen zarar, saklı platformları olan bir su labirentindeki yersel davranışlarda hasar meydana getirir fakat görünür platformlara sahip bir su labirentindeki davranışlarına bir etkisi olmaz. Bunun yanında hipokampal ve *nucleus accumbens* lezyonlarının beraber oluşturulduğu hayvanların hareket yeteneklerinde düşüş gözlenmiştir (88).

Posterior Parietal (PP) Korteks Lezyonu: Bu lezyona sahip hayvanların, işaretlenmiş alanlardaki yer bulma yetenekleri, gizli platformlu su labirentlerindeki kadar düşmüştür. PP lezyonuna sahip insanda ve maymunda uzaysal idrak eksikliği gözlenmiştir (5).

Postsubikulum Lezyonu: poSC lezyonu, dairesel kollu labirentte yön bulma yeteneğini azaltmaktadır (86).

Anterodorsal Talamik Nukleus Lezyonu: ADN lezyonu su labirentindeki yönsele işlemlerin başarımına zarar vermektedir (83).

2.4 Teta Sinyali ve Faz Kodlamaları

Hipokampus içerisinde geçen tüm işlemlerin, zamansal (*temporal*) bir yapı içerisinde gerçekleştiği bilinmektedir (16, 20, 58, 59). Bu zamansal yapı hipokampal EEG sinyallerinin salınım frekansı ile doğrudan ilgilidir. Hipokampal EEG sıçanın yürüme, koşma, yüzme ve yeme gibi bazı lokomotor davranışları ile gözlenen 5-12 Hz aralığında bir osilasyona sahiptir. Bu sinüzoidal osilasyona teta ritmi denmektedir (16, 59).

Lokomotor aktiviteler sonucu ortaya çıkan teta ritmi iki faza ayrılmaktadır ve yer hücre ateşlemeleri ile bu fazlar arasında sistematik bir ilişki vardır. Doğrusal rota üzerinde ilerleyen bir sıçan, herhangi bir yer hücresinin ateşleme alanına girerken, o yer hücresi teta sinyal döngüsü içerisinde geç fazda (*late phase*) ateşleme yapar. Sıçan ateşleme alanını geçerken o yer hücresi teta sinyali döngüsünde erken fazda (*early phase*) ateşleme yapmaya başlar (16).

Bu şekildeki faz kodlamaları sıçanın bulunduğu alan içerisindeki yerinin belirlemesi açısından ateşleme alanlarının etkisini arttırmaktadır. Çünkü geç fazda yalnızca ateşleme alanı sıçanın önünde kalan yer hücreleri ateşleme yapmakta ve bu hücrelere ait bağlantılar yenilenmektedir. Erken fazda ise sadece ateşleme alanları sıçanın arkasında kalan yer hücreleri ateşleme yapmakta ve onların bağlantıları yenilenmektedir (16, 20).

Nöroanatomik bulgular medyal septumun, hipokampusun zamansal işlemlerinde görevli olabileceğine işaret etmektedir. Özellikle kolinerjik ve GABA-erjik septal eferentlerin teta ritmi sürmekle görevli oldukları düşünülmektedir (11, 22). Lezyon verileri de bu düşüncüyü desteklemektedir: medyal septum’ da oluşturulan lezyon teta ritmine hasar vermektedir (16).

2.5 Hipokampal Sinaptik Plastisite

Hipokampusun algısal davranışlarındaki rolünü başarabilmesi için yüksek işlemleri girişlerden alınan *spatio-temporal* ilişkilerin hızlı bir şekilde aynı anda kaydedilmesine bağlıdır. Uzaysal öğrenme ve hipokampal sinaptik plastisite kavramlarını anlayabilmek için şu soruların cevaplandırılması gerekir. Hipokampusta bilgi nasıl depolanır? Hipokampal öğrenmenin temeli nedir?

Uzun dönem potansiyelizasyon (*long-term potentiation*) genellikle hipokampal öğrenmenin temeli olan sinaptik modifikasyonları göstermek için kullanılır. Uzun dönemli potansiyelizasyon (LTP), elektriksel uyarılar ile uyarılmış, sinaptik değişimde kalıcı bir artış olarak tanımlanır (41). Sinaptik değişimin sonuçlandırılması yaklaşık bir saat devam eder, fakat bu belirli durumlarda birkaç gün de sürebilir (10). Sinaptik uzun dönem potansiyelizasyonunun altında yatan mekanizma, NMDA-mediated LTP olarak bilinir. NMDA (N-methyl-D_aspartate) aktivasyonu LTP' yi ortaya çıkaran bir postsinaptik glutamerjik (hipokampusdaki ana excitatory neurotransmitter) reseptördür (14).

LTP Hebb benzer bir mekanizmayla da anlaşılabilir: LTP yersel ve zamansal ilişkilidir, öyle ki LTP presinaptik nöron i ile postsinaptik nöron j arasındaki ateşleme ilişkisine bağlıdır (47, 41). İki nöron i ile j arasındaki sinaptik ağırlık w_{ij} olsun. Hipokampal dilimlerde, LTP sadece i ' inci nöronun aktivitesi j ' inci nöronun aktivitesinden 200 ms daha önce gelmesi durumunda görülür. Diğer bir taraftan, postsinaptik nöron j , presinaptik nöron i ' den önce aktivasyon gösteriyor ise ne iki nöron arasındaki ağırlık değişecektir ne de uzun dönem çöküntüsü (Long-Term Depression) gözlenecektir. Bu durum NMDA bağlantılı LTP' nin asimetrik olmasından kaynaklanır.

Deneyssel bulgular (özellikle farmakolojik çalışmalardan elde edilenler) güçlü bir şekilde hipokampal NMDA-mediated LTP' nin yersel öğrenme ile bağlantılı olduğu fikrini desteklemektedirler. NMDA reseptörlerini bloke etmek yersel öğrenmenin başarmamasına neden olmaktadır (53). NMDA reseptörleri hasara uğramış hayvanların, su labirenti problemini çözemedikleri gözlenmiştir (80). Genetik olarak LTP eksikliği oluşturulan fareler kayıt bölümleri arasında kararsız CA1 ateşleme alanları göstermişlerdir ve sıklıkla dairesel platformdan kaçış probleminde başarısız olmuşlardır (7).

2.6 Hipokampal Ateşleme Alanı Belirleyicileri Nelerdir ?

Yer hücresi aktivitelerinde ve buna bağlı ateşleme alanlarında hangi bilginin birincil derecede belirleyici olduğunun saptanması için bir çok çalışma yapılmıştır (12, 56, 60, 67, 95). Özellikle, çalışmalar allotetik ve idiotetik girdiler üzerine yoğunlaşmışlardır (38, 42, 66, 74, 77, 89).

2.6.1 Uzak İşaretlere Karşın Lokal İşaretler

Nörofizyolojik veriler, hipokampal ateşleme alanlarının uzak görsel işaretlere bağlı olduğunu kesin bir biçimde gösterir (51, 60, 67): uzak işaretlerin yerinin değiştirilmesi, ateşleme alanlarının yer değiştirmesine neden olur. Genellikle yerel işaretlerin ateşleme alanı kontrolü zayıftır. Fakat, bir ödül bölgesi bir veya daha fazla işaret ile belirlendiğinde, yerel işaretler ateşleme alanlarında güçlü etkilere sahip olabilmektedirler (9, 24, 33). Aynı zamanda, görsel olmayan yerel işaretler kör ve sağır sıçanların ateşleme alanlarında güçlü etkilere sahiptirler (38, 71).

2.6.2 Geometrik Belirleyiciler

Arenanın geometrisi hipokampal ateşleme alanlarını doğrudan etkilemektedir. Yeniden ölçeklendirilmiş arenalarda alınan YH kayıtlarında, ateşleme alanlarının biçimlerini değiştirdikleri gözlenmiştir (55, 61). Bunun yanında yüksek işaretsiz duvarları olan dikdörtgen arena içinde bulunan hayvanların metrik bilgiler içeren ateşleme alanları oluşturdıkları görülmüştür (61). Ateşleme tepeleri ile kodlanan yer, birbirine dik duvarlara olan uzaklık ile orantılı olarak veya karşılıklı duvarların uzaklıkları payı ile belirlenmektedir. Ateşleme alanları, arena doğrusal olarak uzatıldığında yayvanlaşmışlar ya da birden çok tepe oluşturmuşlardır. O'Keefe ve Burgess (61), şu gerçeği ortaya koymuşlardır: Ateşleme alanları iki veya daha fazla metrik alt bileşenlere bağlıdır ve arenanın geometrisi değiştirildiğinde bu bileşenler birbirlerinden çekilerek uzaklaşırlar.

2.6.3 İdiotetik Belirleyiciler

Hipokampal hücreler dışsal sinyaller olmadan içsel hareket bağlantılı sinyallerle de belli bir aktiviteye sahip olabilirler. Deneysel veriler, görsel işaretlerin kaldırılmasının, kararlı ateşleme alanı gösteren hipokampal yer hücrelerinin aktivitelerini engellemediğini göstermiştir (38, 55, 60, 67). Bununla beraber görsel olarak simetrik bir alanda (örneğin, yüksek duvarlı silindirik bir alanda, çap üzerinde karşılıklı iki işaret kartı yerleştirildiğinde), birçok yer hücresi asimetrik ateşleme alanları göstermiştir (74). Ateşleme alanlarının idiotetik temelleri şu bulgular ile

desteklenmektedir. i) Karanlık bir ortamda da, yer hücreleri aktivitelerine devam etmektedirler. ii) İdiotetik sinyallerinin katılımının etkilerini gösteren başka bir gösterge ise, sıçan hareketinin engellenmesi durumunda hipokampal yer hücrelerinin suskun hale gelmeleridir (46, 27). Sonuç olarak deneysel çalışmalar, ateşleme alanlarının optik sinyaller kadar vestibular sinyallerden de etkilendiklerini göstermiştir (77).

2.6.4 Arenaya Konan Engelin Ateşleme Alanı Üzerinde Yarattığı Değişim

Sıçanın bir kez deneyim ettiği bir alanda (ateşleme alanları kurulmuş durumda), alana opak veya geçirgen bir engel konulduğunda, ateşleme alanları bu engelle kesişen yer hücrelerinin ateşleme hızları küçülmektedir (55) ve bu hücrelere ait ateşleme alanları yarılmaktadır. Ancak engel, sıçanın hareketini etkilemeyecek yükseklikte olduğunda bu engelin ateşleme alanı üzerindeki etkileri kaybolur.

2.6.5 Ateşleme Alanı Temsilinin Ödül Konumuna Bağlılığı

Daha önce de belirttiğimiz gibi ateşleme alanları ödül yerinden bağımsız olarak, tüm alanı kaplama eğilimindedirler (91). Fakat, ödül yeri ile bağlantılı aktivite gösteren piramidal hücreler gözlenmiştir (13, 46, 57, 90). Ancak bu ikili piramidal hücre davranışlarına dair veriler hala tartışmaya açıktır: Speakman ve O'Keefe (81) hipokampal ateşleme alanlarının hedeften bağımsız olduklarını söylemektedirler. Karşıt olarak, Breese ve arkadaşlarının yaptığı deneyler (13) ödül yeri ile birinci derecede ilişkisi olan hücrelerin varlığını göstermektedir. Sonuç olarak Kobayashi ve çalışma arkadaşları (43), birçok durumda (%80) hipokampal yer hücrelerinin ödülünden bağımsız ateşleme aktivitelerinin olduğunu, bunun yanında hücrelerin küçük bir kısmının ateşleme alanı bölgelerini hedef bölgesinin değişimi doğrultusunda değiştirdiklerini söylemişlerdir.

2.6.6 *Latent* Uzaysal Öğrenme

Latent öğrenme, herhangi bir ödül ortamda yokken sıçanın araştırma sırasında hipokampusta çevreye ait bir temsil oluşturmasıdır. Açlık ve susuzluk durumu olmayan bir sıçan yeni bir arenaya koyulduğunda, sadece araştırma motivasyonu ile

içinde bulunduğu ortamı öğrenmeye girişecektir. Bu ön öğrenme sonrasında aynı arenaya bir beslenme bölgesi eklendiğinde, aç ve susuz hale getirilmiş sıçan hedef odaklı yolu çok kısa bir sürede öğrenecektir (59).

2.6.7 Yer Hücrelerinin Uzaysal Olmayan İlişkileri

Uzaysal konum yer hücrelerinin ateşleme aktivitelerinin birinci derece etkeni olarak düşünülebilir, fakat hayvanın hızı, oryantasyon ve rotasyon gibi diğer faktörler de piramidal hücreleri etkilemektedir (46, 90). Dahası CA3-CA1 hücrelerinin uzaysal olmayan koku ve işitsel işlemleri üzerinde de çalışılmıştır. Bu deneyler etkiye cevap ödüllendirmesi ile öğrenmeyi içermektedir. Örneğin hayvan ödüle giden yolu verilen birtakım koku uyarılarını kullanarak daha hızlı öğrenebilmektedir (26). Sonuç olarak, piramidal hücrelerin bu çeşit uzaysal olmayan hafızaya yardımcı işlemleri de içerdiği gösterilmiştir.

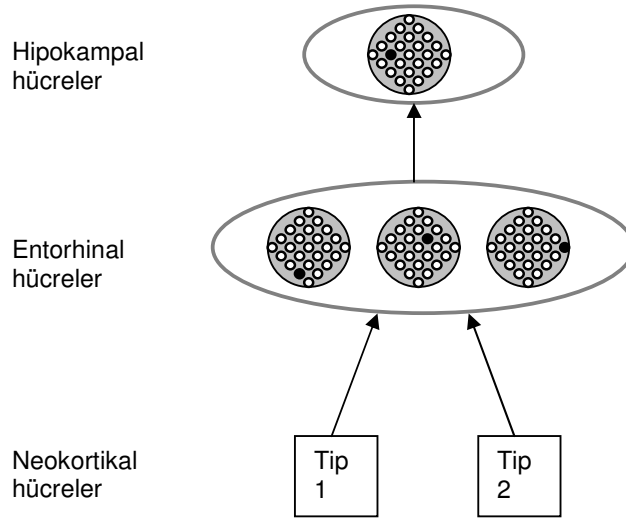
2.7 Hipokampus ve Uzaysal Öğrenme Modelleme Çalışmaları

Bundan önceki bölümlerde hipokampus anatomisi, nörofizyolojik özellikleri ve uzaysal öğrenmedeki önemi incelendi. Bu bölümde ise nörofizyolojik çalışmalar sonucunda edinilen bilgilerin ışığında yapılan matematiksel modelleme çalışmaları incelenecektir.

Hipokampusun fonksiyonu hakkında J. O'Keefe ve L. Nadel' in 1978 yılında ortaya attıkları *cognitive map* teorisi (59) ile beraber hipokampusun uzaysal kodlamadaki rolü üzerindeki çalışmaları hız kazanmıştır. Son 15 yıldır bilgisayar teknolojilerinin gelişmesi ile beraber hipokampus ve yer hücreleri ile yapılan fizyolojik çalışmalara paralel olarak, teorileri destekleyen matematiksel modeller ortaya çıkmaktadır (6, 15, 23, 28, 31, 35, 49, 70, 72, 75, 82, 87). Bütün bu matematiksel modeller ve bunların bilgisayar ve robot simülasyonları iki ana başlık altında incelenmiştir. Birincisi hipokampal yapıyı, algılayıcı kortekslerden başlayarak entorhinal hücre, subikular hücre, hipokampal yer hücre katmanları olmak üzere üçe ayırarak, fizyolojik çalışmalar sonucu elde edilen yer hücre ateşleme davranışlarını ve katmanlar arasında gerçekleşen sinaptik değişimleri taklit etme

üzerine yapılan çalışmalardır. Uzaysal öğrenme ve hipokampal aktivite modelleri üzerine çalışan başlıca araştırmacılar ve çalışmaları şunlardır;

P. E. Sharp (1991): Bu modelde hipokampal yer hücrelerine ait ateşleme alanları lokal görsel işaretler üzerinden rekabetçi öğrenme (*competitive learning*) algoritması ile oluşturulmuştur. Modelde algoritma üç katmandan oluşmaktadır (Şekil 2.6). İlk katman algılayıcı hücreleri temsil etmektedir. Algılayıcı hücreler ortama yerleştirilen lokal işaretler ile ajan arasındaki uzaklık bilgisini bir sonraki katmana iletmektedir. İkinci katman entorhinal hücreleri temsil etmektedir ve bu katmanda 60 tane entorhinal hücre bulunmaktadır. Bu katmandaki bütün hücreler algılayıcı hücrelerin her birinden bağlantı almaktadırlar. Fakat entorhinal hücre birimleri arasında rekabetçi öğrenme algoritması gereği üç hücre aktif durumda kalmaktadır. Son katman hipokampal yer hücrelerini temsil etmektedir ve Sharp bu hücelere ait ateşleme alanlarını kaydederek çalışmasını bunlar üzerinde yürütmüştür (75).

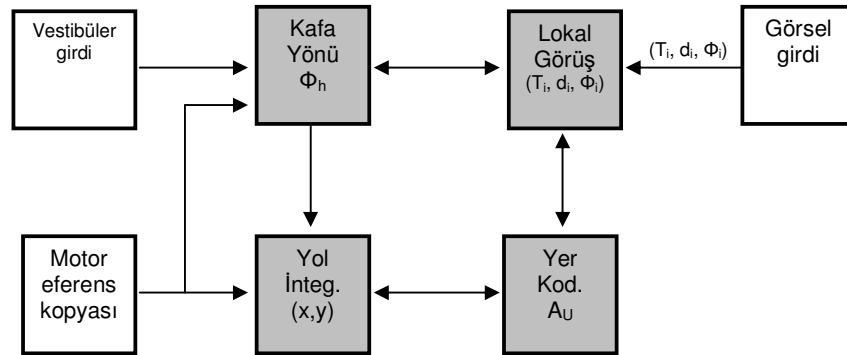


Şekil 2.6: P. E. Sharp'ın 1991'de yayınladığı çalışmanın model algoritmasının blok diyagramı. Sharp modelinde 3 katman kullanmıştır. Neokortikal hücreler (algılayıcı hücreler), Entorhinal hücreler ve Hipokampal yer hücreleri (75)

N. Burgess, M. Recce, ve J. O'Keefe (1994): Bu modelde hipokampal yapı içerisinde dört yapı tanımlanmıştır. Giriş birimi olarak algılayıcı hücreler çevreden aldıkları allotetik bilgi ile entorhinal hücre katmanını aktive eder, entorhinal hücre

katmanı CA1-CA3 yer hücrelerini temsil eden yer hücre katmanına bağlanır, N. Burgess, M. Recce, ve J. O'Keefe, son katman olarak subikular korteksi temsil eden subikular hücre katmanını oluşturmuşlardır (16). Bu model ve 1997 yılında yine N. Burgess, J. G. Donnet, K. J. Jeffery ve J. O'Keefe (62) tarafından yapılan çalışma bu tez çalışmasının odağını oluşturduğundan Bölümü 2.7.1'de ayrıntılı olarak incelenecektir.

Wan, Redish ve Touretzky (1994): Bu modelde Wan, Redish ve Touretzky kemirgen yönelimlerine ait kapsamlı bir teorinin matematiksel formülasyonunu ortaya koymuşlardır. Model algoritması dört modül arasındaki iletişimden oluşmaktadır; Kafa yönü (*head direction*), yol integrasyonu (*path integration*), yer kavraması (*place recognition*) ve lokal görüş (*local view*). Bütün bu temsiller içsel ve dışsal uyaranlar ile beslenmektedir (Şekil 2.7). Görsel girdi üç bileşenli bilgi içerir, T_i görsel işaretin tipi ve d_i , Φ_i polar koordinatları. Bu bilgiler kafa yönü bilgisi ile desteklenmektedir (Φ_h). Yol integrasyonu biriminde ise ajanın yeni koordinatları belirlenmektedir. Bu üç birimden gelen bilgiler sonucunda yer hücre aktiviteleri fuzzy birleşimi (*fuzzy conjunction*) ile hesaplanmaktadır (94).



Şekil 2.7: Wan, Redish ve Touretzky modelinin blok diyagramı (94)

Schölkopf ve Mallot (1995): Bu model de uzaysal öğrenme üç katmanlı bir sinir ağı ile temsil edilmektedir. İlk katman giriş katmanıdır ve giriş olarak görüş alanı ve hareket bilgisi kullanılmaktadır. İkinci katman harita katmanıdır ve çevrenin iki boyutlu topolojik bir temsili içerir. Son katman ise hareket katmanıdır. Bu katman üç hareket birimi içerir (sağ, sol, geri). Schölkopf ve Mallot, bu bilgisayar

simülasyonunun sonuçlarını koridorlu labirent ortamında test etmişlerdir. Bu modelde ilgi çekici nokta yer kodlamasının hiçbir görsel girdinin olmadığı durumda yapılmasıdır, ajanın bir konumdan diğerine geçerkenki hareket bilgisi ikinci katmandaki topolojik temsilde saklanmaktadır (72).

Örneklerini verdiğimiz bu çalışmaların dışında Gaussier (28), McNaughton (49) gibi araştırmacılar da hipokampal yer hücrelerinin ateşleme davranışlarını modellemişlerdir. Hipokampus ve uzaysal öğrenme modellemelerinin ele aldığı ikinci ana konu ise, hipokampal yer hücrelerinin uzaysal kodlarının ajanın yönelimlerinde ve herhangi bir hedefe ulaşmasında nasıl kullanıldığıdır (popülasyon vektörü).

N. Burgess, M. Recce, ve J. O’Keefe (1994): Bu modelde her hedef bir hedef hücre (*goal cell*) seti ile temsil edilmektedir. Hedef hücre (HH) aktivitesi ajanın hedefe göre pozisyonunu kodlamaktadır, örneğin HH_N (kuzey hedef hücresi), ajan hedefin kuzeyindeyken maksimum ateşleme yapar. HH’ lere ait ateşleme alanları konik biçimli olarak hedef ile ait oldukları yön arasında yayılmaktadırlar. Böylece ajanın hedefe olan uzaklığına göre hedef hücreleri güçlü veya zayıf bir şekilde ateşleme yapmaktadır. HH’ ler ajana gideceği yeni yönü aktivitelerinin bir fonksiyonu olan popülasyon vektörü ile söylemektedir (bu model bölüm 2.7.1’ de ayrıntılı bir şekilde incelenecektir) (16).

Wan, Redish ve Touretzky (1994): Bu modelde hipokampal bağlantılı yön bulma temelinde, allosentrik koordinat sistemindeki vektör çarpımları kullanılmaktadır. Daha önce de anlatıldığı gibi Wan, Redish ve Touretzky’ nin modellerinde yer hücre aktiviteleri lokal görüş ve referans noktasına göre metrik bilgilere bağlı idi. Yer hücreleri tarafından daha önce temsili oluşturulmuş alanda, ajan görsel işaretleri kullanarak o anki konumunda yer kodlarını aktif hale getirmektedir ve o anki konumuna ($\mathbf{p}_t$) dair daha önce oluşturulan yol integrasyon koordinatlarını (x_p, y_p) geri çağırılmaktadır. Bu şekilde ajan alan içerisindeki pozisyonlarını metrik referanslar ile yeniden inşa ettiğinde, hedefin yerini (x_g, y_g) bu koordinat sistemi içerisinde yaklaşık olarak tahmin edebilmektedir ve hedefe yönelen

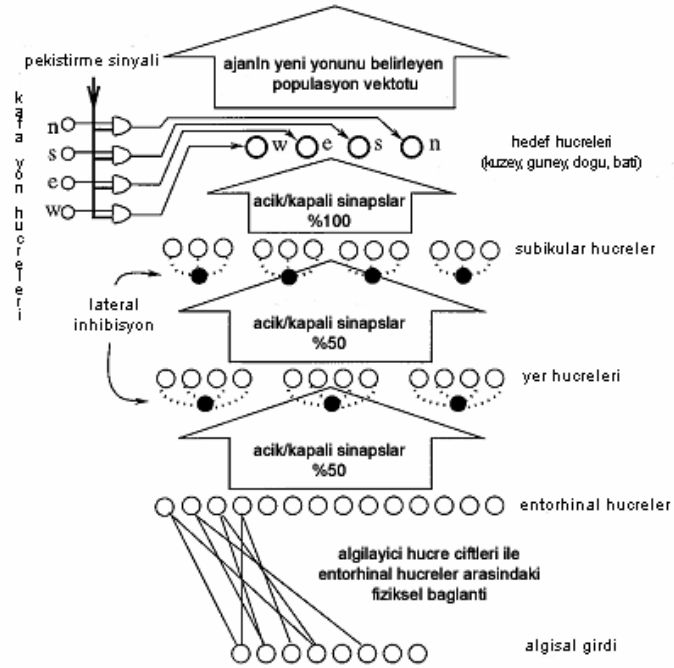
yeni pozisyonunu vektör çarpımı ile bulmaktadır $d_g = \begin{pmatrix} x_g \\ y_g \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} x_p \\ y_p \end{pmatrix}$ (94).

Schölkopf ve Mallot (1995): N. Burgess, M. Recce, ve J. O'Keefe' nin modelinde (16) ve burada ele almadığımız buna benzer bir model olan Brown ve Sharp' ın modelinde (15) hedefe yönelim bölgesel hareketler sırasında yer hücrelerinin alanı kodlaması ile gerçekleşmektedir. Alternatif olarak, Schölkopf ve Mallot' un navigasyon modelinde hedefe ulaşım topolojik harita üzerinde planlanan yol ile gerçekleşmektedir (72).

Abbott, Blum ve W. Gerstner (1996, 1997): Abbott ve Blum, NMDA-bağımlı uzun dönemli potansiyelizasyon (LTP) fonksiyonunun anlaşılması üzerine bir teoriyi ortaya koymuş, LTP-sinaptik artışın, nöral popülasyonun davranışsal anlamı üzerindeki etkilerini araştırmışlardır. Abbott ve Blum'un bulgularıyla da örtüşen genel yaklaşımda, LPT bir A niceliğini sinir ağları ile kodladığı ve A'nın gelecekteki değerlerinin tekrarlanmasıyla oluşan tecrübe kullanılarak, yol integrasyonunun olduğu kabul etmektedir. Abbott ve Blum, teorilerini kanıtlamak üzere, LTP' nin yer hücre kodlamasına etkileri üzerinde çalışmışlar ve paralel sinaptik potansiyelizasyondaki kaymanın hedef arama davranışı üzerinde yararlı etkileri olduğunu göstermişlerdir. Abbott, Blum ve Gerstner' in yaptığı modelleme çalışması da bu teoriyi temel almıştır. Bu model, uzaysal alanın yer hücrelerinin ateşleme alanlarındaki kaymalar ile kodlandığını göstermektedirler (5).

2.7.1 N. Burgess, M. Recce ve J. O'Keefe (1994) (16)

Burgess, Recce ve O'Keefe' nin 1994 yılında yayınladıkları bu modelde hem yer hücrelerinin uzaysal kodlamaları nasıl yaptığı hem de bu yer hücre kodlamalarının hedef hücreler tarafından yorumlanıp bunu hedef bulmada nasıl kullandığı üzerine bir çalışma aktarılmaktadır. Bu modelde hipokampal yapıyı oluşturan kısımlar 3 katmanla temsil edilmiştir: entorhinal korteksi temsil eden entorhinal hücre katmanı, CA1 ve CA2 hipokampal yer hücrelerini temsil eden yer hücreleri katmanı ve subikular korteksi temsil eden subikular hücre katmanı. Modelde, oluşturulan alan içerisine yerleştirilen özel işaretler ile ajan arasındaki mesafe bilgisini (buna allosentrik girdiler de diyebiliriz) entorhinal hücrelere ileten birim algılayıcı hücre katmanıdır. Bu birimlerin organizasyonu sonucu subikular hücrelerin ateşleme alanları ile kodladığı uzaysal bilgiyi hedefe yönelmede kullanan ve motor korteksi temsil eden son birim ise hedef hücre katmanıdır (Şekil 2.8).



Şekil 2.8: Burgess, Recce ve O'Keefe'nin 1994 yılında yayınladıkları modelin akış diyagramı

Algılama girdiler: Ajanın içinde bulunduğu alanı çevreleyen 16 tane işaret ve her işarete ait 15 adet algılayıcı birim vardır. Herhangi bir işarete ait algılayıcı hücre seti, ajanın o işareten olan uzaklığına bağlı olarak farklı uzaklıklarda zirve yapan cevap eğrileri oluştururlar. Uzaklığa bağlı bu eğrilerin maksimumları tüm alanı düzenli bir şekilde kaplamaktadır. Her algılayıcı hücre kesikli bir şekilde 0 ile 3 arasında ateşleme yapmaktadır ($n_i=0, 1, 2, 3$). Bir i hücresinin herhangi bir işarete olan uzaklığı x ise, bu hücreye ait cevap eğrisi şu şekilde hesaplanmaktadır (Eşitlik 2.1).

$$n_i = \begin{cases} 0 & |x - iL| \geq 6L \\ [(7L - |x - iL|)/2L] & \text{diğer} \end{cases} \quad 2.1$$

Burada $L = 14$ cm kesiklilik adımlarını temsil etmektedir. $[y]$ y fonksiyonunun tamsayı kısmını vermektedir.

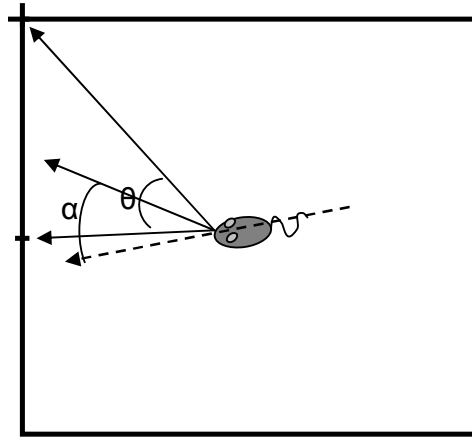
Entorhinal hücreler ve ateşleme fazları: İyi konumlanmış yer hücre ateşleme alanları için, algılayıcı hücrelerin ürettiği eğrilerin dönüşümünü entorhinal hücre birimleri yapmaktadır. Bu katmanda her entorhinal hücre birimi algılayıcı hücre

birimlerinin iki tanesinden bağlantı almaktadır. Bir entorhinal hücrenin ateşleme hızı, ona bağlanan algılayıcı hücreler i ve j ' nin ateşleme hızlarının çarpımının yarısına eşittir $[n_i n_j / 2]$. Algılayıcı hücre katmanındaki bütün olası ikililer bir entorhinal hücreye bağlanmamaktadır. Bunun yerine bu simülasyonda ardışık işaretlere ait algılayıcı hücrelerin maksimum ateşleme yapanları ve çevresindeki hücreler seçilerek ikililer halinde bir entorhinal hücreye bağlanmıştır (Eşitlik 2.2). Bu sayede bilgisayar programı üzerindeki yükün azaltılması amaçlanmıştır.

$$\left[\frac{s}{2L} - \frac{m}{2} \right] \leq i \leq \left[\frac{s}{2L} + \frac{m}{2} \right] \quad 2.2$$

Burada s , iki ardışık işaret arasındaki uzaklıktır. m ise, c toplam işaret sayısı ve işaretler arasındaki mesafelerle belirlenen bir değişkendir $m = 160 / [c (1 + 6s / 212)]$. Ayrıca m entorhinal hücre sayısını da belirler.

Modelde her teta periyodu üç faza ayrılmıştır. Teta periyotlarında entorhinal hücre aktiviteleri içinde bulundukları faza göre belirlenmektedir. Bu modelde faz kavramı şöyle oluşturulmuştur: iki işaret ve ajan arasında kalan açığa θ dersek, bu açının açıortayı ile ajanın baktığı yön arasındaki açı α , o işaretlere ait algılayıcı hücrelerin bağlandığı entorhinal hücrenin fazını belirlemektedir (Şekil 2.9).



Şekil 2.9: α açısının hesaplanma gösterimi. θ iki işaret ile ajan arasındaki doğruların arasında kalan açıdır. Kesikli çizgi ajanın baktığı yönü göstermektedir.

Eğer $\alpha < 60^\circ$ ise o entorhinal hücre geç fazdadır, eğer $\alpha > 120^\circ$ ise o entorhinal hücre erken fazdadır, eğer $60^\circ < \alpha < 120^\circ$ aralığında ise o entorhinal hücre ara fazdadır.

Yer hücreleri ile subikular hücreler arasındaki öğrenme: Hipokampusta ileri beslemeli ve geri beslemeli inhibisyon olduğu görüşü kabul edilmektedir (15) ve Burgess ve O'Keefe bunu modellemek için rekabetçi öğrenme algoritmasının buna göre adapte edilmiş bir şeklini kullanmışlardır. Bu modelde kullanılan rekabetçi öğrenme ile normal öğrenme algoritması arasındaki farklardan biri bağlantı ağırlıklarının ikilik düzende olmasıdır. Burada hücreler 1/30 s' lik adımlarda yaptığı tamsayı olan ateşleme hızları ile karakterize edilmektedir ve bu ateşleme hızları her bir hücreye gelen bağlantıların açık olanlarının sayısına eşit bir eşik değerine bölünmektedir.

İlk başta entorhinal hücreler (EH) ile yer hücreleri (YH) ve YH' leri ile subikular hücreler (SH) arasında %50 bağlantı vardır, yani bir EH ile bir YH arasındaki veya bir YH ile bir SH arasında bağlantının olma olasılığı 1/2' dir ve bu bağlantılardan yalnızca biri açık durumdadır, yani ağırlık değeri 1' dir. Bu bağlantılar ajan alanı dolaştıkça uzaysal öğrenme gereği yenilenmektedir. Bu yenilenme şu şekilde olmaktadır: Eğer birbirine potansiyel bağlantısı olan bir EH ile bir YH aynı teta periyodunda maksimum ateşleme yapıyorsa bu iki hücre arasındaki bağlantı kapalı durumdan açık duruma geçer. Bu yenilenme YH ile SH katmanları arasında da aynı şekilde olmaktadır. YH' lerin ve EH' lerin aktiviteleri şu şekilde hesaplanmaktadır.

$$h_i^l(t) = \frac{1}{C_{sh}(1 + m_i^l(t))} \sum_{j=1}^{N_{l-1}} c_{ji} w_{ji} a_j^{l-1}(t) \quad 2.3$$

Burada l katmanındaki i hücresinin t anındaki ateşleme hızı hesaplanmaktadır. i hücresi bir önceki katman olan $l-1$ ' in j hücresinden bağlantı almaktadır. İki hücre arasındaki bağlantının ağırlığı w_{ji} , $l-1$ katmanındaki hücrenin aktivitesi a_j^{l-1} dir. Bu eşitlikte $c_{ji}=1$, bağlantı sabiti YH' leri için $C_{yh} = 1$, SH' ler için ise $C_{sh} = 1/3$ ' dür, m_i , l katmanındaki i hücresine bağlanan açık durumdaki bağlantı sayısıdır.

Modelde YH ve SH geri besleme inhibisyonları bu hücrelerin guruplara ayrılması ile ayarlanmıştır. YH 50 adet hücreden oluşan 5 guruba, SH' ler 25 adet hücreden oluşan 10 guruba ayrılmıştır. Bu guruplar içinden en yüksek aktiviteli 4 er hücre seçilerek gerisi susturulmuştur ve aktif hücrelerin ateşleme hızları da 1 ile 4 arasında olacak şekilde ayarlanmıştır.

Simülasyon: Burgess ve O'Keefe bu modelde 150X150 cm boyutlarındaki bir alanda dolaşan sıçanın hareketlerinin simülasyonunu yapmışlardır. Alanda görsel bilgi olarak alan sınırlarına yayılmış 16 adet işaret tanımlanmıştır. Algısal bilgiler bölümünde de anlatıldığı gibi algılayıcı hücreler bu işaretler ile ajan arasındaki mesafe bilgisini girdi olarak kullanmaktadır. Simüle edilen sıçan alan içerisinde 60 cm/s hızla kesikli adımlar atmaktadır (her teta periyodunda bir adım). Modelde EEG teta ritmi 10 Hz olarak belirlendiğinden, her teta periyodunda ajanın attığı adım 6 cm olmaktadır. Bunun yanında her teta periyodu üç faza ayrıldığından, her adımda 1/30 s aralıklara bölünmüştür.

Simülasyon iki safhada incelenmektedir. İlki, araştırma (*exploration*) safhasıdır: Bu safhada ajan yeni yönünü 30°' lik bir yay içerisinde rasgele seçmektedir. İkincisi arama (*searching*) safhasıdır. Bu safhada ajan yeni yönünü hedef hücreleri ile belirlemektedir. Fakat ajanın bu safhadaki hareketlerinde bir miktar eylemsizlik de vardır. Ajan pozisyonu ve işaret yerleri noktalarla ifade edilse de hedef 10 cm çaplı bir bölge ile belirlenmektedir. Ajan hedefe ulaştığında hedef hücrelerinin temsil ettiği 8 yöne bakarak hedef lokasyonunun temsilini hedef hücrelere kaydetmektedir.

Hedef hücreler ve yönelim: Yukarıdaki bölümde de bahsettiğimiz gibi ajan hedefe ulaştığında ajanın yönü ile ilişkili hedef hücre geç fazda pekiştirme sinyali almaktadır. Hedef noktasında ajan sekiz yöne baktırılarak, hedef hücreler ile SH' ler arasındaki bağlantılar yenilenmektedir. Yenilenme şu şekilde olmaktadır: Ajan 8 yönden birine bakarken o yöne ait hedef hücresi pekiştirme sinyali alarak aktif duruma geçer. O hücreye bağlı SH eğer geç fazda aktif durumda ise, hedef hücresi ile SH arasındaki bağlantı açık duruma geçer. Hedef hücre aktiviteleri şu şekilde hesaplanmaktadır (Eşitlik 2.4).

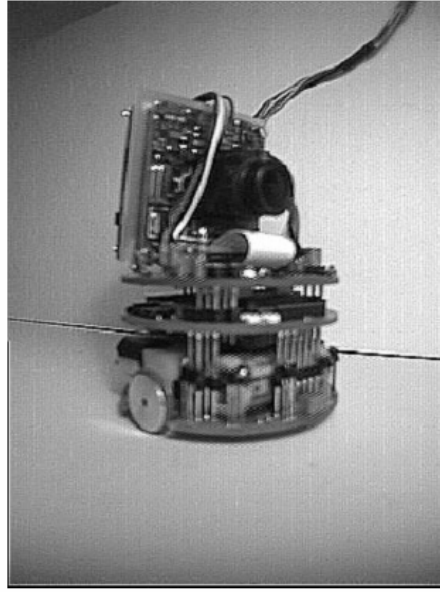
$$a_i^G(t) = \left[\frac{25}{(1 + m_i^G(t))} \sum_{j=1}^{N_s} w_{ji} a_j^s(t) \right] \quad 2.4$$

Bu eşitlikte N_s , SH sayısını; a_j , j ' inci SH' nin t anındaki aktivitesini; m_i , i ' inci hedef hücreye bağlı olan açık durumdaki bağlantıların sayısını; w_{ji} , i hedef hücresi ile j SH arasındaki bağlantının ağırlığını vermektedir.

Başarım: Burgess ve O'Keefe bu modeli tek bir alan şekli ile sınırlandırmıştır ve hipokampal sistemin birçok kısmı bu model kapsamında göz ardı edilmiştir. Bu sınırlamalar altında model, gerçekçi ateşleme davranışları göstermede ve hedef bulmada başarılı olmuştur.

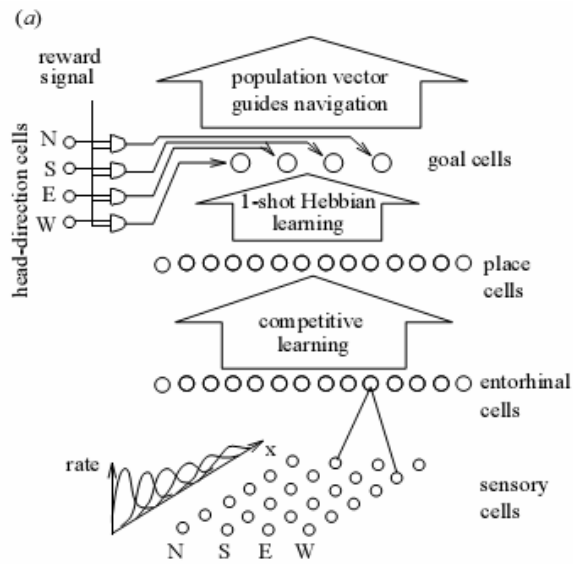
2.7.2 N. Burgess, J. G. Donnett, K. J. Jeffrey ve J. O'Keefe (1997) (62)

Bu model, yazarlardan da anlaşılacağı gibi genel akış şekli ve modellenen hipokampal sistem basamakları bakımından 1994 yılında N. Burgess ve J. O'Keefe tarafından yapılan model ile aynı temel mantığı kullanmaktadır. Fakat, subikular hücre katmanının hipokampus modelinden çıkarılması ve ortam içindeki allosentrik işaretlerin farklı tanımlanması bakımından bir önceki modelden farklılıklar içermektedir. Burgess ve arkadaşlarının 1994 yılında yayınladıkları modelde, düzenli bir şekilde ortama dağıtılan özel işaretler kullanılmıştı (16). Bu modelde ise bu özel işaretler tamamen ortadan kaldırılarak, görsel bilgiler alanın sınırları ile tanımlanmıştır. Bu sayede model gerçek durumlara daha da yaklaştırılmıştır. Ayrıca bu model Alice adlı bir robot üzerinde uygulanmış, böylece biyolojik gerçeklere dayanan söz konusu model teknolojik bir görüş kazanarak biyomimetik alanında yerini almıştır (Şekil 2.10). *K-Team* şirketi tarafından üretilen robot Alice (yeni versiyonu *Khepera II* olarak üretilmektedir) üzerinde, kısa mesafe kızılötesi dedektörler, Carnegie Mellon üniversitesinin geliştirdiği özel bir kamera ve ayrıca iki tekerleğinde dönüş açısını ölçen odometrik algılayıcılar bulunmaktadır. Robot algısal işlemlerini PIC mikrokontrolör ile gerçekleştirmektedir (96).



Şekil 2.10: K-Team tarafından üretilen robot Alice. Robot 8 IR sensör, 2 odometrik sensör, 2 minyatür motor, bir CCD kamera ve PIC mikro işlemci ile donatılmıştır.

Model algoritması: Model giriş birimi olan algılayıcı hücre, hipokampal yapı temsili oluşturulan entorhinal hücre, yer hücre katmanlarından ve ajanın hareket bilgisini oluşturan hedef hücrelerden oluşmaktadır. Ayrıca ödül sinyali ile birlikte hedef hücreleri aktif hale getiren kafa yön hücreleri de bulunmaktadır (Şekil 2.11).



Şekil 2.11: Modelin akış diyagramı

Algılayıcı hücreler: Algılayıcı hücreler, ajanın içinde bulunduğu alanın duvarlarına olan dik uzaklığını algılayan ve bu giriş değerlerini belli bir kural çerçevesinde entorhinal hücre gurubuna aktaran giriş birimleri olarak modellenmiştir. Belli bir duvara ait her bir algılayıcı hücrenin maksimum ateşleme frekansına sahip olduğu bir uzaklık bulunmaktadır (62, 19). Örneğin batı duvarına ait i ' inci hücreyi ele aldığımızda; hücrenin, ajanın belli bir konumundaki ateşleme hızı, ajanın o konumundaki batı duvarına olan dik uzaklığının bir fonksiyonudur. Bu fonksiyon eşitlik 1'de görüldüğü gibi σ standart sapması olan Gauss dağılım fonksiyonudur (19, 61, 62).

$$f(x) = A \frac{e^{\left[\frac{-(x-d_i)^2}{2\sigma^2(d_i)} \right]}}{\sqrt{2\pi\sigma^2(d_i)}} \quad (2.5)$$

Bu eşitlikte x , duvara olan uzaklık; d_i , i hücrenin maksimum cevap verdiği uzaklık ve A genlik olmak üzere, i hücresinin uzaklığa bağlı ateşleme frekansı Gauss dağılımına uygun değerler almaktadır. Burada σ , ajanın x uzaklık değerlerine karşılık, her bir hücrenin cevap eğrisinin yaygınlığını belirlemektedir. Yani uzak mesafelerde maksimum frekansa sahip olan hücrelerin uzaklığa karşılık ateşleme frekansı eğrileri daha yayvan olmaktadır. Maksimum ateşleme uzaklığı d_i ' in bir fonksiyonu olan σ , Eşitlik 2.6 deki gibi hesaplanmaktadır.

$$\sigma(d_i) = \sigma_0 \frac{(L^2 + d_i^2)}{L^2} \quad (2.6)$$

Burada σ_0 , standart sapma sabiti; L , alanın boyutlarına bağlı bir düzeltme sabitidir, bu sabit O'Keefe ve Burgess (61) tarafından belirlenmiş yaklaşık olarak alanın bir kenarının duvar yüksekliğinin yarı değeridir.

Entorhinal hücreler ve yer hücreleri: Algılayıcı hücreler ile entorhinal hücreler arasında tam bir fiziksel bağlantı vardır, birbirlerine dik kenarlara ait iki algılayıcı hücre bir entorhinal hücreye bağlanır (bkz. Şekil 2.11). Örneğin kuzey duvarına ve doğu duvarına ait algılayıcı hücreler fiziksel olarak entorhinal hücre dizisindeki bir

hücreye bağlanmaktadır. Bu entorhinal hücrenin ateşleme hızı da ona bağlanan iki hücrenin ateşleme hızlarının ağırlıklı çarpımından oluşmaktadır.

Modelde her duvara ait 15 algılayıcı hücre olmak üzere toplam 60 algılayıcı hücre oluşturulmuştur. Dik kenarlara ait (kuzey-doğu, doğu-güney, güney-batı, batı-kuzey) algılayıcı hücreler ikili kombinasyonlar halinde birer entorhinal hücreye bağlandıklarından entorhinal hücre katmanında $15 \times 15 \times 4 = 900$ adet entorhinal hücre bulunmaktadır.

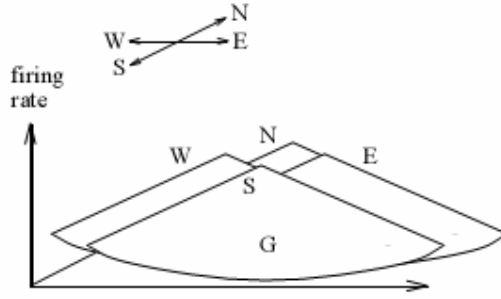
Entorhinal hücre (EH) katmanı ile yer hücre katmanı (YH) arasındaki bağlantılar rekabetçi öğrenme (*competitive learning*) algoritmasının değiştirilmiş bir şekli ile yenilenmektedir. Modelde ilk başta her bir YH' sinin yalnızca bir bağlantısı açık durumdadır (yani ağırlık değeri 1' dir). Daha sonra her teta adımında (0.1 s) bir eşik değeri en yüksek aktiviteli 50 YH' sini ayırarak (eşik değerinin altında kalanların ateşleme alanları sıfır olmaktadır), bunların içinden en yüksek aktiviteli 4 tanesi ile en yüksek aktiviteli EH' ler arasındaki bağlantılar açık duruma getirilmektedir yani ağırlık değerleri 0 iken 1 değerini almaktadır (Burada yazarlar en yüksek aktiviteli kaç entorhinal hücrenin seçilen 4 YH' sine bağlanacağını açık bir şekilde belirtmemişlerdir).

YH ateşleme hızları şu şekilde hesaplanmaktadır; bir YH' sine bağlı tüm entorhinal hücre aktivitelerinin ağırlıklı toplamı alınarak bu toplam bir eşik değerine bölünmektedir. Bölücü eşik değeri adı verilen bu değer her bir YH' sine bağlı açık durumdaki bağlantıların sayısıdır. Bu bölücü değer sayesinde rekabetçi öğrenme algoritması gereği bir teta periyodunda rekabeti kazanamayan YH' lerinin şansı ardı sıra gelen teta periyotlarında artmakta ve bu şekilde alanı kodlayan YH sayısı artmaktadır (16). Bir YH' sine bağlı açık bağlantı sayısının artmasına bağlı olarak, o YH' sinin ateşleme alanı kesin bir şekil ve boyuta sahip değildir. Eğer alanın boyutları değiştirilirse o yer hücresine ait ateşleme alanının boyutları ve maksimum değeri de değişecektir çünkü ona bağlı EH sayısı değişecektir. Bunun aksine EH' lere ait ateşleme alanları her zaman aynı uzaklıkları kodladığından alanın boyutları değiştirildiğinde EH ateşleme alanlarının şekli ve boyutları değişmeyecektir.

Hedef hücreler ve hedefe ulaşma: Hedefe yönelme modelinin basit bir şekli şu şekilde çalışmaktadır. Ajan hedefe ulaştığında, bir hedef hücresi o bölgeyi kodlayan

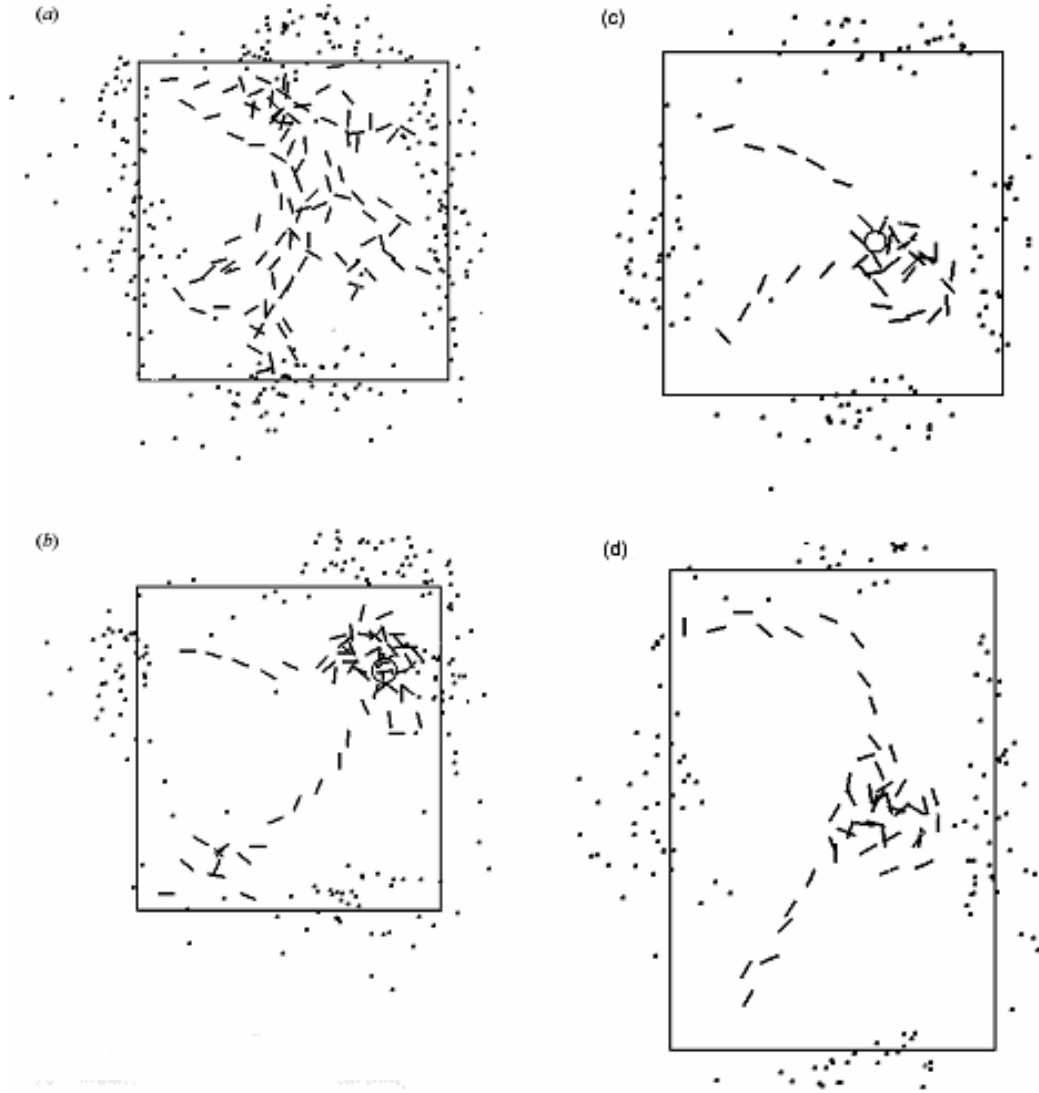
yüksek aktiviteli bir grup YH' sinden güçlü bir sinyal almaktadır. Ajan hedeften uzaklaştıkça, hedef hücrelerine bağlı toplam YH aktivitesi azalacaktır. Bu şekilde her hedef hücre aktivitesi hedefe olan yakınlığı kodlayacaktır. Böyle bir yaklaşımda ajan tarafından hedefe yönelen gradientler öğrenilmektedir. Fakat bu şekildeki bir modelde ajan hedef bölgesine daha uzun yollardan ulaşacak ve hedef yerini öğrenebilmesi için hedef üzerinden defalarca kez geçmek zorunda olduğundan öğrenme süreci yavaş olacaktır. Daha karmaşık bir model olan popülasyon vektörü yaklaşımında hedef hücre aktiviteleri ile hesaplanan popülasyon vektörü ajanı hedefe yönlendirmektedir (30). Bu model ajanı alanın herhangi bir noktasından doğrudan hedefe yönlendirdiğinden diğer modele göre daha avantajlıdır (8). Her hedef hücresi temsil ettikleri yöne ait kafa yön hücrelerine bağlıdır. Ajan araştırması sırasında hedef noktasına ulaştığında “şimdi öğren” (*learn now*) pekiştirme sinyalini almaktadır. Eğer bu sinyal teta adımlarının geç fazında ulaşırsa ajanın o anda baktığı yönü temsil eden hedef hücresi ile hedef ve o yön arasındaki bölgeyi kodlayan YH' ler arasında yeni bağlantılar oluşmaktadır (16, 17, 62, 19). Ajan hedef noktasında dört bir yöne baktığında, dört yöne ait hedef hücreleri de hedef noktasını bu şekilde kodlayarak, alanın tamamı için hedefi gösteren ateşleme alanları oluşturmaktadırlar. Hedef hücrelerinin herhangi bir noktadaki aktiviteleri, gösterdikleri yönlere ait birim vektörler ile çarpılıp, çarpımların vektörel toplamı alındığında ajanı hedefe yönlendiren popülasyon vektörü ortaya çıkmaktadır.

Faz kodlaması: Popülasyon vektörünün oluşmasında ve yer hücre kodlamalarında etkili olan bir diğer parametre faz kodlamasıdır. Modelde her teta adımı iki faza ayrılmıştır. Ajanın arkasındaki köşeyi kodlayan YH' leri teta sinyalinde daha önce görüldükleri için bu hücreler erken fazdadır. Aynı teta sinyali içinde ajanın önünde kalan köşeye ait YH' leri daha sonra ateşleme yaptıkları için bu hücreler geç fazdadırlar. Bir yöne ait hedef hücresi ile YH' leri arasındaki bağlantılar ancak geç fazda olduğundan o hedef hücresi gösterdiği yön ile hedef arasında kalan alanı kodlayan hücrelerden bağlantı almaktadır. Bu şekilde oluşan hedef hücrelere ait ateşleme alanları hedef noktasının etrafında kümelenerek ajana hedef noktasını göstermektedirler. Örneğin kuzey hedef hücresi ajan hedefin kuzeyinde iken maksimum ateşleme yapmaktadır (Şekil 2.12).



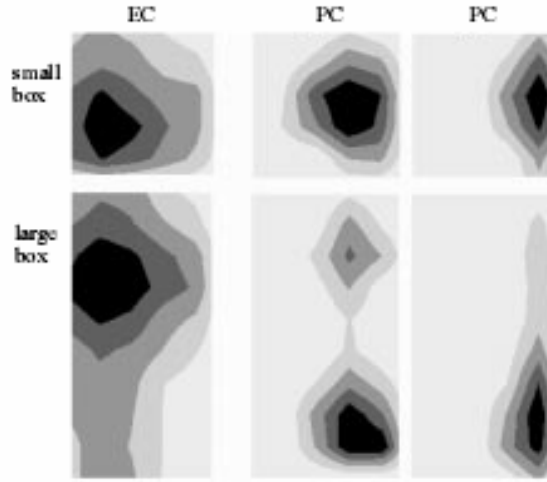
Şekil 2.12: Dört yönü temsil eden hedef hücrelerinin konik şekilleri ve hedef etrafındaki yerleşimleri. G harfi ile işaretlenen nokta hedef noktasıdır

Modelde başarımlar: Bu modelde robot Alice boyutları 50X50 cm ve 50X75 cm olan iki alanda denenmiştir. Robotun izlediği yollar bir tepe kamerası ile izlenmiş ve robotun üzerine yerleştirilen iki LED yardımı ile izlenen yol kaydedilmiştir. Şekil 2.13-a’ da kare alanda hedef olmadan robotun alan içinde dolaşmasını ve duvara olan uzaklık tahminleri görülmektedir. Şekil 2.13-b’ de ise bu alana hedef konduktan sonra daha önceden tecrübe ettiği alanda bu hedefe nasıl yöneldiği görülmektedir. Şekil 2.13-c ve Şekil 2.13-d’ de dikdörtgen alandaki hareketleri görülmektedir.



Şekil 2.13: Modelin performansı. a) Ajanın kare alan içersindeki keşif rotası. Kesikli çizgiler rotayı, noktalar ajan tarafından saptanan duvar uzaklığını göstermektedir. b) Keşif sonrasındaki navigasyon rotası daire şeklindeki işaret hedef bölgesini göstermektedir. c) Farklı bir noktaya konan hedefin navigasyonu, d) Ardından alanın genişletilmesinin sonuçları

Alan tek bir boyutta uzatıldığında alanı kodlayan YH ateşleme alanları da aynı doğrultuda uzayarak şekil değiştirmiştir. Hatta bazı ateşleme alanları koparak iki zirveli hale gelmişlerdir (61, 16). Fakat EH ateşleme alanlarına baktığımızda daha geniş hale gelmiş fakat maksimumlarının alan içerisinde bulunduğu nokta değişmemiştir (66) (Şekil 2.14).

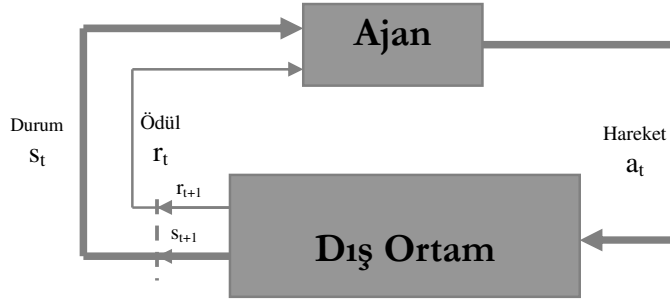


Şekil 2.14: Farklı boyutlu alanlardaki EH (EC) ve YH (PC) ateşleme alanları. Şekilde de görüldüğü gibi alan boyutları değiştirildiğinde EH ateşleme alanı aynı noktayı kodlarken, YH ateşleme alanınınunki değişmiştir.

2.8 Yön Bulma Problemine Pekiştirmeli Öğrenme (Reinforcement Learning) Algoritması ile Yaklaşım

2.8.1 Pekiştirmeli Öğrenme

Pekiştirmeli öğrenme algoritması, herhangi bir öğreticiye (*supervisor*) ihtiyaç duymayan, gerçek zamanlı bir algoritmadır (84, 45). Öğrenici (ajan) içinde bulunduğu duruma bağlı sayısal ödül sinyallerini hedefe giden çözümün optimizasyonunda kullanır. Genel olarak pekiştirmeli öğrenme algoritması, problem içersindeki durumlar ve bu durumlar karşısında yapılan hareketin getirdiği ödül ile ajanın hedefe giden bir politika belirlemesidir. Pekiştirmeli öğrenme metodunda ajan ile ortam arasındaki ilişki Şekil 2.15' deki gibi şematik bir şekilde gösterilebilir.



Şekil 2.15: Pekiştirmeli öğrenmede ajan-ortam ilişkisi. r_{t+1} bir sonraki ödül, s_{t+1} bir sonraki durum. (84)

Pekiştirmeli öğrenme sistemi dört alt kısımda incelenebilir (84):

- i) Politika: s_t durumundaki ajanın s_{t+1} durumuna geçerken vereceği hareket kararını belirler $\pi(s)$.
- ii) Ödül fonksiyonu (reward function): Ajanın bir sonraki duruma geçtiği hareketini değerlendirir (ödül veya ceza).
- iii) Değer fonksiyonu (value function): Durumlara ait değerleri oluşturur, uzun dönemde hangi durumların sistemi hedefe ulaştıracağını belirleyicisidir.
- iv) Dış ortam modeli: Dış ortam modeli oluşturulan senaryoda, probleme ait durumlar ve hareketlerin belirlenerek oluşturduğu plandır. Örneğin labirent probleminde durumların belirlenmesi ve bu durumlar içerisindeki ajanın yapacağı hareketler.

Pekiştirmeli öğrenme kapsamında üç temel algoritma vardır. Zamansal fark öğrenmesi (*temporal difference learning*) TD(λ), Q-öğrenme (Q-learning) Q(s,a) ve SARSA (state-action-reward-next state-next action) (84). Bu tez kapsamında Q-öğrenme algoritması kullanılmıştır.

Q-öğrenme: Pekiştirmeli öğrenme algoritmasında yapılan önemli atılımlardan biri de Q-öğrenme olarak bilinen *off-policy* TD kontrol algoritmasının geliştirilmesidir. Q-öğrenme algoritması durum hareket ikililerinin bir fonksiyonudur. Bu fonksiyon ve yenilenmesi Eşitlik 2.7' deki gibi tanımlanmaktadır (84).

$$Q(s_t, a_t) \leftarrow Q(s_t, a_t) + \alpha [r_{t+1} + \gamma \max_a Q(s_{t+1}, a) - Q(s_t, a_t)] \quad 2.7$$

Burada “s” , “t” anındaki durumu “a” ise “t” anındaki hareketi göstermektedir. α öğrenme hızını belirler $0 < \alpha < 1$, α ne kadar küçükse öğrenme o kadar yavaş olur fakat optimum sonuca daha çok yaklaşır. γ , küçültme faktörüdür (discount factor) $0 < \gamma < 1$ (84, 45). Bu eşitlik şu şekilde yorumlanmaktadır, ajan içinde bulunduğu durumdan bir diğerine geçerken, yeni durumun maksimum değeri ile eski durumunun değerini karşılaştırarak yaptığı hareketin ne derece iyi bir hareket olduğunu tespit eder ve yeni durum ile eski durumun değerlerinin farkını eski duruma ekler. Eğer yeni geldiği durum bir ödül bölgesi ise (hedef veya ara hedef) yapmış olduğu bu hareketin değeri ödül kadar artar. Yani ajan bir durumdan diğerine geçerken bu hareketin ne denli karlı bir hareket olduğunu eski durumun değerinde saklar. Ajan her zaman içinde bulunduğu durumun en değerli hareketini yapmaz, belirlenen politika çerçevesinde $1-\varepsilon$ olasılıkla rastgele bir yön seçebilir. Burada ε seçim politikasını belirlemektedir ve buna aç gözlülük politikası (*ε -greedy policy*) denir. Örneğin $\varepsilon = 0,1$ seçilirse ajan %10 olasılıkla farklı durumlara da yönelebilir (84).

Q-öğrenme bir diğer önemli parametre ise seçilebilirlik kalıntısıdır (*eligibility trace*). Seçilebilirlik kalıntısı bir durumun gerçekleşme sayısını tutan zamansal bir kayıttır, bu sayede olaylar ve deneme sayısı arasında köprü kurar. Kısacası seçilebilirlik kalıntısı hedefe ulaşma yolunda katkısı bulunan durumların kaydını tutan bir parametredir (84). Bu parametre, durum değerlerinin yenilenmesinde işleme girerek, o duruma gelmesinde katkısı olan tüm durumlara farkı yansıtmaktadır (Eşitlik 2.8).

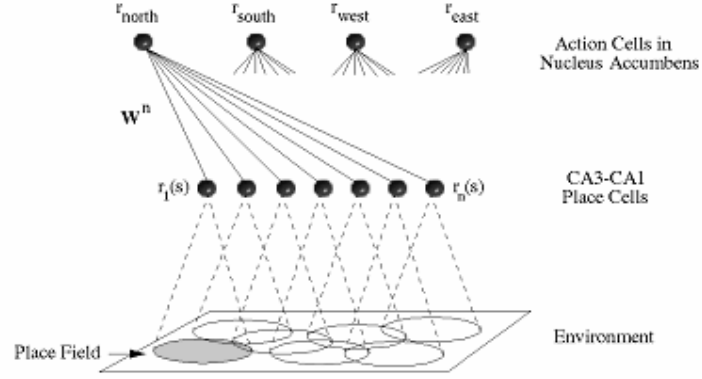
$$Q(s_t, a_t) \leftarrow Q(s_t, a_t) + \alpha [r_{t+1} + \gamma \max_a Q(s_{t+1}, a) - Q(s_t, a_t)] \times e(s_t, a_t) \quad 2.8$$

Pekiştirmeli öğrenme algoritmasının uygulandığı birçok problem vardır, fakat literatürlerde geçen, üç taş (*tik-tak-to*) oyunu, yamaç tırmanan araba problemi (mountain car), çubuk dengeleme (pole balancing), labirent öğrenme (maze learning) en klasik problemlerdendir. Bu tez kapsamında pekiştirmeli öğrenmenin özel bir şekli olan Q-öğrenme algoritması sürekli bir alanda ajanın navigasyonu, probleminin çözümünde kullanılmıştır.

2.8.2 A. Arleo, W. Gerstner (2000) (6)

Arleo ve Gerstner' in 2000 yılında yayınladıkları bu çalışma, hipokampal yer hücreleri ile nükleus akumbens arasındaki nöral bağlantı üzerinde yoğunlaşmaktadır. Yazarlar bazı nöro-fizyolojik çalışmalara da dayanarak (15, 68), hipokampal yer hücrelerinin nükleus akumbens' de (NA) bulunan lokomotor hareket hücre popülasyonunu sürdürdüğünü düşünmektedirler. Hipokampal yapıdan NA' a gelen bağlantıların olmasını ve ödül sinyalini taşıyan dopaminerjik nöronların da NA'a bağlantılarının bulunmasını buna bir kanıt olarak göstermektedirler. Yazarlar bu sonuçlardan yola çıkarak, ödül tabanlı bir uzaysal öğrenmenin modelini bu temellere dayanan pekiştirmeli öğrenme algoritması ile gerçekleştirmektedirler. Makale görsel girdilerden YH' lerinin ateşleme alanlarının oluşmasına kadarki süreci de işlemesine karşın, çalışmanın bu kısmının zaten bu tez kapsamında ayrıntılı bir biçimde işlenen Burgess ve arkadaşlarının 1994 ve 1997 (16, 62) yıllarında yayınladıkları modelleri temel alınmasından dolayı, modelin YH ateşleme alanlarının oluşmasından sonraki hareket hücrelerinin (ya da hedef hücrelerinin) ateşleme alanlarının pekiştirmeli öğrenme algoritması ile nasıl oluşturulduğu ve bu şekildeki bir kodlama ile ajanın hedefe nasıl yöneldiği incelenmiştir. Bu modelde simülatif araç olarak K-Team tarafından üretilen robot Alice kullanılmıştır.

YH' leri ile hareket hücreleri arasındaki sinaptik bağlantıların yenilenmesi yani hedef noktasının öğrenilmesi şu şekilde olmaktadır: Ajanın bulunduğu nokta s , NA' daki bir hareket hücresi de a olsun. Bir i YH' sinin bu noktadaki ateşlemesi r_i ' dir ve kuzey, güney, doğu, batı olarak tanımlanan hareket hücrelerinden birinin ateşleme hızı da r_a ' dır. YH' leri ajanın konumunu $\mathbf{r}(s)=[r_1(s), r_2(s), \dots, r_n(s)]$ ile kodlamaktadır. Burada n hipokampal YH' lerinin sayısını göstermektedir. $\mathbf{w}^a = (w_1^a, w_2^a, \dots, w_n^a)$ a hareket hücrelerine YH' lerinden gelen sinaptik bağlantıları temsil etmektedir (Şekil 2.16).



Şekil 2.16: YH birimleri ile hareket hücreleri arasındaki sinaptik bağlantılar. Hareket hücreleri dört ana yönü temsil etmektedir. (6)

Hareket hücrelerinin ateşleme hızları r_a YH ateşleme hızlarının ağırlıklı toplamından oluşmaktadır (Eşitlik 2.9). Ajan denemeleri sırasında iki şekilde hareket yapmaktadır, içinde bulunduğu durumun değerine bağlı olarak hedefe giden

$$r_a(s) = \sum_{i=1}^n w_i^a r_i(s) \quad 2.9$$

yolu pekiştirebilir (*exploitation*), veya tamamen yeni bir yola yönelerek yeni durumları dener (*exploration*). Pekiştirmeli öğrenme bölümünde de bahsedildiği gibi bu ϵ -greedy diye adlandırılan bir hareket politikasıdır. Bu çalışmada ϵ -greedy 0.1 olarak alınmıştır yani ajan %10 olasılıkla yüksek değerli durum yerine rastgele bir yön seçmektedir.

Ajan her Δt zaman adımında hareket hücreleri ile YH' leri arasındaki bağlantıları yenilemektedir. Bu Q-öğrenme algoritması ile gerçekleşmektedir (Eşitlik 2.10). Burada α öğrenme hızını, γ küçültme faktörünü göstermektedir ve 0 ile 1

$$\Delta w^a = R_{t+1} + \alpha \left[\gamma \max_a r_a(s_{t+1}) - r_a(s_t) \right] \times e_t \quad 2.10$$

arasında değerler almaktadır. R_{t+1} , s_{t+1} durumundaki ödül sinyalidir. Eğer bir sonraki durumda hedef bulunuyorsa bu hareketi yaptıran hareket hücresinin bağlantılarına bu ödül değeri de eklenmektedir. Ajanın hedefi içinde bulunduğu durum ile bir sonraki

durum arasındaki farkı minimize etmektir, yani zamansal farkı sıfırlamaktır. Bu sistemin nöro-fizyolojik karşılığı şu şekilde açıklanmaktadır: Memeli orta beyinde bulunan dopaminerjik nöron aktiviteleri beklenen ve gerçek ödül uyarımları arasındaki farkı kodlamaktadır. Bu şekilde zamansal fark sinaptik bağlantıları yenilemektedir. Böylece dopaminerjik öğrenme gerçekleşmektedir (15, 68). Sinaptik bağlantıların yenilenmesinde kullanılan önemli bir parametre de seçilebilirlik kalıntısıdır (*eligibility trace*). e_t ile gösterilen t anındaki seçilebilirlik kalıntısı, ajanın içinde bulunduğu duruma gelmesine katkısı olan durum hareket ikililerinin kaydını tutmaktadır. Yani bir duruma kaç kere gelindiği seçilebilirlik kalıntısı içerisinde saklanır. Bu önemli parametre optimum sonuca daha hızlı ulaşılmaya yardımcı olmaktadır. Seçilebilirlik kalıntısının yenilenmesi ajanın *exploratory* veya *exploiting* hareket seçmesine bağlıdır. Yani seçilen yönde veya rastgele bir yönde ilerlemesine bağlıdır (Eşitlik 2.11).

$$e_t = r(s_t) + \begin{cases} \lambda e_{t-1} & \Rightarrow \text{exploiting} \\ 0 & \Rightarrow \text{exploring} \end{cases} \quad 2.11$$

Burada λ kalıntı erime parametresidir (*trace decay parameter*). Bu parametre kullanılmayan durumların oluşturduğu sinaptik bağlantıların zamanla geri çekilmesini sağlamaktadır, yani unutma parametresidir. Seçilebilirlik parametresinin ilk değeri sıfırdır ($e_0=0$).

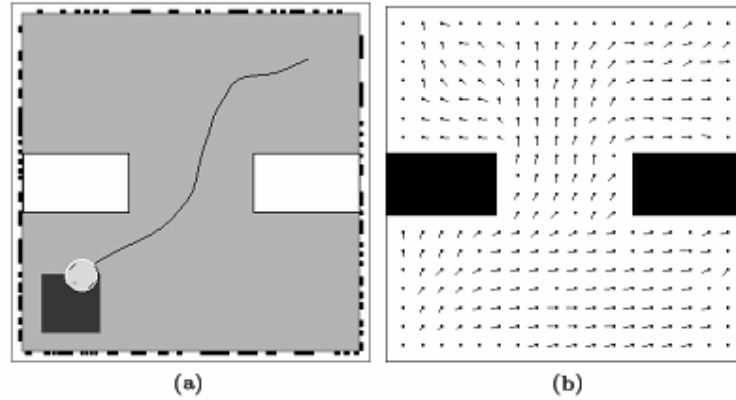
Ajanın hedefi bulma performansı deneyleri için alan içerisinde özel bir hedef bölgesi tanımlanmıştır. Bu çalışmada aynı zamanda alan içerisinde engeller de bulunmaktadır. Her denemede robot alan içerisinde rastgele bir noktaya konmuş ve denemeler ajan hedefe ulaşınca kadar devam ettirilmiştir. Öğrenme boyunca oluşan hareket hücre ateşleme alanları daha sonra popülasyon vektörlerinin hesaplanmasında kullanılmıştır. Robotun s pozisyonu için, hareket şu şekilde tanımlanmıştır (Eşitlik 2.12).

$$a'(s) = \frac{\sum_{a \in A} a r_a(s)}{\sum_{a \in A} r_a(s)} \quad 2.12$$

Burada a hareket hücreleri $A=\{\text{kuzey, güney, batı, doğu}\}$ kümesinin bir elemanıdır ve $a_n = \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix}, a_s = \begin{pmatrix} 0 \\ -1 \end{pmatrix}, a_w = \begin{pmatrix} -1 \\ 0 \end{pmatrix}, a_e = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix}$ olmak üzere, birim vektörler şeklinde tanımlanmıştır. Ödül fonksiyonu ise hedef bölgesinde 1, duvar veya engellere geldiğinde -0.5 ve diğer durumlarda 0 olacak şekilde tanımlanmıştır. ε -greedy klasik pekiştirmeli öğrenme algoritmalarının aksine zaman adımları ile değişen dinamik bir fonksiyon olarak tanımlanmıştır (Eşitlik 2.13).

$$\mathcal{E}(t) = \frac{e^{(\beta_t)} + k_1}{k_2} \quad 2.13$$

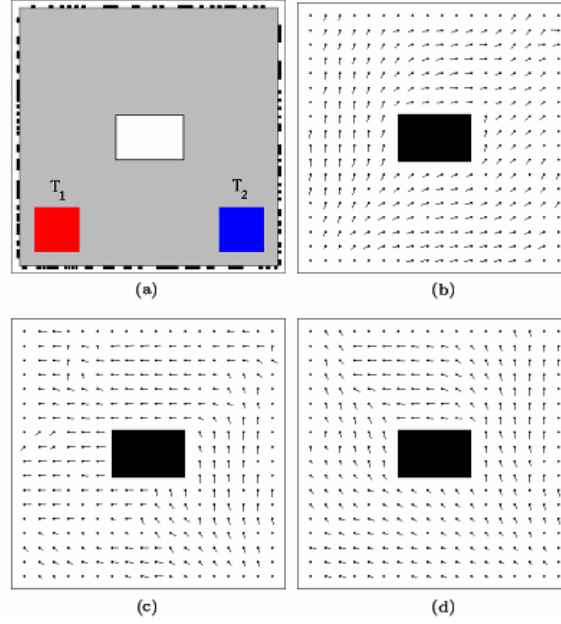
Burada $\beta=0.068$, $k_1=100$, $k_2=1000$ olarak belirlenmiştir. Bu şekilde ε -greedy, $t=0$ anında $\varepsilon=0.101$, $t=100$ anında $\varepsilon=1.0$ arasında değerler alan dinamik bir yapıya sahip olmaktadır. Hedefe ulaşıldığı her adımda “ ε ” ilk değerine geri dönmektedir. Bu sayede hedefe ulaşma geciktikçe rastgele arama olasılığı artmaktadır. Şekil 2.17’ de ajanın tek hedefli bir senaryoda hedefe nasıl ulaştığı ve bu navigasyona ait popülasyon vektör haritası görülmektedir.



Şekil 2.17: Model performansı a) Ajanın öğrendiği hedef bölgesine nasıl ulaştığı görülmektedir. Beyaz objeler engelleri, koyu kare bölge hedefi göstermektedir. b) Popülasyon vektörü haritası

Deney sırasında ajanın hedef bölgesini öğrenebilmesi için farklı noktalardan başladığı 50 tekrar yapılmıştır. Bunun yanında model birden fazla hedefin olduğu ortamda da çalıştırılmıştır (Şekil 2.18). Bu deneyde T_1 ve T_2 olmak üzere iki hedef

belirlenmiştir. Hareket hücreleri katmanında her hedefe ait 8 adet hareket hücresi oluşturulmuştur, bu hücrelerin ateşleme hızları $r_a^{T_i}(s)$ olarak tanımlanmaktadır.



Şekil 2.18: İki hedefli alanda model performansı a) Arenaya yerleştirilen iki farklı hedef görülmektedir. b) T_1 ' e ait popülasyon vektör haritası. c) Robot, T_1 hedefine odaklanmış iken T_2 hedefinin öğrenildiği popülasyon vektör haritası. d) T_2 ' ye ait popülasyon vektör haritası.

Modelin son performans şekillerinde başarılı bir şekilde çalıştığı görülmektedir. Ayrıca bu modelin başarılı olduğu bir başka nokta ise hipokampal yer hücreleri ile hareket hücreleri arasında gelişen olaylara bir açıklık getirmiş olmasıdır. Bundan önce irdelenen modellerde hareket hücreleri tanımı biyolojik bakımdan desteksiz kalmaktaydı.

ARAÇLAR ve YÖNTEM

Hipokampus modellemesi ve uzaysal öğrenme üzerine yapılan bu çalışma, literatürden bulunan üç modelleme çalışması temel alınarak (6, 16, 62), MatLab programlama ortamında gerçekleştirilmiştir. Model çalışmalarından ikisi Burgess ve arkadaşlarından oluşan belli bir guruba aittir. Modeller birbirlerine temelde benzeseler de model algoritmalarındaki farklı sayıdaki katman ve farklı görsel girdi tanımlamaları ile bir araştırmanın süreçlerini oluşturmaktadırlar. Arleo ve Gerstner tarafından 2000 yılında yayınlanan üçüncü modele (6), ajanın hedefi bulma hareketlerine, nukleus akumbens ve hipokampal yer hücreleri arasındaki sinaptik bağlantıları ve ödül sinyallerini taşıyan dopaminerjik nöronların bu sisteme katılması gerçeklerine dayandırarak, ödül tabanlı yeni bir öğrenme modeli önermektedir. Fakat bu ve diğer iki makalede de modele ait açık bir bilgisayar kodu bulunmamaktadır. Ayrıca yazarlar makalelerde modelleri bütün önemli noktaları ile anlatmış olsalar bile, bir makalede ayrılan yerin kısıtlı olmasından dolayı kendilerince gerekli görmedikleri fakat modelin başarılı bir şekilde çalışmasında önemli olan bazı parametrelerin üzerinde durmamışlardır. Yapılan bu tez çalışmasında hipokampus yapısı çeşitli makale ve kitaplardan incelenerek ve hipokampus fizyolojisi hakkında bilgiler edinilerek, bilgisayar simülasyonu yeni baştan oluşturulmuş ve makalelerde yeterince açıklık getirilmeyen parametre ve bulgular ayrıntılı bir biçimde incelenmiştir.

Bu tez çalışmasında MatLab programının kullanılmasının nedeni, model içerisinde incelenmek istenen parametrelerin değişimlerinin grafikler yardımı ile irdelenebilmesidir. Ayrıca program, modelin çalışmasının değerlendirildiği olay örgüsünün görsel simülasyonlarının yapılmasında da oldukça kolaylık sağlamaktadır.

Modelleme çalışması sırasında hipokampal yapıyı oluşturan katmanlar birer fonksiyon şeklinde teker teker oluşturulmuş ve her biri ayrıntılı bir şekilde birbirinde bağımsız olarak incelenmiştir. İlk olarak algılayıcı hücreler katmanı oluşturulmuştur. Algılayıcı hücreler, ajanın içinde bulunduğu alanın duvarlarına veya alan içerisine yerleştirilmiş işaretlere olan dik uzaklığını algılayan ve bu giriş değerlerini belli bir kural çerçevesinde entorhinal hücre gurubuna aktaran giriş birimleridir.

İkinci olarak entorhinal hücre katmanını modelleyen bir fonksiyon yazılmıştır. Entorhinal hücre katmanı, birbirleriyle kesişen duvarlara ait algılayıcı hücrelerin ikili kombinasyonları ile bağlantı yapmaktadır

Üçüncü olarak uzaysal öğrenmenin odağında bulunan yer hücreleri oluşturularak, yer hücre aktivitelerinin belli bir alanı nasıl kodladığı ve yer hücre ateşleme alanlarının ne anlama geldiği irdelenmiştir.

Son olarak hedef hücrelerinin oluşturulduğu ve popülasyon vektörünün hesaplandığı fonksiyon yazılarak, yer hücreleri ile hedef hücreleri arasındaki bağlantılar ve hedef hücre aktivitelerinin ajanı hedefe nasıl yönlendirdiği konusunda çalışmalar yapılmıştır. Bu çalışma sırasında ajanın hedefe ulaşma başarısı simülasyonlar yardımı ile görsel olarak incelenmiştir.

Bu çalışma, içeriğinden de anlaşıldığı gibi, deneysel bir çalışma olmadığı için bilgisayar haricinde herhangi bir araç kullanılmamıştır.

BULGULAR

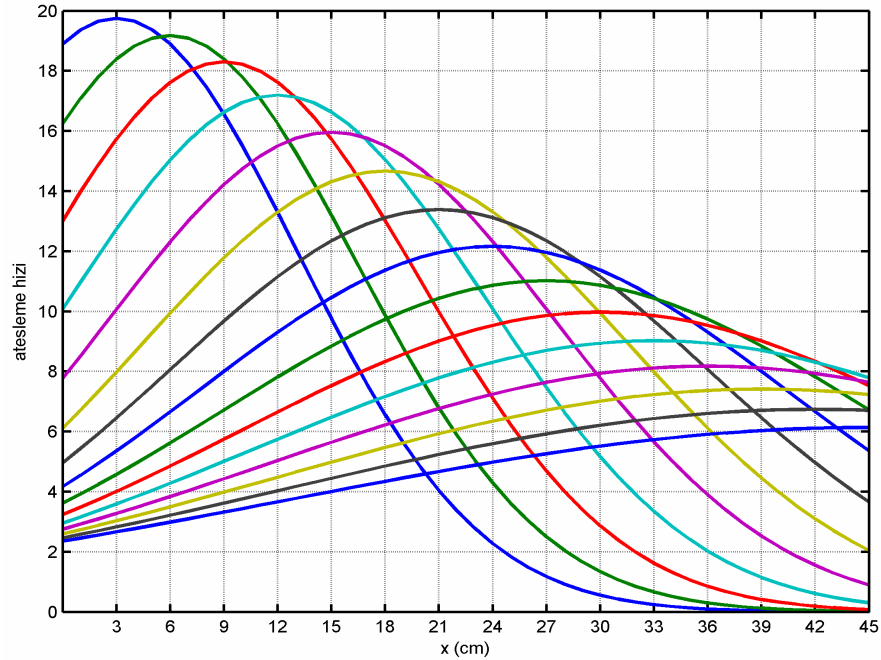
4.1 Model 1

Bu model, sıçan hipokampus' u üzerinde yapılan fizyolojik çalışmalar sonucu ortaya çıkan bulgular doğrultusunda, N. Burgess, J. G. Donnett, K. J. Jeffrey ve J. O'Keefe tarafından 1997 yılında yapılan bir modelleme çalışması referans alınarak yapılmıştır (62). N. Burgess ve meslektaşlarının yaptığı çalışmada sıçanı temsil eden ajan olarak Alice adı verilen bir robot kullanmışlardır. Bu çalışmada ise hipokampus yapısı, yer hücrelerinin uzaysal kodlaması ve ajan hareketleri bir bilgisayar programı ile simüle edilmiştir. Modelde hipokampus yapısı, algılayıcı hücre birimlerinden aldığı bilgileri işleyen, entorhinal hücre, yer hücresi ve hedef hücre katmanlarından oluşmaktadır. N. Burgess ve J. O'Keefe' nin 1994' de (16) yaptıkları modellerden farklı olarak bu modelde subikular hücre katmanı kullanılmamıştır. Birçok modelde görsel bilgi olarak, alanda belirgin ve düzenli işaretler kullanılmaktadır. Bu modelde ise ajan görsel giriş bilgisi olarak, alanın dört duvarı ile ajan arasındaki mesafe bilgisi kullanılmaktadır. Ayrıca diğer modellerin aksine bu modelde kafa yön hücreleri yerine farklı bir metot uygulanmıştır. Bu metoda göre ajan doğrudan hedef üzerine konularak hedef hücrelerinin hedefin yerini kodlamaları sağlanmıştır. Bu modeldeki amaç, yer hücrelerinin ajanın içinde bulunduğu alanı nasıl kodladığını, uzun dönemli sinaptik değişimleri, bu değişimler sonucu ajanın alanı nasıl öğrendiğini ve çeşitli parametrelerin yer hücrelerinin uzaysal kodlamaları üzerindeki etkilerini bir bilgisayar simülasyonu ile gözlemlemektir.

4.1.1 Algılayıcı Hücreler

Bu modelde algılayıcı hücreler, ajanın içinde bulunduğu alanın duvarlarına olan dik uzaklığı algılayan ve bu giriş değerlerini belli bir kural çerçevesinde entorhinal hücre gurubuna aktaran giriş birimleridir. Algılayıcı hücre birimleri ile neokorteks ve asosiyasyon alanlarından gelen algısal bilgiler temsil edilmek istenmiştir (69, 93). Modelde 45 cm uzunluğundaki her bir duvara ait 15 adet algılayıcı hücre oluşturulmuştur. Bunun nedeni her bir algılayıcı hücrenin 3 cm aralıklarla maksimum ateşleme frekansına sahip olmasıdır. Algılayıcı hücre birimlerinin ateşleme

frekansları Eşitlik 2.5 ile hesaplanmaktadır. Bu eşitlik ateşleme frekanslarının, ajanın duvarlardan olan uzaklığına bağlı olarak σ standart sapma ile Gauss dağılımına uygun bir şekilde değerler aldığını göstermektedir. Bu modelde standart sapma sabiti $\sigma_0=10$, $L=15$ ve $A=500$ olarak alınmıştır. Ajan, alan içerisinde sistematik olarak (0,0) noktasından, (45,0) noktasına doğru 1 cm aralıklar ile ilerletilerek, batı duvarına ait algılayıcı hücre ateşleme değerleri kaydedilmiştir. Şekil 4.1' de görüldüğü gibi her bir hücreye ait ateşleme cevapları farklı genlik ve farklı genişlikte gauss eğrileri vermektedir. Bu sayede algılayıcı hücre aktiviteleri ajan ile duvarlar arasındaki uzaklık bilgisini kodlamaktadır. Birinci hücrenin cevap eğrisi incelendiğinde görülüyor ki ajan duvardan 3 cm uzaklığa geldiğinde cevap eğrisi maksimum değerine ulaşmaktadır. Devamında ajan duvardan uzaklaştıkça ateşleme frekansı azalmaktadır. Bütün hücrelerin cevap eğrilerine baktığımızda maksimum ateşleme uzaklığı arttıkça eğrilerin yayvanlaştığı görülmektedir. Bunun nedeni standart sapmanın maksimum cevap uzaklığına bağlı olmasıdır (bkz. Eşitlik 2.6).



Şekil 4.1: Algılayıcı hücre cevap eğrileri. 45x45 cm'lik arenada ajan $x=0\text{cm}$ den $x=45\text{cm}$ doğrultusunda ilerlerken batı duvarına ait algılayıcı hücre değerlerinin oluşturduğu eğrinin yaygınlığı artarken tepe noktası da sağa doğru kaymaktadır.

4.1.2 Algılayıcı Hücreler ile Entorhinal Hücreler Arasındaki Bağlantılar

Algılayıcı hücreler (AH) ile entorhinal hücreler (EH) arasındaki bağlantıların ağırlık değeri daima 1' dir. Yani AH' ler ile EH' ler arasında katı bir fiziksel bağlantı vardır. Bunun dışında EH' lere bütün AH' ler bağlanmaz. Modelde alanın birbirlerine dik kenarlarına ait iki algılayıcı hücre bir entorhinal hücreye bağlanmaktadır (şekil 3.2). Örneğin kuzey ve doğu duvarına ait birinci algılayıcı hücreler entorhinal hücre dizisinin birinci hücresine, yine kuzey duvarına ait 1. AH ile doğu duvarlarına ait 2. AH, EH dizisinin 2. hücresine bağlanmaktadır. Model kurulurken AH setleri kuzey, doğu, güney ve batı olarak dizildikleri için, EH dizisindeki ilk $15 \times 15 = 225$ hücre kuzey-doğu eşleşmesine, ikinci 225 hücre doğu-güney eşleşmesine, üçüncü 225 hücre güney-batı eşleşmesine ve son 225 hücre de batı-doğu eşleşmesine ait EH' lerdir. Ajanın alanı dolaşması sırasında bu bağlantılarda herhangi bir değişme veya yenilenme olmamaktadır.

4.1.3 Entorhinal Hücreler

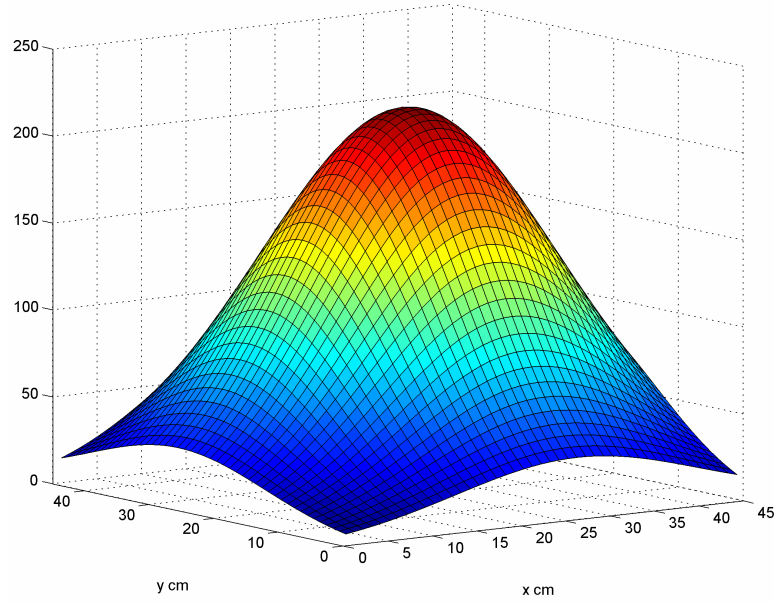
Bir EH' nin ateşleme hızı ona bağlanan iki hücrenin ateşleme hızlarının ağırlıklı çarpımından oluşur (Eşitlik 4.1).

$$r_{EC_k}^{NE} = (w_{ki} \times r_i^N) \times (w_{kj} \times r_j^E) \quad 4.1$$

Modelimizde her duvara ait 15 adet olmak üzere toplam 60 AH vardır. Dik kenarlara ait (kuzey-doğu, doğu-güney, güney-batı, batı-kuzey) AH' ler ikili kombinasyonlar halinde birer entorhinal hücreye bağlandıklarından $15 \times 15 \times 4 = 900$ adet entorhinal hücre oluşmaktadır.

Algılayıcı hücreler bölümünde de bahsettiğimiz gibi, her bir AH farklı uzaklık değerleri için maksimum ateşleme hızı gösterir. Bundan dolayı her bir entorhinal hücrenin alan içerisinde maksimum ateşleme hızının olduğu bir nokta vardır. Ajan bu noktadan uzaklaştıkça o entorhinal hücrenin ateşleme frekansı da düşer. Çünkü bir EH' nin ateşleme davranışı ona bağlı AH' lerin ajanın iki boyutlu uzaydaki konumuna bağlı olarak verdiği ateşleme cevap eğrilerinin çarpımından oluşmaktadır. Ajanın alan içerisinde sistematik olarak gezdirerek (1 cm aralıklar ile oluşturulan *grid* de) EH ateşleme hızları kaydedilmiştir. Herhangi bir EH' ye ait ateşleme hızlarını x

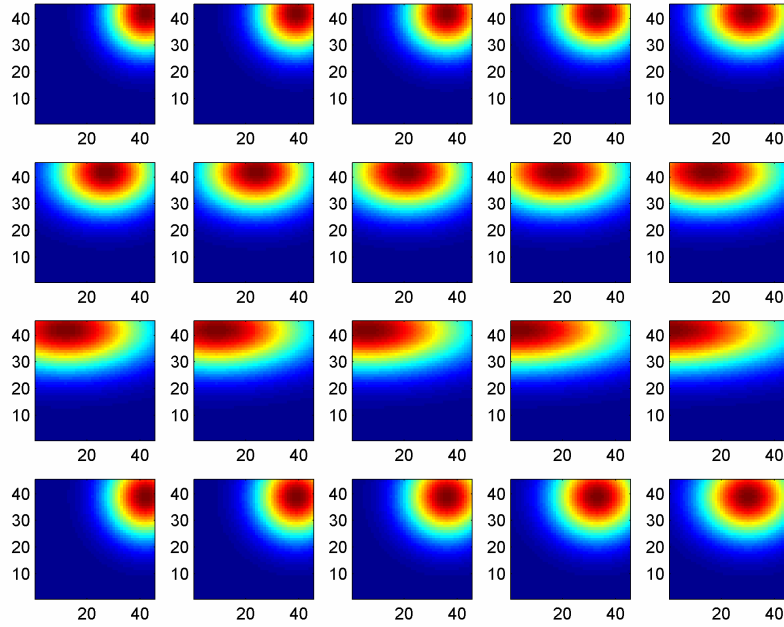
ve y koordinatlarına bağlı olarak çizdirdiğimizde (şekil 4.2), belli bir noktada maksimumu olan Gauss alanına benzediği görülmüştür.



Şekil 4.2: Bir entorhinal hücrenin, ajanın konum fonksiyona bağlı ateşleme hızı grafiği. Burada x doğu duvarına, y ise kuzey duvarına olan uzaklıktır. Ateşleme hızı birim zamandaki aksiyon potansiyeli sayısıdır. Burada birim zaman teta sinyalinin bir periyodu olan $0.1s'$ dir

Kuzey ve doğu duvarlarına ait algılayıcı hücrelerin çaprazlanmasından oluşan entorhinal hücrelerin ilk 20'sinin ayrı ayrı ateşleme alanlarına bakacak olursak (Şekil 4.3), bazılarının simetrik bazılarının yayvan olduğu görülmektedir. Bunun nedeni algılayıcı hücre eşleşmeleridir. Örneğin şekil 4'deki ilk kare incelendiğinde kuzey duvarına 3 cm uzaklıkta maksimum ateşleme yapan algılayıcı hücre ile doğu duvarına 3 cm uzaklıkta maksimum ateşleme yapan algılayıcı hücrenin çaprazlanmasından oluşan entorhinal hücrenin ateşleme alanı görülmektedir. Bu alan eşit uzaklığa duyarlı algılayıcı hücrelerin ateşleme hızlarının çarpımından oluşan entorhinal hücreye ait olduğu için simetrik bir şekil alır. Diğer hücrelerin ateşleme alanlarına bakıldığında, alanlarının yayvanlaştığı ve maksimumlarının kaydığını görülür. Örneğin 15. hücrenin ateşleme alanı kuzey duvarına ait 3 cm uzaklığa duyarlı ve doğu duvarına ait 45 cm uzaklığa duyarlı algılayıcı hücrelerin çaprazlanmasından oluşmaktadır. Bundan dolayı maksimumu $x = 3\text{cm}$, $y = 45\text{cm}$ noktasında ve yayvan bir yapıdadır. Yayvan bir yapıya sahip olmasının nedeni, 45

cm uzaklığa duyarlı algılayıcı hücrenin cevap eğrisinin standart sapmasının büyük olmasıdır.



Şekil 4.3: Entorhinal hücre ateşleme alanları. Kuzey-doğu çaprazlamasından oluşan entorhinal hücrelerin ilk 20 tanesinin ateşleme alanları. Burada ajanın içinde dolaştığı alan 45x45 cm boyutlarında kare bir arenadır.

Yukarıda verilen örneklerde olduğu gibi entorhinal hücreler çevreden gelen duyuşal girdileri yer hücrelerinin kullanabileceği şekle dönüştüren birimlerdir (16). EH' lerin uzaysal kodlamadaki önemi nörofizyolojik araştırmalarda şu şekilde vurgulanmıştır:

Hipokampal formasyona iki ana sinyal girişi vardır. Bunlardan biri alt-kortikal alanlardan gelen ve forniks fiber demetleri ile hipokampus'a iletilen sinyallerdir. Diğeri ise neokorteks alandan gelen sinyallerdir. Bu sinyaller EK üzerinde toplanırlar ve daha sonra perforant yollar aracılığı ile hipokampus'a iletilirler (1, 67, 93). Bir başka değışle entorhinal bölge, hipokampal formasyonun kortekse açılan kapısıdır.

4.1.4 Teta Sinyali ve Faz Kodlamaları

Hipokampal teta ritmi 10-14 Hz aralığında periyotları olan bir EEG sinyalidir (16). Lokomotor aktiviteler sonucu ortaya çıkan teta ritmi iki faza ayrılmaktadır ve

yer hücre ateşlemeleri ile bu fazlar arasında sistematik bir ilişki vardır. Bölüm 2.5’ de de anlatıldığı gibi doğrusal rota üzerinde ilerleyen bir sıçan, herhangi bir yer hücresinin ateşleme alanına girerken, o yer hücresinin teta sinyal döngüsü içerisinde geç fazda ateşleme yaptığı, sıçan ateşleme alanını geçerken aynı yer hücresinin teta sinyali döngüsünde erken fazda ateşleme yaptığı bilinmektedir (20, 58, 59).

Bu modelde de bu tür bir faz kodlaması kullanılmıştır. Her adım bir teta ritmi olarak modellenip, iki faza ayrılmıştır. Erken fazda ajanın arkasında kalan köşeye ait entorhinal hücreler aktif durumda iken diğer köşelere ait entorhinal hücreler suskun durumdadırlar. Geç fazda ise ajanın önündeki köşeye ait entorhinal hücreler aktif iken diğer köşelere ait entorhinal hücreler susturulmaktadır. Örneğin ajanın kuzey-doğu yönünde yöneldiğini düşünürsek, teta ritminin erken fazında güney ve batı duvarlarına ait algılayıcı hücrelerin çaprazlanmasından oluşan entorhinal hücre aktiviteleri aynen kalırken diğer köşelere ait entorhinal hücre aktiviteleri sıfırlanmaktadır. Geç fazda ise kuzey ve doğu duvarlarına ait algılayıcı hücrelerin çaprazlanmasından oluşan entorhinal hücre aktiviteleri aynen kalırken diğer köşelere ait entorhinal hücre aktiviteleri sıfırlanmaktadır. Bilgisayar simülasyonunda hangi köşenin ajanın önünde hangisinin arkasında kaldığı şu şekilde belirlenmiştir. Ajanın, 0° derece dahil olmak üzere 90° ye kadar olan yayda kuzey doğu yönüne, 90° derece dahil olmak üzere 180° ye kadar olan yayda kuzey batı yönüne, 180° dahil 270° ye kadar olan yayda güney batı yönüne, 270° dahil 360° ye kadar olan yayda güney doğu yönüne baktığı düşünülmüştür.

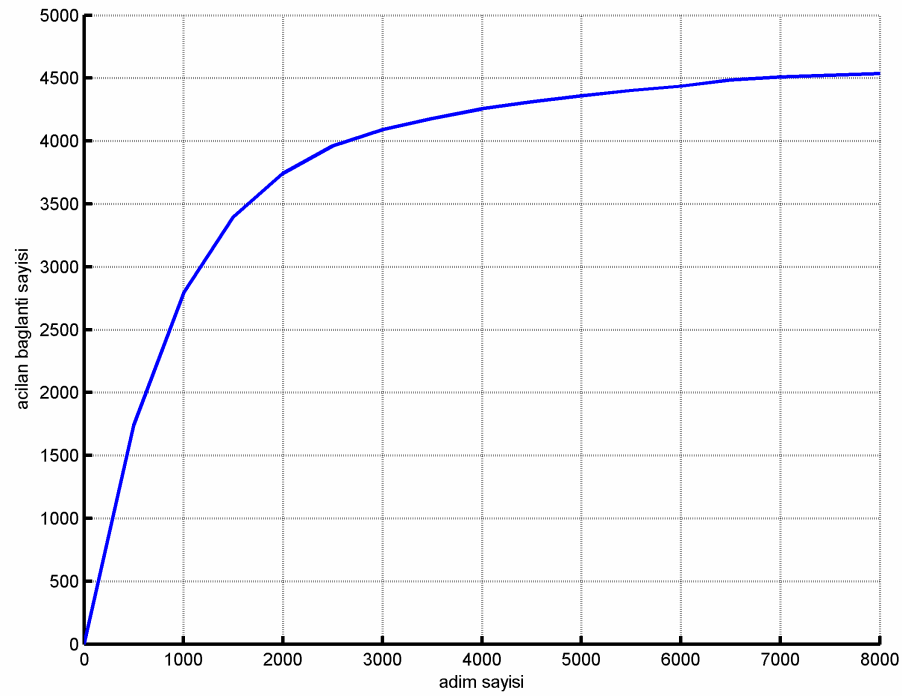
4.1.5 Yer Hücreleri ile Entorhinal Hücreler Arasındaki Bağlantılar ve Öğrenme

Entorhinal hücre (EH) katmanı ile yer hücre (YH) katmanı arasındaki bağlantılar uzaysal öğrenmenin gerçekleştiği birimdir (19, 62). Daha önce entorhinal hücreler bölümünde de bahsettiğimiz gibi, entorhinal korteks’ i modelleyen 900 adet entorhinal hücre birimi vardır. Bu 900 EH’ ye karşılık gelen 900 tane yer hücre birimi oluşturulmuştur. İlk başta, yani ajan öğreneceği çevreyi araştırmaya başlamadan önce, her bir YH’ si EH katmandaki rastgele seçilen bir hücre ile ağırlık değeri “1” (açık) olacak şekilde bir bağlantı yapmaktadır. *i*’ inci YH’ sini ele alacak olursak, başlangıçta *i*’ inci YH ile EH’ ler arasından hangisinin bağlantısının açık olacağı rastgele belirlenmektedir. Rastgele atanan bu bağlantı, o YH’ sine ait

ateşleme alanının sonraki yerini belirleyecek bir tohum olarak düşünülebilir (16). Ajan alanı dolaştıkça, bağlantılar rekabetçi öğrenme kuralları içinde değişime uğrar ve yeni bağlantılar oluşur.

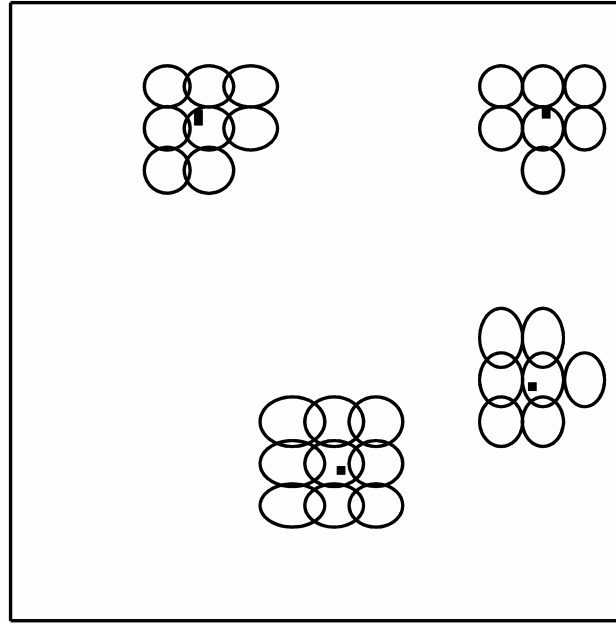
Bu modelde rekabetçi öğrenmenin (competitive learning) değişik bir şekli kullanılmaktadır (16, 36, 62). EH' ler ile YH' leri arasındaki bağlantılar "0" veya "1" olarak ikili değerler alır. Her bir teta adımında (0.1s) maksimum ateşleme yapan belli sayıdaki YH ile, algı alanı yakınında maksimum ateşleme yapan belli sayıdaki EH arasındaki bağlantılar "1" değerini alır, yani kapalı durumdan açık duruma geçer. Bu durum, "kazanan hepsini alır" paradigması ile açıklanır (16), katmanlar içerisinde en aktif olan belli sayıdaki hücre arasındaki bağlantı kapalıdan açık duruma geçer. Modelde rekabetçi öğrenme algoritmasının kullanılmasının nedeni, kararlı ateşleme alanlarını hızlı bir biçimde oluşturmaktır. *Back propagation* gibi, daha karmaşık kuralları olan algoritmalar uygulama bakımından daha yavaşlardır. Aynı zamanda rekabetçi öğrenmenin *unsupervised* doğası, *supervised* öğrenme algoritmalarında olduğu gibi, ajanın bazı şeyleri önceden bilinmesi (teaching input) durumunu ortadan kaldırmaktadır (16, 36).

Modelde, ajan her teta periyodunda bir adım atmaktadır ve her teta periyodu erken ve geç faz olarak iki faza ayrılmıştır. Ajanın her adımında, konumu değiştiğinden algılayıcı hücre değerleri değişmekte ve buna bağlı olarak EH birimlerinin ateşleme hızları değişmektedir. O anki konumuna ve yönüne göre erken fazda daha fazla ateşleme yapan 4 EH birimi ile en fazla ateşleme hızına sahip YH birimi arasında yeni bağlantılar geri dönüşsüz bir biçimde açık duruma geçerler. Bu işlem aynı teta döngüsü içerisinde geç fazda bulunan EH' ler için de uygulanır. Bu durumda, her adımda EH' ler ile YH' leri arasındaki açık bağlantı sayısı artar (Şekil 4.4). Araştırma fazında, ajanın alanı öğrenmesi için alan içerisinde 6000 adım atması yeterli görülmüştür. Bu, denemeler sonucu ortaya çıkan bir rakamdır (16, 62). Şekil 4.4' de de görüldüğü gibi 6000 adımdan sonra EH' ler ile YH' leri arasındaki açılan bağlantı sayısı değişmemekte ve kararlı bir duruma gelmektedir. Burada 6000 adım ajanın alanı 10 dakika araştırmasına karşılık gelmektedir, gerçekte de yapılan fizyolojik araştırmalar sonucu 10 dakikalık araştırmanın kararlı yer hücre ateşleme alanlarının oluşmasında yeterli olduğu görülmüştür (91).



Şekil 4.4: Adım sayısına karşılık EH' ler ile YH' leri arasındaki ağırlık değeri 0 dan 1' e geçen bağlantıların sayısı karşılaştırılması.

Bu şekilde yeni bağlantıların oluşması ile beraber, alan içerisindeki belli bölgelerde yüksek aktiviteye sahip EH birimleri bir üst katmanda uzaysal bakımdan daha da güçlü bir anlamı olan YH birimlerini oluşturmaktadır. Örneğin 6000 adım sonrasında i' inci YH' sine baktığımızda, bu YH' sine belli bir bölgede yüksek aktiviteye sahip EH' lerin bağlandığını görürüz. Bu sayede uzaysal bir konumu işaretleyen i' inci YH' sinin aktivitesi, o konumda en büyük aktivite gösteren belli sayıdaki EH aktivitelerinin toplamından oluşmaktadır. Şekil 4.5' e baktığımızda bazı YH birimlerinin ateşleme alanlarının maksimumları ve bu YH birimlerine bağlı EH birimlerinin ateşleme alanlarının maksimumlarının %99' una denk gelen kontur çizgileri görülmektedir. Bu şekilde de görüldüğü gibi siyah, kare işaretleyici ile belirlenmiş YH' sinin ateşleme alanının maksimumu, o YH birimine bağlı EH birimlerinin ateşleme alanlarının merkezinde bulunmaktadır. Yani bu bölge maksimumları farklı noktalarda bulunan 10 EH birimi yerine, daha güçlü aktiviteye sahip tek bir YH birimi ile temsil edilmektedir. Böylece tüm alan içerisinde ajanın konumunu kodlayan yer hücreleri oluşmaktadır.



Şekil 4.5: 51. YH' sine bağlanan EH' ler. Siyah kare işaretleyici YH' sinin ateşleme alanının maksimumunu göstermektedir. Daireler ise bu yer hücresine bağlı EH ateşleme alanlarının maksimumlarının %99' una karşılık gelen kontur çizgilerini göstermektedir. Kontur çizgileri, EH' lerin aktivasyonları normalize edilerek çizilmiştir.

4.1.6 Yer Hücreleri

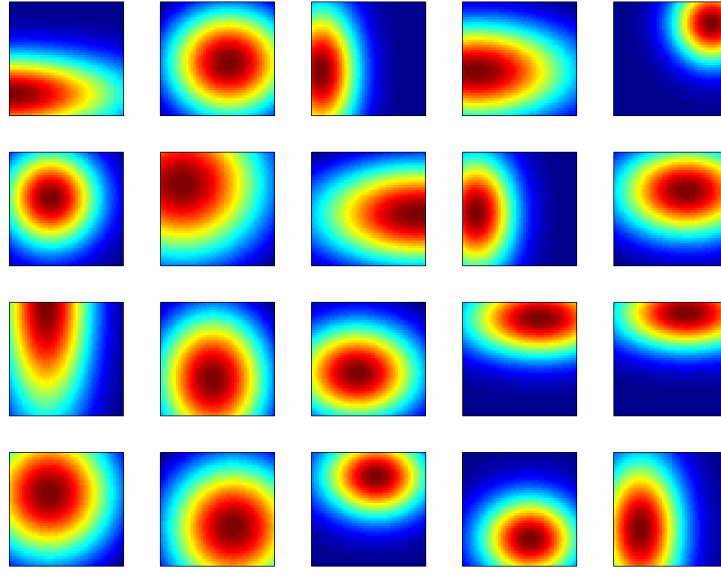
Memelilerde yer hücreleri uzaysal konumlama ile ilişkili özel bir görevi üslenmektedirler. Yer hücreleri, hipokampus proper içerisinde CA1-CA3 bölgelerinde ve ekstra-hipokampal alanlar olan *dentate gyrus*, *entorhinal korteks*, *subikulum* ve *parasubikulum* gibi bölgelerde bulunmaktadır (6). Sıçan hipokampusunun CA1 ve CA3 bölgelerinde yaklaşık olarak 700,000 adet piramidal hücre bulunmaktadır ve serbest hareket eden sıçanda yapılan hücre dışı kayıt çalışmalarında bunların büyük bir çoğunluğunun yer hücresi olduğu saptanmıştır (16). İlk olarak O'Keefe ve Dostrovsky tarafından 1971 yılında yapılan tek hücre çalışmalarında, CA1-CA3 bölgelerindeki piramidal hücrelerin lokasyona duyarlı bir biçimde ateşleme yaptıkları görülmüştür. Kaydı alınan yer hücresi, alan içerisinde serbest bir biçimde hareket eden sıçan yalnızca belli bir bölgeye geldiğinde ateşleme yaptığı gözlemlenmiştir. Bu bölge, o yer hücresine ait ateşleme alanı (*place field*) olarak adlandırılır (6, 25, 62, 58). Alan içerisinde serbest dolaşan sıçanda, her bir yer

hücresinin aktif olduğu bu şekilde ateşleme alanları vardır. Bu ateşleme alanları, sıçanın dolaştığı arenayı kaplayacak şekilde yayılma eğilimindedirler. Her bir yer hücresine ait ateşleme alanlarının kendine özgü tepe noktaları ve şekilleri vardır (16). Bu modelde yer hücre birimleri oluşturularak CA1-CA3 bölgelerinde bulunan bu hipokampal yer hücrelerinin yukarıda bahsedilen fonksiyonları taklit edilmek istenmiştir

Modelde bir yer hücresinin ateşleme hızı ona bağlı olan EH' lerin ateşleme

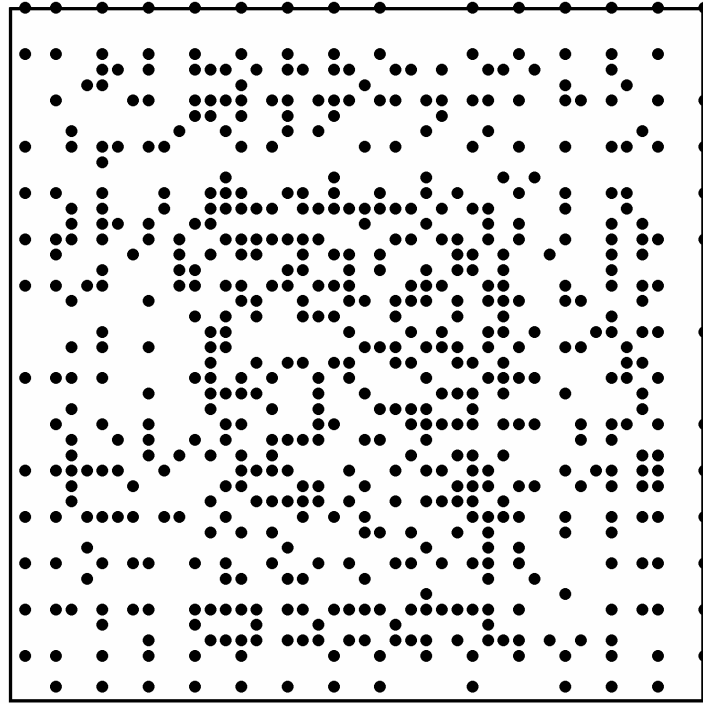
$$r_{YH_i}^t = \frac{\sum_{j=1}^N W_{ij}^t \times r_{EH_j}^t}{m_i} \quad 4.2$$

hızlarının toplamlarından oluşur. Bunun yanında, her YH' sine ait bir bölücü eşik değeri vardır, bu eşik değeri “t” adımındaki o YH' sine bağlı açık durumdaki bağlantıların sayısına eşittir. Eşitlik 4.2 i' inci yer hücresinin ateşleme hızının nasıl hesaplandığını göstermektedir. Burada r_{YH_i} i' inci yer hücresinin t adımındaki ateşleme hızı, r_{EH_j} j' inci entorhinal hücrenin t adımındaki ateşleme hızı, W_{ij} t adımındaki j' inci EH ile i' inci YH' si arasındaki bağlantının ağırlık değeridir, W_{ij} ikilik düzende 0 veya 1 değerini almaktadır. N=900 EH sayısıdır, m_i ise i' inci YH' sine bağlanan açık durumdaki (ağırlık değeri 1 olan) bağlantı sayısıdır. Modelde ajan alan içerisinde dolaştıkça EH birimleri ile YH birimleri arasındaki bağlantılar rekabetçi öğrenme kuralları içinde yenilenmektedir. Buna bağlı olarak YH' lerine ait ateşleme alanları gittikçe kararlı duruma gelmektedirler. Modelde, ajan alan içerisinde 3 cm' lik aralıklar ile oluşturulmuş grid' de sistematik olarak dolaştırılarak, yer hücre ateşleme hızları kaydedilmiştir. Şekil 4.6' da ilk 20 yer hücresinin ateşleme alanları renk kodları ile ölçeklendirilmiş bir biçimde görülmektedir. Bu ateşleme alanları şu şekilde yorumlanmıştır.



Şekil 4.6: İlk 20 yer hücresine ait ateşleme alanları. Ateşleme hızları renk kodları ile maviden kırmızıya doğru artmaktadır.

Koyu kırmızı olan bölgeler yer hücrelerinin en çok ateşleme yaptıkları noktalardır, mavi bölgeler yer hücresinin suskun kaldığı yani ateşleme hızının sıfır olduğu bölgelerdir, ara renkler ise maksimum ateşleme hızı ile sıfır arasındaki ateşleme hızlarıdır. Örneğin birinci kareye bakacak olursak, ajan alanı dolaşırken koyu kırmızı bölgeye geldiğinde bir numaralı yer hücre birimi maksimum ateşleme yapacaktır, bu bölgeden uzaklaştıkça yavaş yavaş ateşleme hızı azalacaktır. Ajan bu şekilde tüm alanın uzaysal kodlamasını yapmaktadır. Her yer hücresi öğrenilen alan içerisinde belli bir bölgeye hassas bir biçimde ateşleme yapmaktadır ve bu bağlamda yer hücrelerine ait ateşleme alanları tüm alanı kaplama eğilimindedirler (16, 17, 34, 61). Tüm yer hücrelerinin ateşleme hızlarının maksimum oldukları noktalara bakacak olursak yer hücrelerinin alan içerisindeki en hassas oldukları bölgeyi görebiliriz. Şekil 4.7' de her bir yer hücresine ait ateşleme alanlarının maksimumları işaretlenmiştir. Şekilde de görüldüğü gibi ajanın alan içerisinde attığı 6000 adım sonrasında yer hücreleri bütün alanı kaplayacak şekilde ateşleme alanları oluşturmuştur. Böylece tüm alan yer hücreleri tarafından uzaysal olarak kodlanmaktadır.



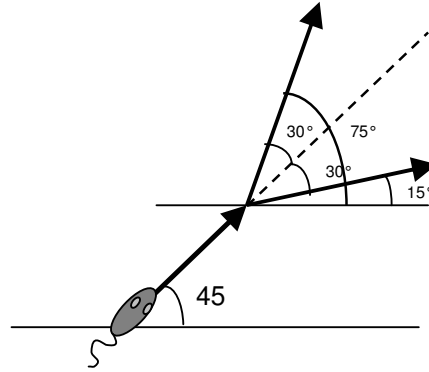
Şekil 4.7: YH ateşleme alanlarının tepe noktaları. Siyah noktalar her bir yer hücresine ait ateşleme alanlarının maksimumlarını göstermektedir. Maksimumlar alan içerisinde temsil ettikleri bölgenin ortasında bulunmaktadır. Ajan bu noktalardan birine geldiğinde o bölgeyi kodlayan yer hücresi maksimum ateşleme hızı gösterecektir.

4.1.7 Ajanın Hareketleri

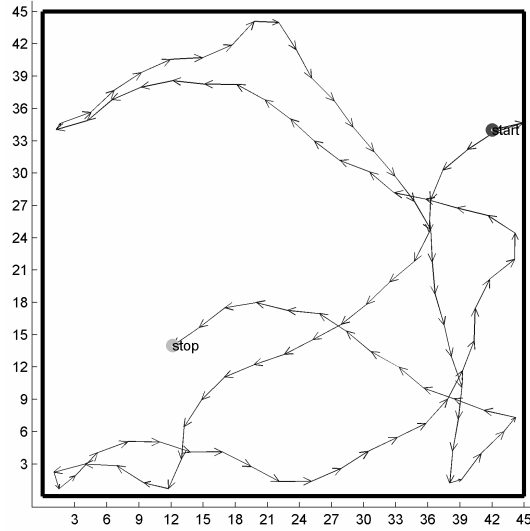
Modelde, 45X45 cm boyutlarında açık bir arena tanımlanmıştır. Araştırma (*exploration*) sırasında ajan her teta periyodunda bu alan içerisinde 3 cm uzunluğunda adımlar atmaktadır. Bunun nedeni ajanın hızının 30 cm/s olarak belirlenmesidir. Her teta periyodu 0.1 s (10 Hz) olduğundan, ajan bir teta periyodunda 3 cm yol kat etmektedir (62). Bilgisayar simülasyonunda ajanın hareketleri şu şekilde oluşturulmuştur.

Ajan alan içerisinde ilk olarak rastgele bir noktaya bırakılıp ilk yönü belirlendikten sonra bir teta periyodu içerisinde, belirlenen yön doğrultusunda 3 cm ilerlemektedir. Bu noktada ajanın yeni yönü o anki yönüne $\pm 30^\circ$ bir yay içerisinde rastgele bir açı eklenerek bulunmaktadır. Örneğin ajanın yönü yatay eksene göre 45° ise bir sonraki yönü yatay eksene göre 15° ile 75° arasında olacak şekilde rastgele

belirlenmektedir (Şekil 4.8). Ajanın yeni yönü belli bir rastgelelik ile hesaplansa da yeni açının 60° lik bir yay içerisinde seçilmesi ile ajanın ilerleme doğrultusu yumuşak bir şekilde değiştirilmektedir. Bu sayede simülasyon ile yaratılan ajanın hareketleri gerçek bir sıçanın hareketlerine oldukça benzemektedir. Model çalıştırılarak ajanın 100 adımda izlediği yol çizdirilmiştir (Şekil 4.9).

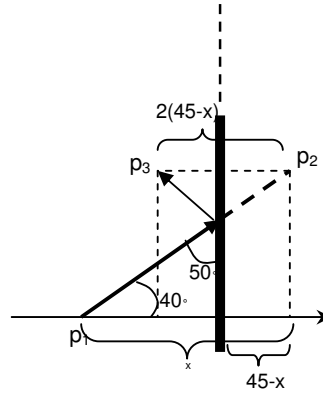


Şekil 4.8: Ajanın bir sonraki yönünün belirlenişi. Ajan bir sonraki yönünü o anki yönüne $\pm 30^\circ$ arasındaki bir açıyı ekleyerek bulmaktadır. Taralı alan ajanın bir sonraki yönünü seçeceği yaydır. Ajanın t anındaki yatay ile yaptığı açısı 45° ise $t+1$ anında yatay ile yaptığı açı $15^\circ < \phi < 75^\circ$ aralığında olacaktır.



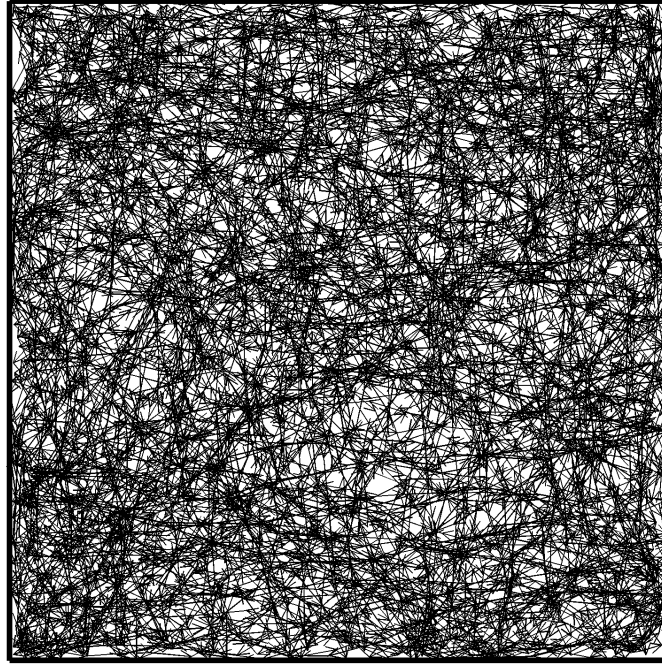
Şekil 4.9: Ajanın alandaki ilk yüz adımı. Yukarıdaki şekilde görüldüğü gibi ajan koyu renkli nokta ile gösterilen başlangıç noktasına konduktan sonra alan içerisinde 100 adım atarak açık renkli nokta ile gösterilen son konumuna gelmiştir. Ajanın her adımı birbirine bitişik oklar ile gösterilmektedir.

Ajan alanı dolaşırken, alanın duvarları ile karşılaştığında ayna yansımasına benzer bir şekilde yönünü değiştirmektedir. Bu simülasyonda şu şekilde gerçekleştirilmektedir. Örneğin ajan $p_1 = (44,7)$ noktasında iken 40° ile doğu duvarına yöneldiğinde gelmesi gereken nokta $x = 44 + 3\cos(40^\circ)$, $y = 7 + 3\sin(40^\circ)$ olmak üzere yaklaşık olarak $p_2 = (46.3, 9.2)$ noktasıdır. Fakat bu nokta alanın sınırlarını aştığından dolayı, bu noktanın sınır çizgisine göre ayna simetrisi ajanın yeni geleceği yön ve nokta olarak belirlenir $p_3 = (44, 9.2)$.



Şekil 4.10: Ajanın duvarlardan uzaklaşma hareketi. $p_1 = (44, 7)$, $p_2 = (46.3, 9.2)$, $p_3 = (43.7, 9.2)$

Şekil 4.11' e baktığımızda 6000 adım sonrasında ajanın alanın tümünü yoğun bir şekilde dolaştığı görülür, bu sayede alan içerisinde yer hücreleri açısından tanımsız bir bölge kalmamaktadır ve yer hücreleri kararlı ateşleme alanları ile tüm alanın bir temsilini oluşturmaktadır.



Şekil 4.11: Ajanın alan içerisinde attığı 6000 adım sonrasında geçtiği yollar. Ajanın tüm alanı dolaştığı görülmektedir. Bu sayede alanın tamamını kodlayan yer hücreleri oluşmakta ve alan içerisinde yer hücreleri tarafından temsil edilmeyen bir bölge kalmamaktadır.

4.1.8 Yer Hücreleri ile Hedef Hücreleri Arasındaki Bağlantılar

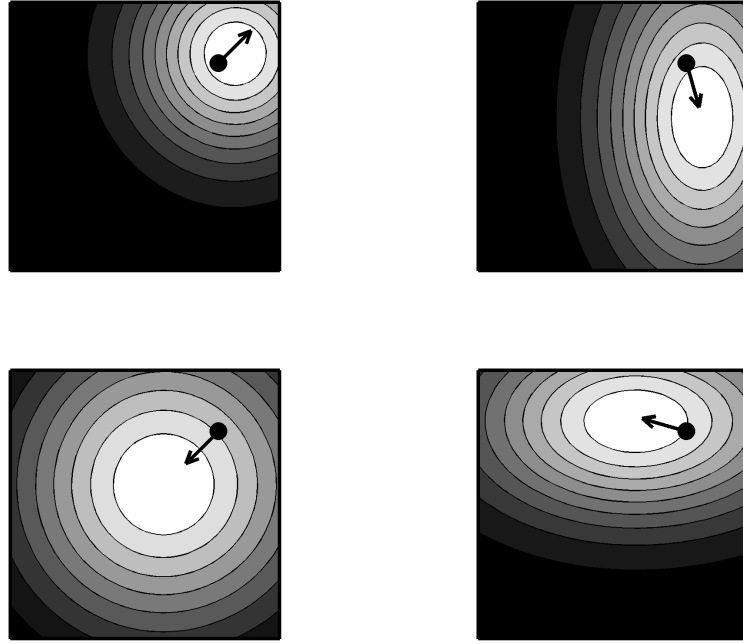
Modelin bundan önceki bölümünde, ajan herhangi bir ödül bulunmaksızın alan içerisinde rastgele dolaştırılarak, alanı kodlayan yer hücreleri oluşturuldu. Bununla beraber her yer hücresine ait alanı temsil eden ateşleme alanları meydana getirildi. Bu kısımda ise aynı alan içerisine bir ödül (hedef) konularak, Yer hücre aktiviteleri ile kodlanan alanda ajanın hedefe nasıl yöneldiği incelenmiştir.

Ajan, alan içerisinde bir yere konan hedefin üzerine bırakılıp, alanın dört köşesine baktırıldığında (*look around*), yer hücreleri ile hedef hücreleri arasında belli kurallar çerçevesinde ağırlık değeri “1” olan yeni bağlantılar oluşmaktadır. Ajan hedef üzerinde bırakıldığında her teta periyodunda bir yöne bakmaktadır. Bu durumda her teta periyodunun geç fazındaki yani ajanın önünde kalan köşeye duyarlı yer hücrelerinin en fazla aktiviteli dört tanesi ile baktığı yönü temsil eden hedef hücresi arasındaki bağlantılar geri dönüşsüz bir biçimde “1” değerini almaktadır.

Gerçekte de sinaptik plastisite teta ritimli EEG sinyalinin geç fazı ile gerçekleşmektedir (64). Örneğin ajan bir teta periyodunda kuzey-doğu yönüne bakıyorsa, kuzey-doğu hedef hücresi, hedefle kuzey-doğu köşesi arasındaki bölgeyi kodlayan en yüksek aktiviteli dört yer hücresi arasındaki bağlantılar açık duruma gelir. Burada hedef hücrelerinin kuzey, güney, doğu, batı ana yönleri yerine kuzey-doğu, güney-batı gibi ara yönleri temsil etmesinin nedeni, faz kavramının bu ara yönler üzerinden oluşturulmasıdır.

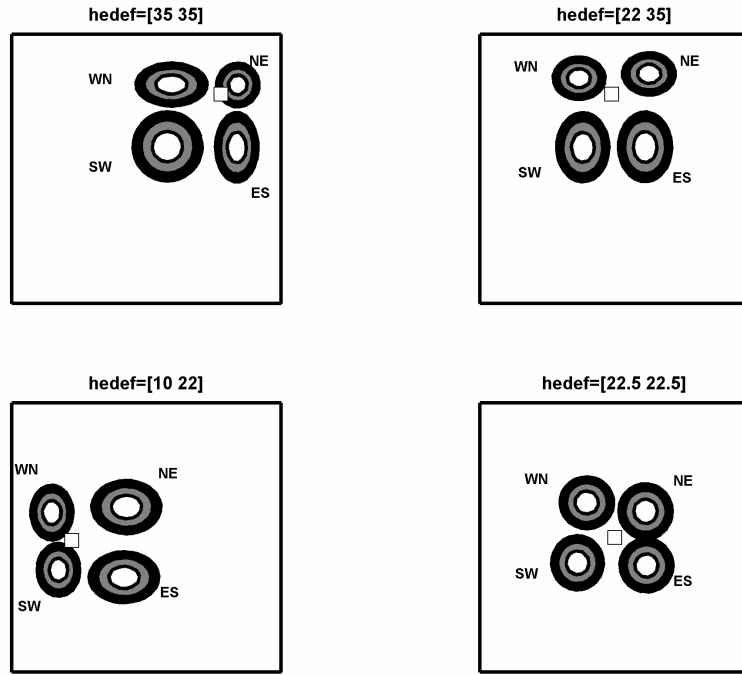
4.1.9 Hedef Hücreleri

Yukarıdaki bölümde de anlatıldığı gibi hedef hücre aktiviteleri ajan hedef bölgesi üzerindeyken dört köşeye baktırıldığında teta periyodunun geç fazında maksimum ateşleme yapan dört yer hücresinin ateşleme hızlarının toplamına eşittir. Ajan sistematik bir şekilde alan içerisinde farklı noktalara konularak ve belli bir hedef noktası için kaydedilen hedef hücre aktiviteleri ile, bu hücrelere ait ateşleme alanları oluşmaktadır. Şekil 4.12’de de görüldüğü gibi hedef hücrelerine ait ateşleme alanları hedef ile hücrenin temsil ettiği köşe arasında oluşmaktadır. Şekilde siyah nokta hedefin yerini, ok işareti ise o ateşleme alanının ait olduğu hedef hücresinin temsil ettiği köşeyi göstermektedir. Hedef hücrelerine ait ateşleme alanlarının hedef ile temsil ettikleri köşe arasında kalmasının nedeni bu bölgeyi kodlayan yer hücrelerinin maksimum aktiviteye sahip olmasıdır. Çünkü hedef hücreleri ile yer hücreleri arasındaki bağlantıların oluşumu sırasında (geç fazda), yer hücrelerinin doğası gereği ajana yakın hücreler ve bu hücreler arasından da köşeye yakın hücreler maksimum ateşleme yaptıklarından dolayı bu hücreler, ajanın o teta periyodunda baktığı köşeye ait hedef hücresine bağlanmaktadır. Örneğin Kuzey-doğu yönüne spesifik hedef hücresinin aktivitesi, hedef ile kuzey-doğu köşesi arasında kalan yer hücre aktivitelerinin toplamından oluşmaktadır. Bu durumda ajanın herhangi bir anda kuzey-doğu köşesi ile hedef arasında bir noktada bulunduğunu düşünersek, bu noktada kuzey-doğu hedef hücresi diğer köşelere spesifik hedef hücrelerine oranla daha fazla ateşleme yaparak ajanı hedefe doğru yönlendirecektir.



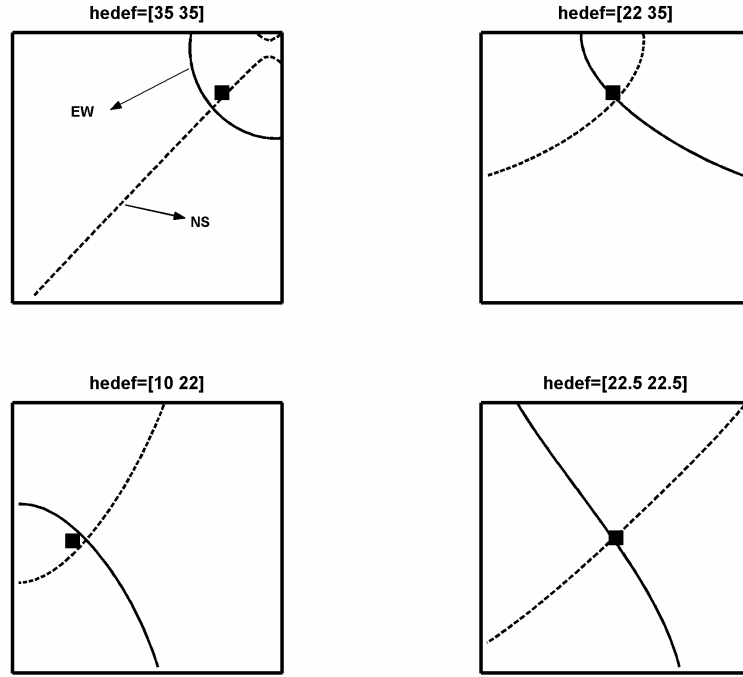
Şekil 4.12: Hedef hücre ateşleme alanları. Bu şekilde her bir kare sırasıyla kuzey-doğu, güney-doğu, güney-batı ve kuzey batı yönlerini temsil eden hedef hücre ateşleme alanlarının, hedef noktasına göre arena içerisinde nasıl konumlandığı görülmektedir. Ok işaretleri hedef hücrelerin temsil ettiği köşeleri işaret etmektedir. Ateşleme alanlarını gösteren kontur çizgilerinin en içteki beyaz olanı hedef hücrelerin maksimum ateşleme yaptıkları bölgeyi göstermektedir. Kontur çizgileri dışa doğru açıldıkça, hedef hücrelerin ateşleme hızları da azalmaktadır.

Şekil 4.13' de hedef farklı noktalara konarak (hedefin yeri beyaz boyalı kare işaretleyici ile işaretlenmiştir), hedef hücrelerinin ateşleme alanlarına ait maksimumlarının %95, %97 ve %99' una denk gelen konturları çizilmiştir. Kuzeydoğu hedef hücresi NE, güneydoğu hedef hücresi ES, güneybatı hedef hücresi SW, kuzeybatı hedef hücresi WN ile işaretlenmiştir. Hedefin 35,35 noktasına konduğu ilk kareye bakıldığında, NE hedef hücresine ait ateşleme alanının hedefin kuzeydoğusunda kaldığı, ES hedef hücresine ait ateşleme alanının hedefin güneydoğusunda kaldığı, SW hedef hücresine ait ateşleme alanının hedefin güneybatısında kaldığı ve WN hedef hücresine ait ateşleme alanının hedefin kuzeybatısında kaldığı görülmektedir. Bu ateşleme alanlarının farklı büyüklük ve şekillerde olmasının nedeni, hedef hücrelerine bağlı olan yer hücrelerinin farklı uzaklıkları kodlamalarıdır.



Şekil 4.13: Hedef hücre ateşleme alanlarının hedef etrafındaki dizilimi. Bu şekilde beyaz kare işaret ile hedef noktası ve hedef hücrelerin dördüne ait ateşleme alanlarının maksimumlarının %95, %97 ve %99' una denk gelen kontur çizgileri beraber gösterilmiştir.

Bu şekilde oluşan hedef hücre ateşleme alanlarının toplamlarından oluşan popülasyon vektörü ajanı hedef noktasına getirmektedir. Hedef hücre aktivitelerinin ajanı hedefe nasıl yönlendirdiği, Şekil 4.14'de de farklı bir biçimde incelenmiştir.



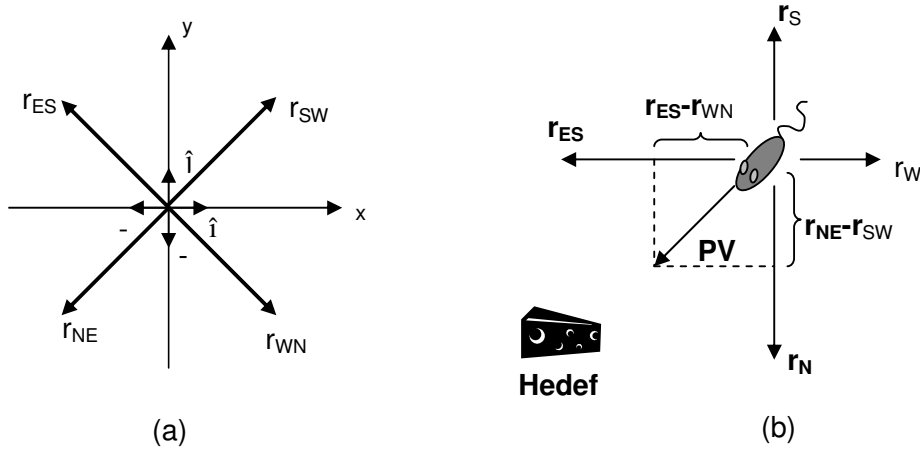
Şekil 4.14: Hedef hücre ateşleme alan farkları. Düz çizgiler kuzeydoğu ve güneybatı hedef hücre aktivitelerinin farklarının sıfır olduğu hattı (EW), kesikli çizgi ise kuzeybatı ve güneydoğu hücre aktivitelerinin farklarının sıfır olduğu hattı (NS), siyah kare işaret hedefin konumunu göstermektedir.

Bu şekilde, çapraz kenarlara ait hedef hücre aktivitelerinin farkları alınarak tüm aktivitelerin sıfır olduğu hatlar çizilmiştir. Düz kontur çizgileri kuzeydoğu ile güneybatı köşelerine ait hedef hücre aktivitelerinin farklarının sıfır olduğu hattı ($\mathbf{r}_G^{NE} - \mathbf{r}_G^{SW} = 0$), kesikli kontur çizgiler ise güneydoğu ile kuzeybatı köşelerine ait hedef hücrelerinin farklarının sıfır olduğu hattı göstermektedir ($\mathbf{r}_G^{ES} - \mathbf{r}_G^{WN} = 0$). Eğer hedef hücrelerinin yalnızca kuzeydoğu ve güneybatı hücrelerinden oluştuğunu düşünürsek, ajan bu hat üzerinde herhangi bir noktaya geldiğinde duracaktır. Çünkü NE ve ES hedef hücrelerinin oluşturduğu popülasyon vektörü bu hat üzerinde sıfırlanarak ajanın yeni bir doğrultuya yönelmesine izin vermeyecektir. Fakat dört yöne de ait hedef hücrelerinin bulunması durumunda ajan her iki sıfır hattının kesiştiği noktaya yönelerek bu noktada duracaktır. Şekil 4.14'e baktığımızda hedefin 35,35; 22,35; 10,22 noktalarında bulunduğu alanlarda sıfır noktası hedeften bir miktar sapmıştır. Bunun nedeni alan sınırlarına yaklaştıkça hedef hücre ateşleme

alanlarının simetrisinin bozulmasıdır. Hedef orta noktaya konduğunda ($x=22,5$, $y=22,5$), sıfır noktası tam olarak hedef üzerinde çıkmaktadır.

Bu modelde ajanın yönelimleri, ajanın bulunduğu her noktada hedef hücre aktivite değerleri ile hesaplanan popülasyon vektörü ile bulunmaktadır. Popülasyon vektörü, hedef hücre aktiviteleri ile, hücrelerinin temsil ettikleri yöne ait birim vektörlerin ters yönleriyle çarpılarak birbirleri ile toplanmasından oluşmaktadır (Eşitlik 4.3).

$$\overrightarrow{PV} = r_{NE}(-\hat{i} - \hat{j}) + r_{ES}(-\hat{i} + \hat{j}) + r_{SW}(\hat{i} + \hat{j}) + r_{WN}(\hat{i} - \hat{j}) \quad 4.3$$



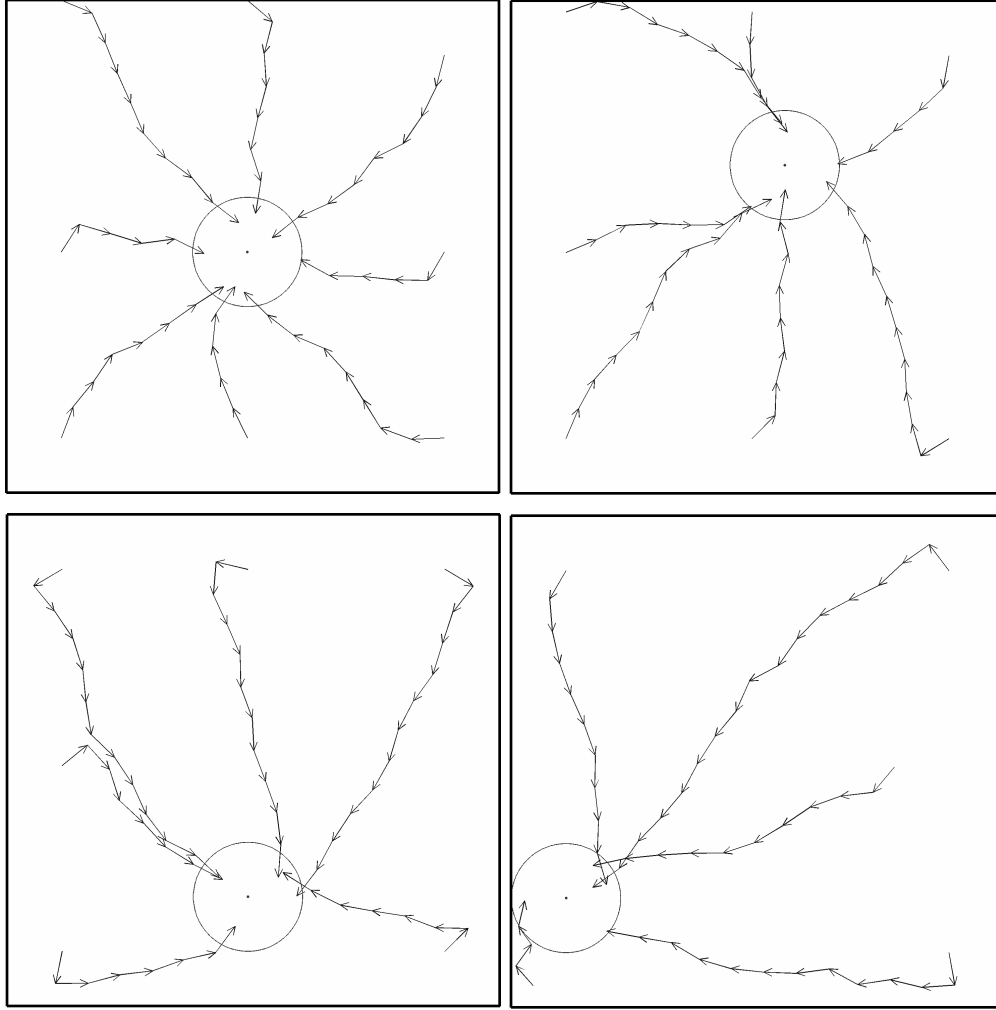
Şekil 4.15: Popülasyon vektörünün belirlenmesi. a) Hedef hücrelerinin ajanı yönlendirdikleri doğrultular görülmektedir. Burada r_{NE} , r_{ES} , r_{SW} , r_{WN} sırasıyla kuzeydoğu, güneydoğu, güneybatı ve kuzeybatı hedef hücrelerinin ateşleme frekansları skaler büyüklüklerini göstermektedir. b) Burada popülasyon vektörünün nasıl hesaplandığı bir benzetme ile gösterilmiştir (koyu renkli harfler vektörleri göstermektedir).

Modeldeki kurguya göre ajanın yeni yönü hesaplandıktan sonra, ajan bu yönde 3 cm uzunluğunda bir adım atmaktadır. Ayrıca hesaplanan yöne rastgele $\pm 10^\circ$ aralığında açı eklenmektedir. Eklenen bu açı ajanın hedefe yönelimleri sırasındaki eylemsizliğini modellemektedir. Bu sayede ajanın hareketleri daha gerçekçi gözükmemekte ve hedefin yerinin belirlenmesindeki küçük hatalardan dolayı ajanın

hedefi kaçırmaması durumu, hareketindeki bu küçük rastgelelikle ortadan kaldırılmaktadır.

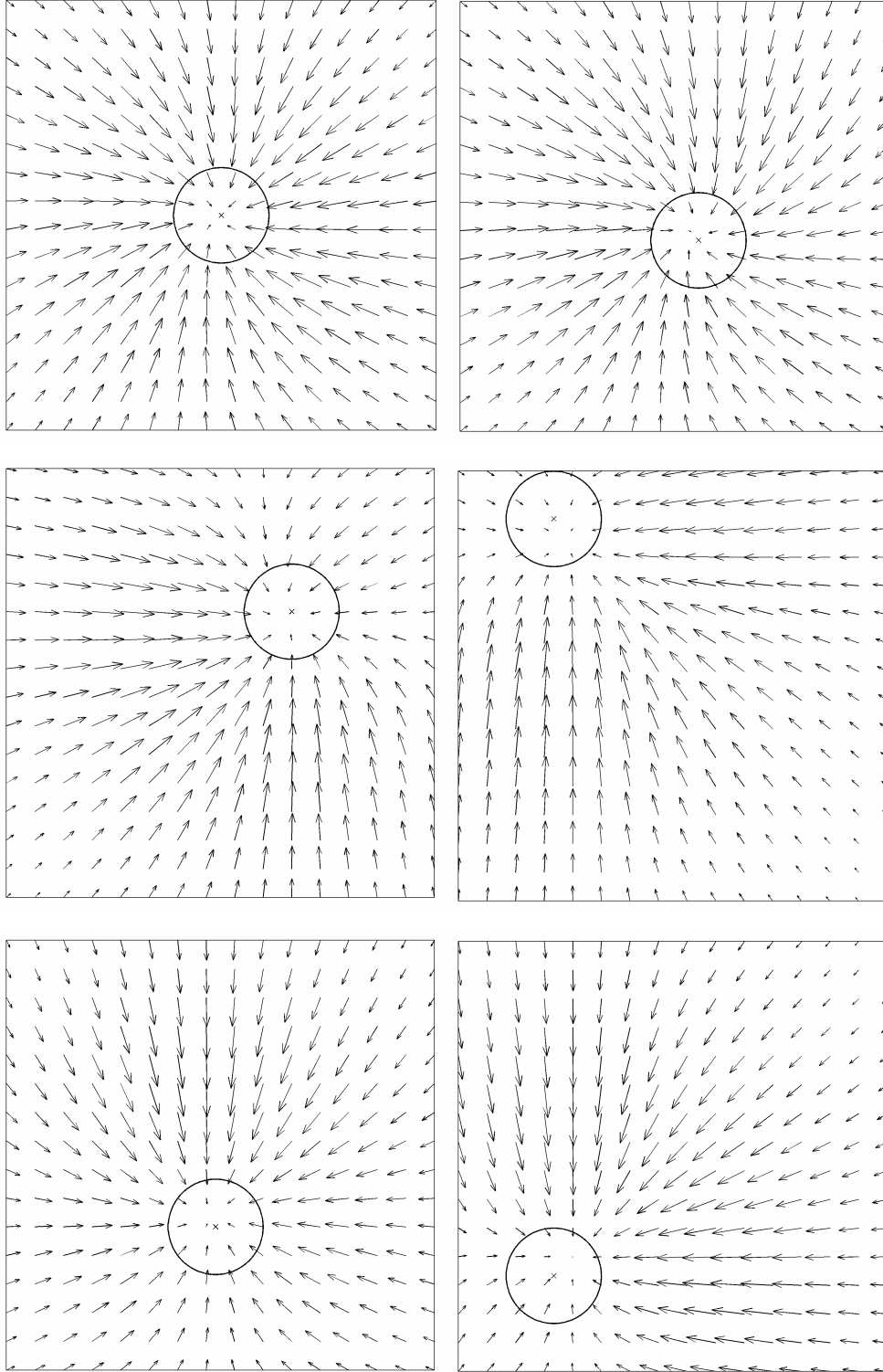
4.1.10 Modelde Başarım

Model $45 \times 45 \text{ cm}^2$ boyutlarında bir alan için denendi. Ajan ilk etapta hedef olmaksızın alan içerisinde dolaştırılarak (6000 adım), tüm alanı kodlayan yer hücreleri oluşturuldu. Yer hücrelerinin ateşleme alanlarına ve bu ateşleme alanlarının maksimumlarına bakıldığında bütün alanı kapladığı görülmektedir (Şekil 4.7). İkinci etapta, alan içerisine bir hedef (ödül) konarak, ajanın alanın herhangi bir noktasından bu hedefe ulaşımını inceledik. Ajan farklı noktalara konan hedefe alan içerisindeki herhangi bir noktadan başarılı bir şekilde ulaşmaktadır (Şekil 4.16). Yani yer hücreleri alan ile ilgili allotetik bilgileri (ajan ve duvarlar arasındaki metrik bilgiler) alanın uzaysal kodlamasında başarılı bir şekilde kullanmıştır. Şekil 4.16' ya bakıldığında, ortasında nokta bulunan daireler hedef bölgesini, ok işaretleri ise ajanın izlediği rotayı göstermektedir. Bu şekillerden de anlaşılacağı gibi, ajan hedefe alanın herhangi bir noktasında en kısa yolu takip ederek ulaşmaktadır.



Şekil 4.16: Ajanın nevigasyonu. Daireler hedef bölgesini, oklar ajanın izlediği yolu göstermektedir. Ajan hedefin bulunduğu noktanın etrafındaki 10 cm çaplı dairenin içine girdiğinde hedefi bulmuş sayılmaktadır.

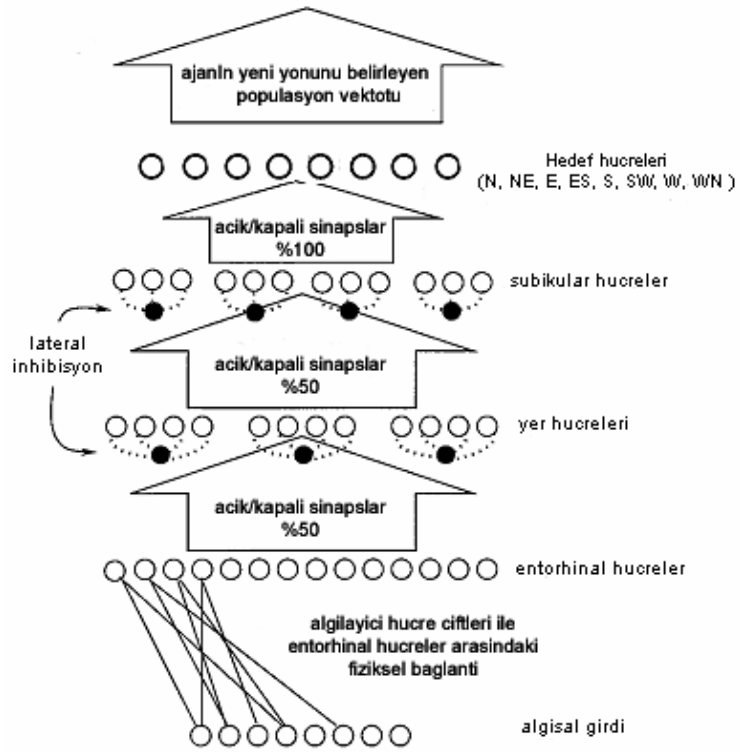
Şekil 4.17’ de ajan alan içersinde 3 cm aralıklar ile sistematik bir şekilde dolaştırılarak 6 farklı hedef noktası için her noktada popülasyon vektörü çizdirilmiştir. Ajan alan içerisinde hangi noktaya bırakılırsa bırakılsın, hedef hücrelerinin oluşturduğu popülasyon vektörü ajanı hedefe yöneltmektedir. Bu durum yer hücrelerinin alanı başarılı bir şekilde kodladığının göstergesidir. Şekil 4.17’ nin son karesinde de görüldüğü gibi hedef köşelere yakın noktalara konduğunda popülasyon vektörünün sıfır olduğu nokta hedef noktasından bir miktar sapmaktadır. Bunun nedeni Bölüm 4.10’ da da bahsettiğimiz gibi hedef hücre ateşleme alanlarının bu noktalardaki hedefler için simetrisini kaybetmesidir (Şekil 4.13).



Şekil 4.17: Hedef 6 farklı noktada iken ajanın 3 cm aralıklarla değişik noktalardaki yönelimleri (quiver map).

4.2 Model 2

Tez kapsamında yapılan ikinci model temel olarak birinci model ile aynı algoritmayı kullanmaktadır. Fakat, gerek görsel girdiler için alan içerisine yerleştirilen işaretler gerekse yer hücrelerinden sonra uzaysal kodlama yapan bir katman daha (subikular hücre katmanı) eklenmiş olması bakımından farklılıklar içermektedir. Bu model 1994 yılında Burgess, Recce ve O'Keefe' nin (16) yayınladıkları model temel alınarak, MatLab programlama ortamında bazı parametreler tekrardan ayrıntılı bir biçimde irdelenmiştir. Modelde, Burgess ve arkadaşlarının modelindeki aksine kafa yön hücreleri kullanılmamış, bu bileşen yerine, ajan hedef üzerine doğrudan konarak subikular hücre birimleri ile hedef hücre birimleri arasındaki bağlantılar ajanın bu noktada etrafına bakması (*look around*) ile gerçekleştirilmiştir. Modelin akış diyagramı Şekil 4.18' de görülmektedir.

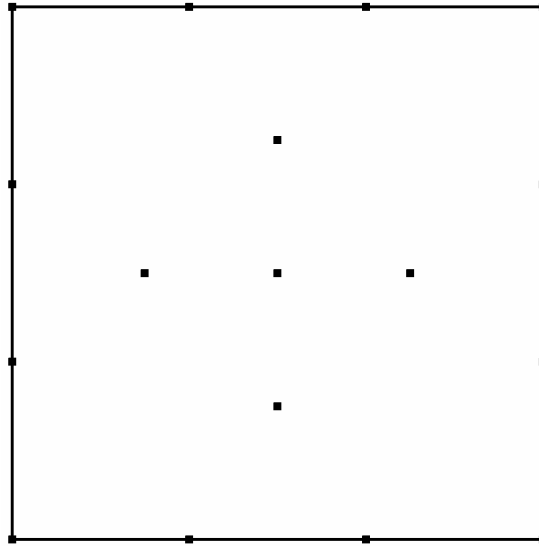


Şekil 4.18: Modelin akış diyagramı. (Burges ve ark. 1994 makalesinden uyarlama (16))

Bu diyagramdan da görüldüğü gibi algısal giriş birimi çevreden aldığı bilgiyi entorhinal hücre birimlerine iletmektedir. Entorhinal hücreler aldıkları bu bilgiyi hipokampal CA1-CA3 bölgelerindeki yer hücrelerini temsil eden yer hücre birimlerine, yer hücreleri ise uzaysal kodlara dönüştürdüğü bu bilgiyi subikular hücre birimlerine ileterek uzaysal kodun pekişmesini sağlamaktadır. Son katman olan hedef hücreleri ise uzaysal kodları ajanın navigasyonunda kullanmak üzere popülasyon vektörüne dönüştürmektedir.

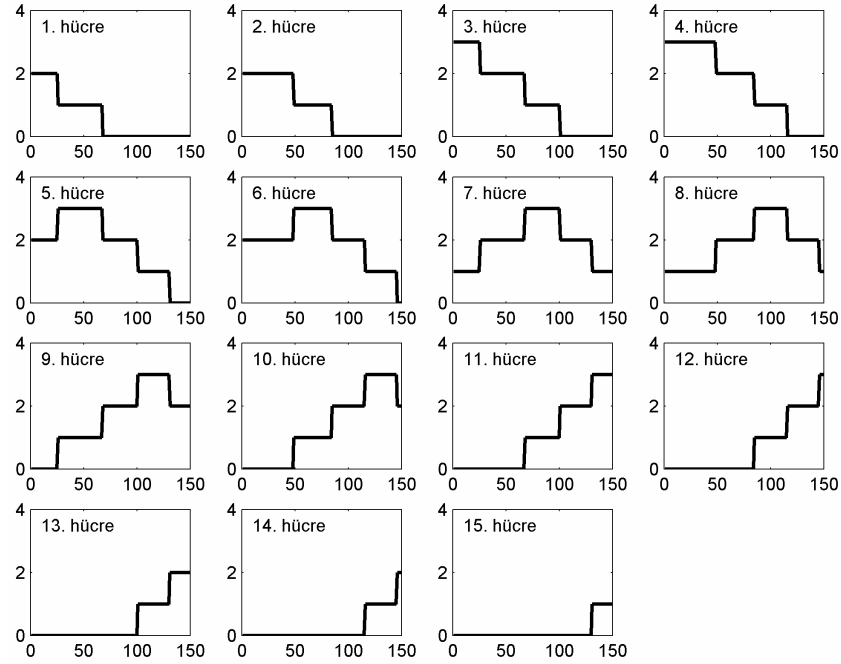
4.2.1 Algılayıcı Hücreler ve İşaretlerin Dizilimi

Simülasyonda, 150X150 cm boyutlarındaki alana Şekil 4.19 deki gibi dağılmış 17 işaret tanımlanmıştır. Her bir işarete ait, bu işaret ile ajan arasındaki farklı uzaklıklarda maksimum cevap veren 15 adet algılayıcı hücre bulunmaktadır.



Şekil 4.19: 150X150 cm boyutlarındaki alana yerleştirilen işaretler. Algılayıcı hücreler, ajanın bu işaretlerden uzaklığına bağlı olarak ateşleme yapmaktadır.

Algılayıcı hücrelerin ateşleme hızları $n_i = 0, 1, 2, 3$ olacak şekilde Eşitlik 2.1 ile hesaplanan kesikli değerler almaktadır. İkinci işarete ait algılayıcı hücrelerin, ajan bu işaretten uzaklaşırkenki ateşleme hızlarına bakıldığında, her bir hücrenin belli bir uzaklıkta maksimum cevap verdiğini görürüz (Şekil 4.20).



Şekil 4.20: İkinci işarete ait 15 algılayıcı hücrenin cevap eğrileri. Yatay eksen işaretten uzaklık (cm), dikey eksen ateşleme hızını (AP/adım) göstermektedir. Şekilden de görüldüğü gibi her biri farklı bir noktada maksimum vermektedir ve değerleri 0-3 arasında kesikli değerler almaktadır.

4.2.2 EH' ler ile Algılayıcı Hücreler Arasındaki Bağlantılar ve EH ateşleme

Hızının Hesaplanması

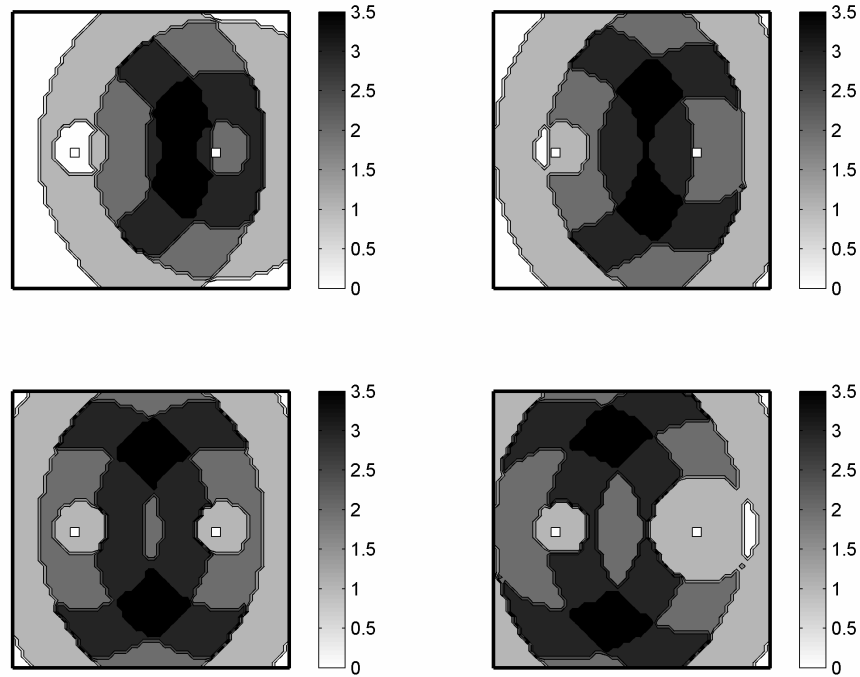
İlk modelde olduğu gibi farklı işaretlere ait iki algılayıcı hücre bir EH' ye bağlanmaktadır, fakat bazı noktalarda farklılıklar göstermektedir. Bu modelde ardışık iki işarete ait algılayıcı hücreler eşleşerek entorhinal hücrelere bağlanmaktadır. Ancak tüm ikili kombinasyonlar bir EH' ye bağlanmamaktadır. Çünkü bu şekilde oluşan bağlantı matrisi üzerinde işlem yapmak bilgisayarın işlem yükünü arttıracaktır. Bundan dolayı ardışık işaretlere ait 15 hücrenin içinden maksimum ateşleme yapan algılayıcı hücre ve etrafındaki belli sayıdaki hücre eşleşerek bir EH' ye bağlanmaktadır. Bu sayı Eşitlik 2.2 ile belirlenir. EH sayısı ortama konan işaret sayısı ile doğrudan bağlantılıdır. Çünkü EH' leri oluşturan algılayıcı hücre sayısı Eşitlik 2.2'den de anlaşılacağı gibi işaret sayısına bağlı m değişkeni ile hesaplanmaktadır (Eşitlik 4.4).

$$m = \left\lceil \frac{160}{c \left(1 + \frac{6s}{212} \right)} \right\rceil \quad 4.4$$

Burada, c , işaret sayısını; s , ardışık işaretler arasındaki uzaklığı göstermektedir. Ayrıca 212 sayısı iki işaret arasındaki en büyük uzaklıktır. Modelde bir EH' nin ateşleme hızı ise ona bağlı algılayıcı hücre ateşleme hızlarının çarpımlarının yarısına eşittir (Eşitlik 4.5).

$$r_{EH} = \left\lceil \frac{n_i \times n_j}{2} \right\rceil \quad 4.5$$

Ajan alan içerisinde 3 cm aralıklı düzenli bir şekilde dolaştırılarak EH ateşleme alanları oluşturulmuştur. Şekil 4.21' de beyaz küçük kareler ile gösterilen iki farklı işarete ait değişik algılayıcı hücrelerin eşleşmelerinden giriş alan EH' lerin ateşleme alanları görülmektedir. Şekildeki sol alt alana bakıldığında simetrik bir desenin olduğu görülmektedir. Bunun nedeni işaretlere ait aynı algılayıcı hücrelerin eşleşmesidir.



Şekil 4.21: EH' lere ait ateşleme alanları. Küçük beyaz kareler alan içerisine yerleştirilmiş iki işareti göstermektedir.

4.2.3 Entorhinal Hücrelerin Ateşleme Fazları

Modelde her teta periyodu üç faza ayrılmıştır. Teta periyotlarında EH aktiviteleri içinde bulundukları faza göre belirlenmektedir. Bu modelde faz kavramı şöyle oluşturulmuştur: İki işaret ve ajan arasında kalan açıya θ dersek, bu açının açı ortayı ile ajanın baktığı yön arasındaki açı α , o işaretlere ait algılayıcı hücrelerin bağlandığı EH fazını belirlemektedir (bkz. Şekil 2.9). Örneğin $\alpha < 60^\circ$ ise o EH geç fazdadır, eğer $\alpha > 120^\circ$ ise o EH erken fazdadır, eğer $60^\circ < \alpha < 120^\circ$ aralığında ise o EH ara fazdadır. Bu şekilde EH' ler ateşleme hızlarının yanında bu aktiviteyi gösterdikleri fazla da uzaysal kodlama yapmaktadır. Burada önemli olan o EH' nin ajan hangi yöne bakarken aktif hale geldiğidir. Daha sonra bu bilgi YH' leri ile EH' ler arasındaki bağlantılar yenilenirken kullanılmaktadır.

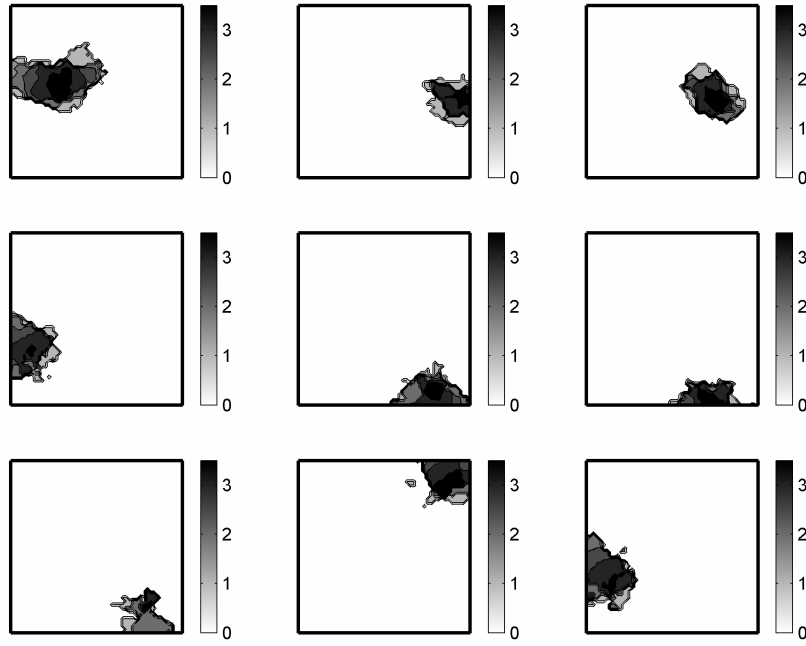
4.2.4 EH' ler ile YH' leri Arasındaki Bağlantılar ve Yenilenme Kuralı

Bu modelde EH' ler ile YH' leri arasındaki bağlantı şekli ilk modele göre oldukça farklıdır (bkz. Bölüm 4.6). Bu modelde EH' ler ile YH' ler arasındaki bağlantı olasılığı $c = 0.5$ dir. Bu şu anlama gelmektedir, oluşturulan 250 YH' sine EH' lerin yarısı rastgele seçilerek bağlanmaktadır ve bu bağlantıların ağırlık değeri ajan alana girmeden önce $w_{ji} = 0$ dır. Fakat her bir YH' sine gelen bağlantıların içinden rastgele seçilen bir tanesinin ağırlık değeri 1 alınmaktadır. Bu bağlantı ajanın alanı keşfi sırasında yeni bağlantıların oluşması için bir tohum vazifesi görmektedir. Diğer modelde olduğu gibi bu modelde de bağlantıların yenilenmesi sırasında rekabetçi öğrenme (*competitive learning*) kuralları geçerlidir. Bu kural şu şekilde işlemektedir. Her teta periyodunda, yani ajanın her adımında önce geç fazdaki EH' lerin arasındaki maksimum ateşleme hızı olan ($r_{EH} = 4$) EH ile maksimum ateşleme yapan YH' leri arasındaki bağlantılar 1 (açık) değerini almaktadır (kazanan hepsini alır paradigması), bu sırada diğer fazlarda aktif olan hücreler susturulmaktadır. Orta ve erken fazda ateşleme yapan EH' ler içinde işlem aynı şekilde gerçekleşmektedir.

4.2.5 Yer Hücre Ateşleme Hızlarının Hesaplanması ve Ateşleme Alanları

YH ateşleme hızları Eşitlik 2.3 ile hesaplanmaktadır. Bu eşitliğe göre “ i ” anındaki i inci YH' sine bağlı EH' lerin ateşleme hızlarının ağırlıklı toplamı bir

bölücü eşik değeri ile çarpılarak i' inci yer hücresinin t anındaki ateşleme hızını vermektedir. Ayrıca hipokampal yer hücrelerindeki geri beslemeli inhibisyonu modellemek için YH' leri 50' şerli guruplara ayrılarak her gurubun içinden en yüksek aktiviteli 4' ü seçilip aktiviteleri büyükten küçüğe 4, 3, 2, 1 olacak şekilde YH ateşleme hızları kesikli hale getirilip, diğerlerinin ateşleme hızları sıfır yapılır. Ajan alan içerisinde sistematik bir şekilde dolaştırılıp YH ateşleme hızları kaydedilerek hücrelere ait ateşleme alanları incelenmiştir (Şekil 4.22).



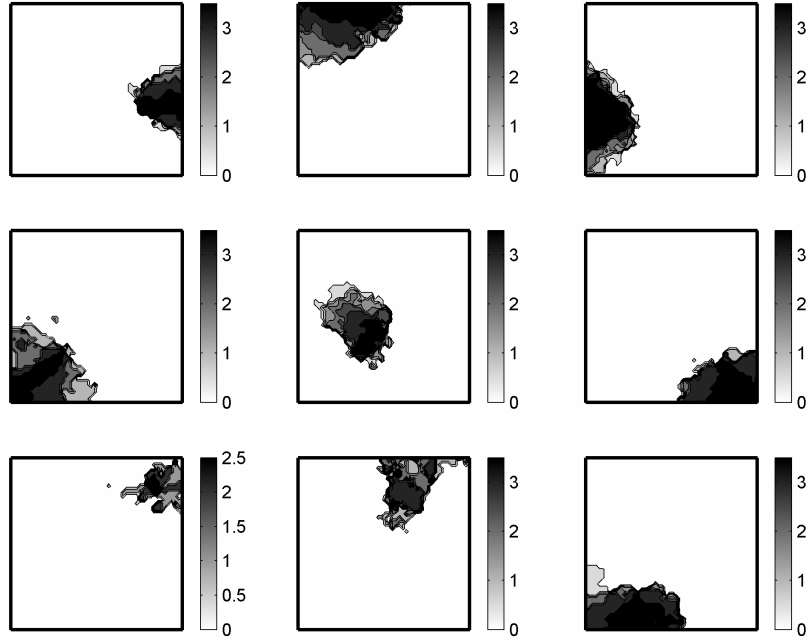
Şekil 4.22: YH' lerinin ilk 9' une ait ateşleme alanları. YH' lerinin maksimum ateşleme yaptıkları bölgeler koyu renklidir. Daha düşük ateşleme hızları açık renli kontur alanları ile gösterilmektedir. Alanların yanında görülen renk çubukları renklerin hangi ateşleme hızına denk geldiğini göstermektedir.

Şekilde 4.22' de görüldüğü gibi farklı bölgelerde farklı boyut ve şekillerde ateşleme alanları oluşmaktadır. Bunun nedeni bu bölgeleri kodlayan YH' lerinin farklı ateşleme alanlarına sahip EH' ler ile bağlantı yapmasıdır.

4.2.6 Subikular Hücreler (SH)

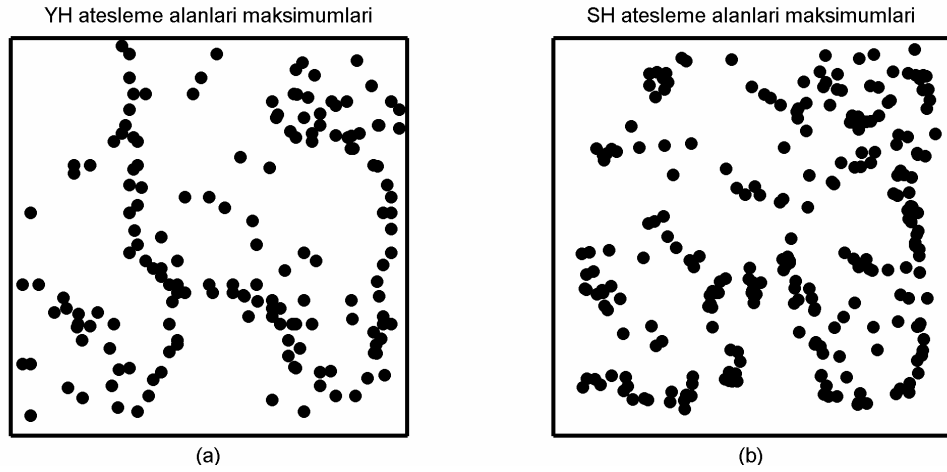
SH ateşleme alanlarına baktığımızda (Şekil 4.23), YH ateşleme alanlarına göre daha yaygın oldukları görülmektedir. Çünkü SH' ler arasında daha az rekabet vardır.

Bu şu anlama gelmektedir. Geri beslemeli inhibisyon sırasında SH' ler 25' er hücreden oluşan 10 guruba ayrılmaktadır ve YH katmanında olduğu gibi bu gruplar içinden en yüksek aktiviteli dördü seçilmektedir. Bu durumda rekabetçi öğrenme kuralı içerisinde kazanan hücre sayısı YH' lerine oranla daha fazla olmaktadır.



Şekil 4.23: İlk 9 SH' ye ait ateşleme alanları. Alanların yanında görülen renk çubukları renklerin hangi ateşleme hızına denk geldiğini göstermektedir.

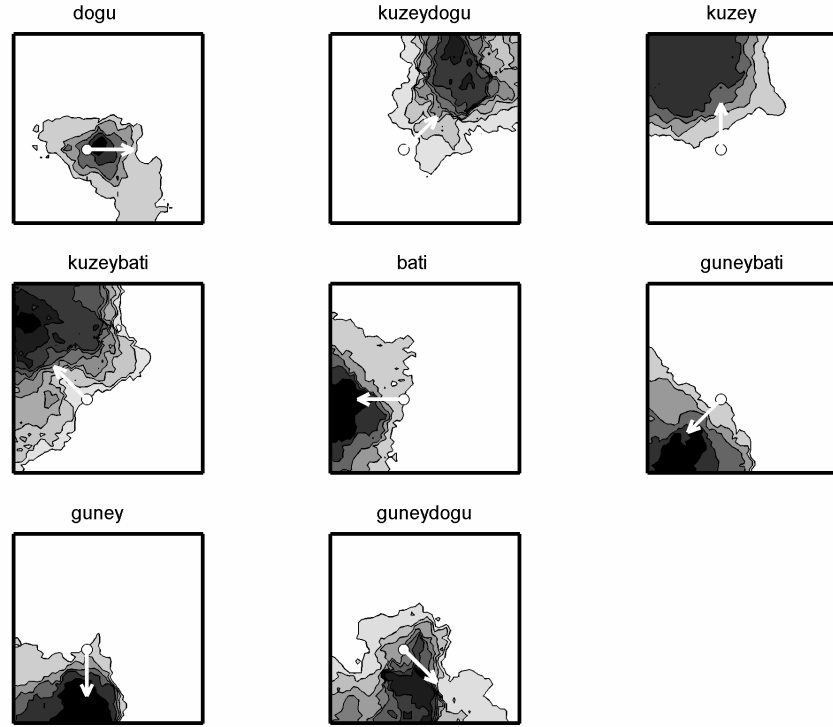
Ayrıca YH' leri ile SH' lerin ateşleme alanlarının maksimumlarına bakıldığında (Şekil 4.24 a,b), SH ateşleme alanlarının YH' lerine oranla alana daha homojen bir şekilde dağıldığı görülmektedir. Bu da SH katmanında uzaysal kodlamanın daha güçlü duruma geldiğinin bir göstergesidir.



Şekil 4.24: YH (a) ve SH (b) ateşleme alanlarının maksimumları.

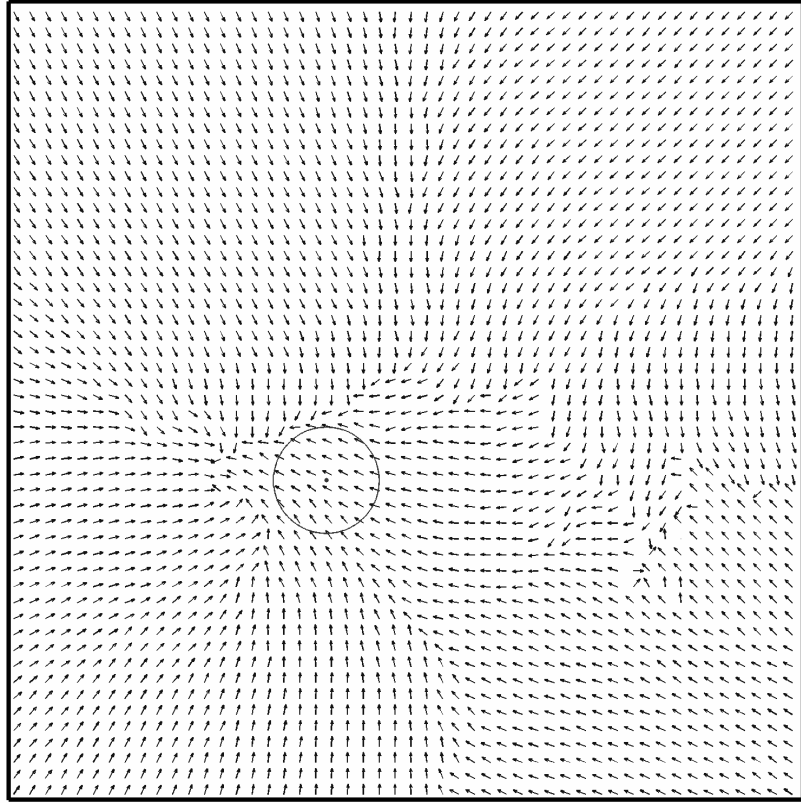
4.2.7 Hedef Hücreler (HH) ve Navigasyon

Modelde doğu, kuzeydoğu, kuzey, kuzeybatı, batı, güneybatı, güney ve güneydoğu olmak üzere 8 yönü temsil eden, 8 adet HH birimleri tanımlanmıştır. HH' ler SH' lerin tamamından bağlantı almaktadır. Fakat bu bağlantıların ağırlık değerleri ajan hedefin üzerine konmadan önce yani hedef noktası öğrenilmeden önce sıfırdır (kapalı durumda). Ajan hedefin üzerine konulup temsil edilen 8 yöne baktırıldığında SH' ler ile HH' ler arasındaki bağlantılardan bazıları belli kurallar ile açılmaktadır. Bu kurallar şu şekilde tanımlanmıştır. Teta periyodlarının geç fazında ajanın baktığı yön ile aktif olan SH' ler arasındaki bağlantıların ağırlık değeri 1 olmaktadır. Bu şekilde bağlantılar yapan HH' lerinin ateşleme hızları, bağlantı yaptıkları SH' lerin ateşleme hızlarının ağırlıklı toplamından oluşmaktadır (bkz Eşitlik 2.4). Simülasyon sırasında ajan hedef noktasına konarak temsil edilen 8 yöne baktırıldıktan sonra, yani öğrenme gerçekleştikten sonra, ajan alan içerisinde 3 cm aralıklarla sistematik bir şekilde dolaştırılarak HH' lerinin her noktadaki ateşleme hızları kaydedilip oluşan ateşleme alanları incelenmiştir (Şekil 4.25).



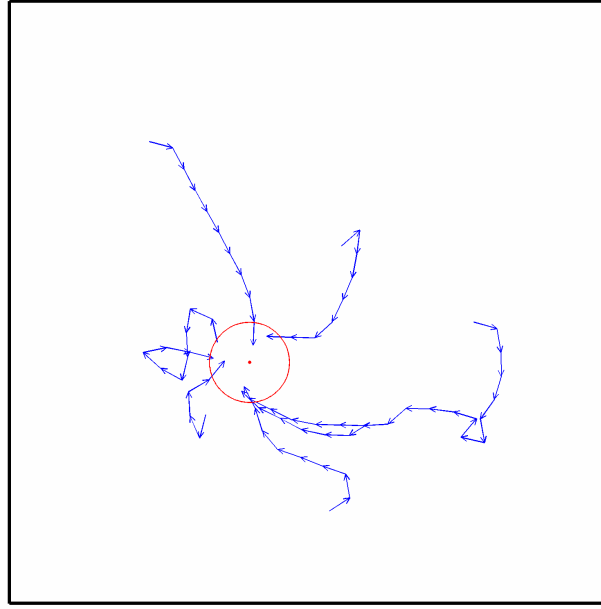
Şekil 4.25: Sekiz HH' sine ait ateşleme alanları. Ateşleme alanlarına baktığımızda yuvarlak beyaz işaret ile gösterilen hedef ile temsil ettikleri yön arasında bulundukları görülmektedir.

Ateşleme alanlarına baktığımızda, hedef ile temsil ettikler yön arasında kaldıkları görülmüştür. HH' leri ateşleme hızları aynen birinci modelde olduğu gibi popülasyon vektörünün hesaplanmasında kullanılmaktadır. HH' lerin ateşleme hızları temsil ettikleri yöne ait birim vektör ile çarpılıp birbirleri ile vektörel bir şekilde toplanması ile popülasyon vektörü oluşturulmaktadır. 3 cm aralıklar ile popülasyon vektörlerini hesaplayıp çizdirdiğimizde Şekil 4. 26' daki ok haritası oluşmaktadır.



Şekil 4.26: 150X150 cm boyutlarındaki alanda 3 cm aralıklı noktalarda oluşan popülasyon vektörlerinin haritası. Daire şeklinde işaretlenmiş bölge hedef bölgesidir.

Şekil 4.26' daki popülasyon vektör haritasına bakıldığında, hedefe yakın bir bölgede ve hedefin sağındaki bir bölgede popülasyon vektörlerinin tutarsız bir şekilde dağıldığı görülmektedir. Bu durum hedef hücrelerine ait ateşleme alanlarının bu bölgelerde simetrisinin bozulmasından kaynaklanmaktadır. Şekil 4.27' de bu durumun ajanın hedefe yönelmesi sırasında ne gibi etkileri olduğu görülmektedir.



Şekil 4.27: Ajanın farklı noktalardan hedefe ulaşımı. Hedef bölgesi daire şeklinde işaretlenmiştir. Ajanın izlediği yollar birbiri ardına gelen oklar ile gösterilmiştir. Her bir ok 6 cm' lik adımları göstermektedir

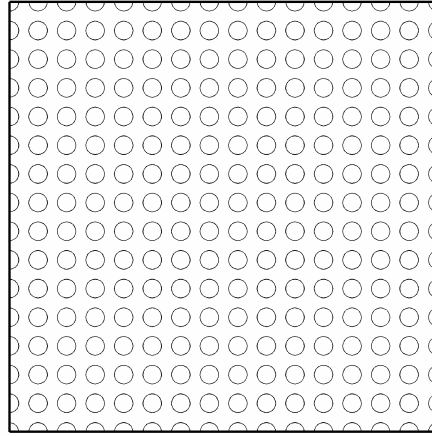
Ajan birçok noktadan hedefe başarılı bir şekilde ulaşmıştır. Fakat iki bölgede ajanın doğrudan hedefe ulaşan rotasından bir miktar saptığı görülmektedir. Bu durum Şekil 4.26' da da görüldüğü gibi bu bölgelerdeki popülasyon vektörü dağılımlarının tutarsızlığından kaynaklanmaktadır.

4.2.8 Modelde Başarım

Tezin bu kısmında, Burgess, Recce ve O'Keefe' nin 1994 yılında yayınladıkları (16) model temel alınarak model tekrar oluşturulmuş, değişik parametreler ve bu parametrelerin ajanın navigasyonuna etkileri incelenmiştir. Ajanın değişik noktalara konan hedefe genel olarak ulaştığı görülmüştür. Fakat alanın bazı noktalarında, özellikle alanın sınırlarına yakın bölgelerde, ajanın hedefi bulamadığı saptanmıştır.

4.3 Model 3

Bundan önceki model 1 ve model 2' de uzaysal öğrenme problemine Hebian tarzı bir öğrenme algoritması ile yaklaşılmıştır (16, 62). Bu modelde ise alternatif bir öğrenme algoritması olan pekiştirmeli öğrenme algoritması (*reinforcement learning*) (84) ajanın hedef bölgesini öğrenme aşamasında kullanılmaktadır. Modelde öğrenme işlemi yer hücreleri ile hedef hücreleri arasındaki bağlantıların yenilenmesi ile gerçekleşmektedir. Bu yenilenme pekiştirmeli öğrenmenin özel bir şekli olan *Q-Learning* algoritması (84) ile gerçekleşmektedir. Bu algoritmaya göre YH ateşleme hızları durum uzayının elemanlarını oluşturmaktadır. Bu durumda *Q-Learning* algoritmasında kullanılan durum uzayı 256 tane YH' sinin ateşlemelerinden oluşan 256 boyutlu bir uzaydır. Bu çalışmada sadece ajanın hedef noktasını öğrenmesi ve alanın herhangi bir noktasından bu hedefe ulaşmasının pekiştirmeli öğrenme algoritması ile gerçekleştirilmesi incelendiği için YH ateşleme alanlarının oluşumuna kadar olan işlemler göz ardı edilerek bu alanlar yapay bir şekilde oluşturulmuştur. YH ateşleme alanları alana düzenli bir şekilde dağılmış Gauss dağılımına uygun ateşleme hızları ile temsil edilmektedir (Şekil 4.28).

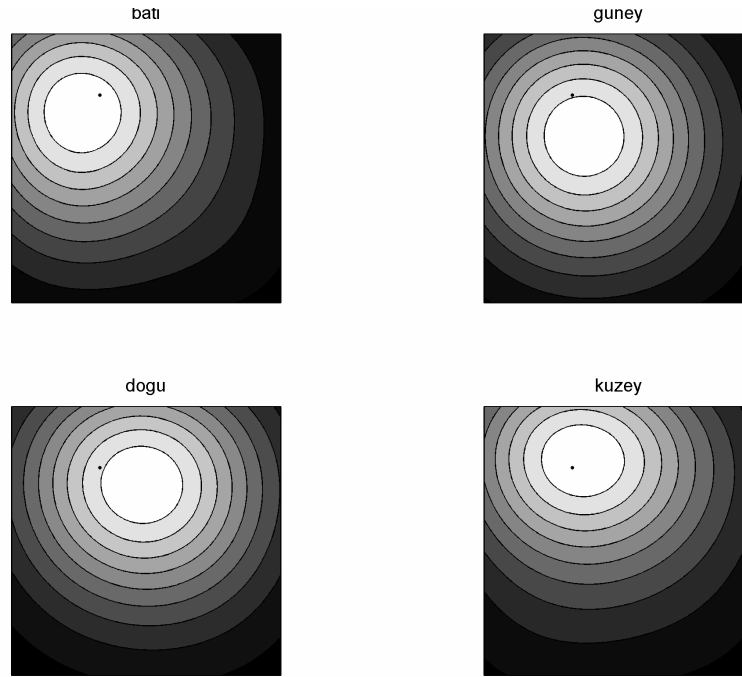


Şekil 4.28: Oluşturulan YH ateşleme alanlarının maksimumlarının %99' una eşit kontur çizgileri.

4.3.1 Hedef Hücreleri ve Ateşleme Alanlarının Oluşması

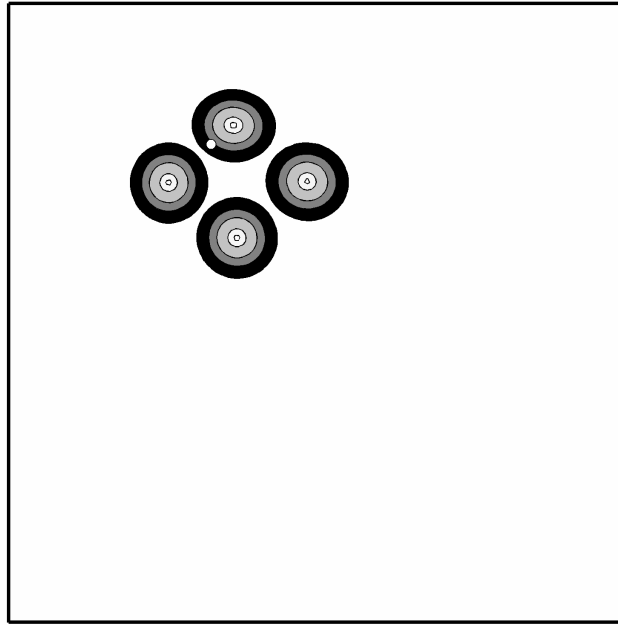
Bu çalışmada hedef hücre ateşleme hızları " r_a ", YH ateşleme hızlarının " r_i " ağırlıklı toplamından oluşmaktadır (bkz. Eşitlik 2.9). yukarıda da bahsettiğimiz gibi YH ateşleme hızları Q-öğrenme algoritmasındaki durumlara karşılık gelirken (bkz.

Eşitlik 2.10), hedef hücreleri ateşleme hızları durum-hareket ikililerinden harekete karşılık gelmektedir. YH' leri ile hedef hücreleri arasındaki sinaptik bağlantılar Eşitlik 2.10' da verildiği gibi alanı kodlayan 256 YH' sinin ateşlemelerinden oluşan durum değerleri ile yenilenmektedir. Ajan içinde bulunduğu durum ile bir sonraki seçilen durumun maksimum değeri arasındaki farkı, içinde bulunduğu durumda seçilen yön “a” ile buna bağlı YH' leri arasındaki bağlantılara eklemektedir. Modelde hedef hücreleri, batı, güney, doğu, kuzey olmak üzere dört ana yönü temsil etmektedir. Ajanın hedef bölgesini öğrenmesi sırasında, yani hedef hücreleri ateşleme alanlarının oluşması sırasında, ajan alan içerisinde rastgele noktalara konarak, hedefe ulaşmaya kadar yani R=1 ödül sinyali alana kadar alan içerisinde dolaştırılmaktadır. Bu öğrenme çabaları 1000 kez tekrarlanarak optimum durum değerleri oluşturulmakta ve buna bağlı olarak, kararlı hedef hücre ateşleme alanları oluşmaktadır (Şekil 4.29).



Şekil 4.29: Hedef hücrelerine ait ateşleme alanlarının kontur çizgileri. Her bir kare alan hedef hücre ateşleme alanlarının 50X50 cm boyutlarındaki alan içerisindeki konumlarını göstermektedir. Maksimum ateşleme hızlarından oluşan kontur beyaz alan ile temsil edilmekte ve hız azaldıkça renk koyulaşmaktadır. Siyah nokta hedefi işaretlemektedir.

Alanlara bakıldığında batı hücresine ait ateşleme alanı hedefin batısında, güney hücresine ait ateşleme alanı hedefin güneyinde, doğu hücresine ait ateşleme alanı hedefin doğusunda, kuzey hücresine ait ateşleme alanı hedefin kuzeyinde oluşmaktadır. Şekil 4.30 hedef hücre ateşleme alanlarının hedef noktasını nasıl kodladığını daha net bir biçimde göstermektedir. Bu şekil ajan alan içerisinde düzenli bir biçimde dolaştırılarak, hedef hücre ateşleme hızlarının kaydedilmesi ile oluşturulmuştur. Her bir daire alan 4 hedef hücresinin ateşleme alanlarını ve bu alanlar içindeki farklı renklerdeki daireler ateşleme alan maksimumlarının %98, %99, %99,5 ve %99,9' una denk gelen kontur çizgilerini göstermektedir.



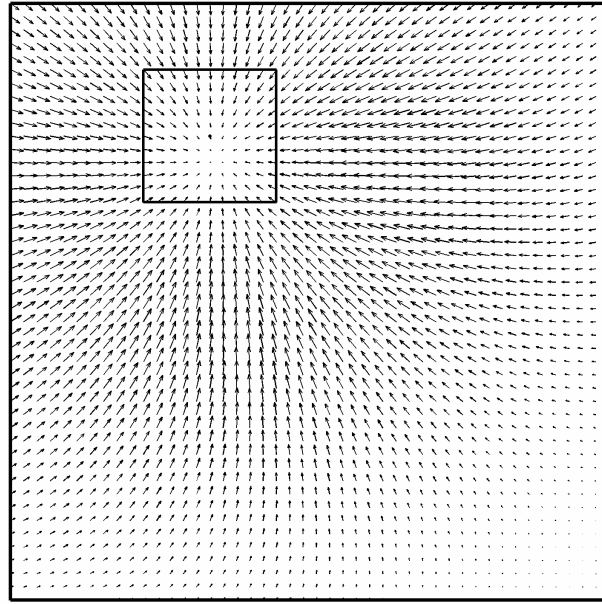
Şekil 4.30: HH ateşleme alanlarının hedef etrafındaki yerleşimi. Batı, güney, doğu ve kuzey hücrelerine ait ateşleme alan maksimumlarının %98, %99, %99,5 ve %99,9' una denk gelen kontur çizgileri görülmektedir. Beyaz nokta hedefi işaretlemektedir.

Şekilden de görüldüğü gibi hedef hücre ateşleme alanları hedef bölgesinin dört tarafını kodlayarak ajanın hedefe doğru yönelmesini sağlamaktadır.

4.3.2 Popülasyon Vektörü

Navigasyon, popülasyon vektörlerinin hesaplanması ile gerçekleşmektedir. Popülasyon vektörlerinin hesaplanma şekli ilk iki model ile aynıdır. Hedef hücre

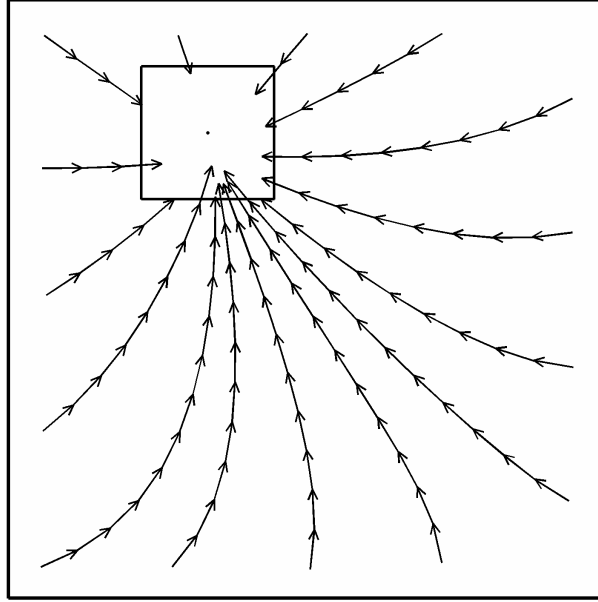
ateşleme hızları temsil ettikleri yönün birim vektörü ile çarpılarak, birbirleri ile vektörel bir şekilde toplanmaktadır. Çıkan sonuç vektörü ajanın yeni yönünü belirlemektedir. Şekil 4.31’ de popülasyon vektör haritası görülmektedir. Popülasyon vektörleri 0,25 cm aralıklı bir gridin her noktası için hesaplatıldığında bütün vektörlerin hedef noktasını gösterdiği görülmektedir. hedef bölgesi küçük kare alan ile işaretlenmiştir. Bu karenin tam merkezinde vektör boyları sıfırlanmaktadır. Bu hedef noktasında hedef hücre aktivitelerinin birbirlerine eşit olduğu anlamına gelmektedir.



Şekil 4.31: Popülasyon vektör haritası. Popülasyon vektörleri ajanın alan içerisindeki 0,25 cm aralıklı konumları için çizilmiştir. Küçük kare alan hedef bölgesini göstermektedir.

4.3.3 Modelde Başarım

Simülasyonda ajan alanın farklı noktalarına bırakılarak hedefe yönelimleri incelendiğinde (Şekil 4.32), ajanın hedefe en kısa rota ile ulaştığı görülmektedir. YH ateşleme hızları ile tanımlanan sürekli durumların kullanıldığı Q-öğrenme algoritması, ödül tabanlı uzaysal öğrenme modelinde başarılı olmuştur.

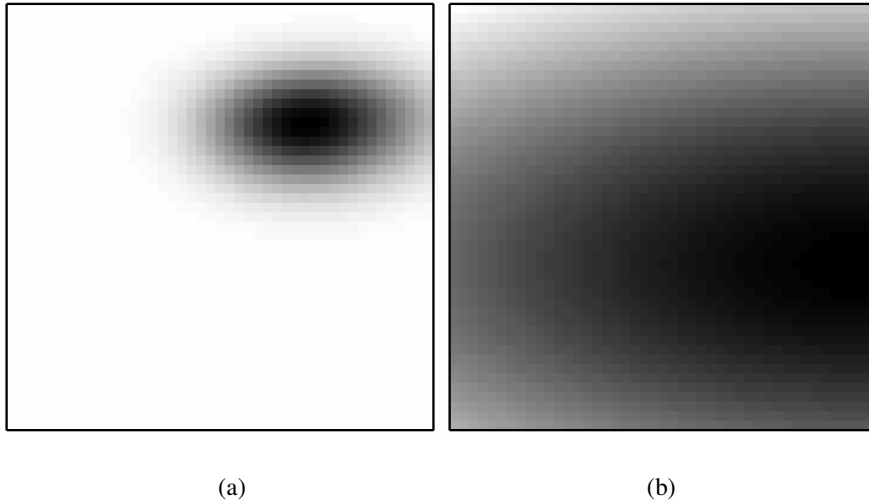


Şekil 4.32: Farklı noktalardan ajanın navigasyonu. Birbiri ardına gelen oklar ajanın izlediği yolu, küçük kare alan ise hedef bölgesini göstermektedir.

TARTIŞMA

Bu tez çalışmasında yapılan hipokampus ve uzaysal öğrenme modellemesinde genel olarak yer hücrelerinin yeni girilen bir alanı (*novel enviroment*) kodlaması ve bu uzaysal kodlamaya hangi parametrelerin etkisinin olduğu üzerinde durulmuştur. Bunun yanında yer hücrelerindeki bu kodlamaların sonucunda hedef hücre aktivitelerinin ve ateşleme alanlarının oluşması ve hedef bölgesinin öğrenilmesi irdelenmiştir.

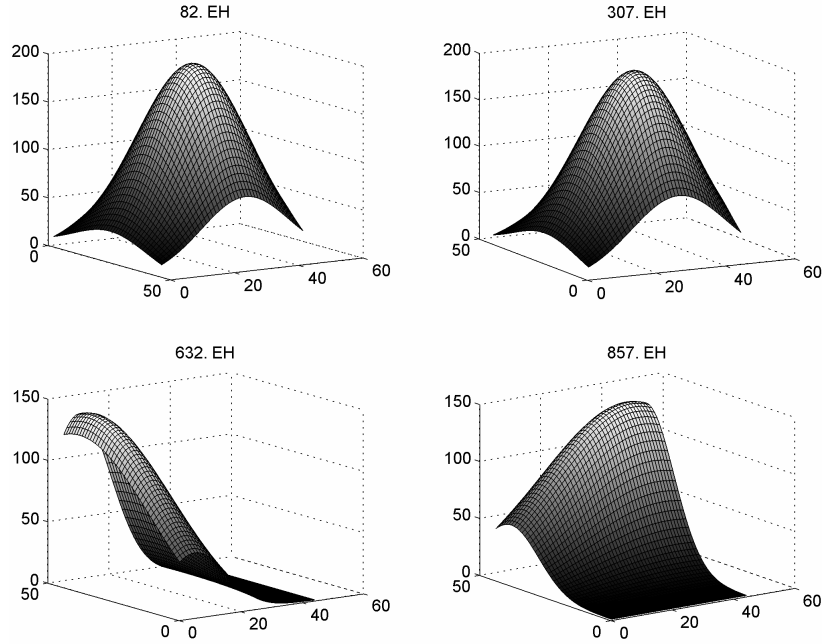
Algılayıcı hücre birimleri, ajan ile duvarlar arasındaki uzaklık bilgisini entorhinal hücre birimlerinin anlayabileceği basit sayısal girdilere (ateşleme hızları) dönüştüren bir birim olarak tasarlanmıştır. Algılayıcı hücre birimlerinin metrik bilgiler sonucu oluşturduğu cevap eğrileri (bkz. Şekil 4.1), temel olarak standart sapma bileşeninden etkilenmektedir. Denemeler sırasında standart sapma sabitinin (σ_0) küçük değerlerde seçilmesi ($\sigma_0 = 2, 3, 4, 5$ gibi standart sapma sabitleri denenmiştir) entorhinal ve yer hücre ateşleme alanlarının daralmalarına neden olmuştur (şekil 5.1 a). Bunun aksine σ_0 büyük değerlerde alındığında neredeyse tüm alanı kaplayan ve alanın kodlanması bakımından anlamını yitirmiş ateşleme alanları oluşmaktadır (şekil 5.1 b).



Şekil 5.1: Aynı yer hücresine ait iki farklı standart sapmadaki ateşleme alanları. a) $\sigma_0 = 3$ b) $\sigma_0 = 20$

Sonuç olarak algılayıcı hücre cevap eğrilerinin yaygınlığını belirleyen standart sapma bileşeninin, yer hücre ve entorhinal hücrelerine ait ateşleme alanlarının uzaysal kodlamadaki anlamlılığını etkileyen önemli bir etken olduğu anlaşılmıştır ve modelde, Burgess ve O'Keefe' nin (16, 62) modellerinde olduğu gibi, standart sapma sabiti $\sigma_0 = 10$ olarak belirlenmiştir.

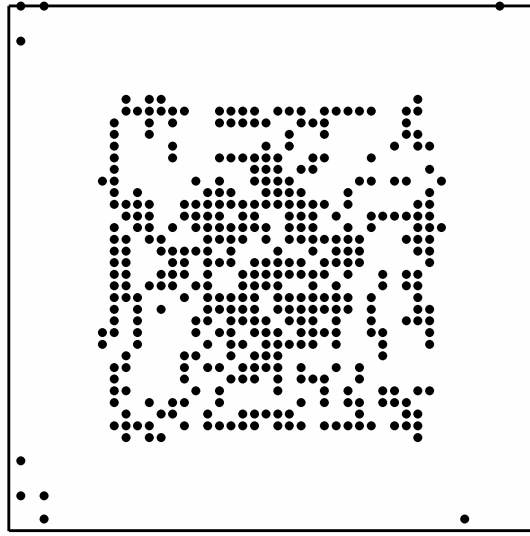
Entorhinal hücre katmanı, algılayıcı hücre katmanından gelen bu görsel bilgileri, iyi konumlanmış yer hücre ateşleme alanlarının oluşması için iki boyutlu uzaysal bilgiye çeviren ara katmandır (16). Entorhinal hücrelerin ateşleme alanlarını incelediğimizde (bkz. Şekil 4.3), alana düzenli bir şekilde dağıldıklarını gördük. Bunun nedeni entorhinal hücre alanlarının dik kenarlara ait algılayıcı hücrelerin cevap eğrilerinin çarpımından oluşmasıdır. Buna bağlı olarak algıladığı duvara yakın bir mesafede maksimum ateşleme yapan algılayıcı hücre ile buna dik olan duvara uzak bir mesafede maksimum ateşleme yapan algılayıcı hücrenin eşleşmesinden oluşan entorhinal hücrenin ateşleme alanı yayvan, aynı veya birbirine yakın uzaklıklarda maksimum ateşleme yapan algılayıcı hücrelerin eşleşmesinden oluşan entorhinal hücre ateşleme alanı simetrik bir şekil almaktadır (bkz. Şekil 4.3). Burgess ve O'Keefe' nin 1994' de (16) yaptıkları modelde entorhinal ve yer hücre birimlerinin ateşleme hızları 0-3 tam sayı değerleri arasında sınırlandırılmıştır. Bu model kapsamında yapılan çalışmada böyle bir sınırlandırma yapılmamıştır, ateşleme hızları sürekli sayılardan oluşmaktadır (Şekil 5.2).



Şekil 5.2: Dokuzyüz EH içerisinde seçilmiş 4' ünün ateşleme alanlarının 3 boyutlu çizimleri. Ateşleme alanlarının maksimumlarına baktığımızda 0-200 arasında değerler aldığı görülmektedir.

Modelde uzaysal kodlamayı gerçekleştiren birim yer hücre (YH) birimleridir. Burada modellenen YH' leri hipokampusta CA1-CA3 bölgelerinde bulunan ve uzaysal kodlama yaptığı bilinen piramidal hücrelerdir (58, 59). Öğrenme işlemi YH' leri ile EH' ler arasındaki bağlantıların değişmesi ile gerçekleşmektedir (16, 19, 62). Aynı zamanda YH ateşleme alanlarının şekli ve boyutu da bu değişimler sonucu oluşmaktadır. Bölüm 4.6' da da bahsedildiği gibi YH' leri ile EH' ler arasındaki bu değişim rekabetçi öğrenme algoritmasının değiştirilmiş bir şekli ile gerçekleştirilmektedir. Burgess ve meslektaşlarının 1997' de (62) yazmış oldukları makalede YH' leri ile EH' ler arasındaki yenilenmenin en yüksek aktiviteli 4 YH ile en yüksek aktiviteli EH' ler arasında olduğu yazmaktadır. Burada kaç tane EH' nin seçilmesi gerektiği açıkça belirtilmemiştir. Tez çalışmasında bu parametre üzerinde de oldukça fazla durulmuştur ve denemelerde şu sonuca varılmıştır. YH' leri ile her teta periyodunda yeni bağlantı yapacak EH sayısı çok fazla seçilirse, YH' lerinin temsil ettikleri alanlar birbirlerinin içine girerek anlamlılıkları yitirmektedirler (örneğin her teta periyodunda en yüksek aktiviteli 50 EH en yüksek aktiviteli 4 YH

ile bağlantı yaptığında). Bu durum için YH ateşleme alanlarının maksimumlarına baktığımızda alanın ortasında toplandıkları görülmektedir (Şekil 5.3).



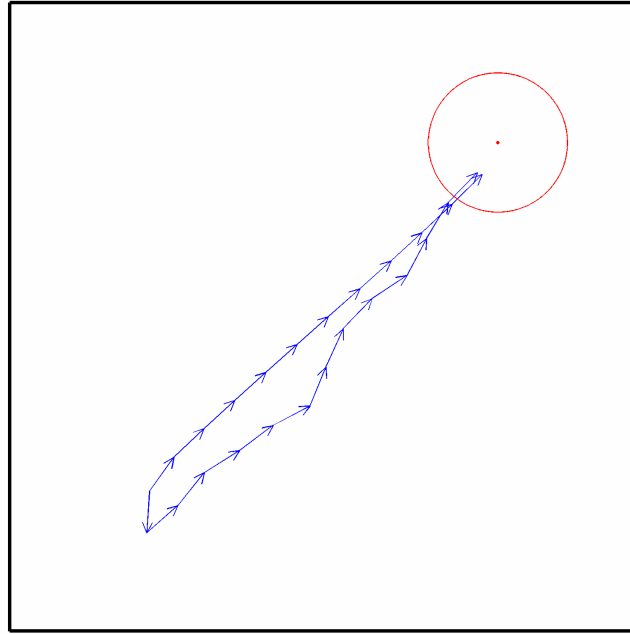
Şekil 5.3: Alan içerisinde, 900 yer hücresinin ateşleme alanlarının maksimumları. Ateşleme alanlarının temsil ettikleri alanlar birbiri içine girdiğinden maksimumları alanın merkezine yakın bir noktada kümelenmiştir.

Bunun aksine en yüksek aktiviteli bir EH ile en yüksek aktiviteli bir YH seçildiğinde ise EH ateşleme alanı ile YH ateşleme alanı arasında bir fark kalmamakta ve uzaysal kodlama yeterli olmamaktadır. Bu çalışmada bağlantıların yenilenmesi için, her teta periyodunda en yüksek aktiviteli bir YH ile en yüksek aktiviteli 4 EH seçilmektedir. Bu durum bu modelde en optimum sonucu yaratmıştır (Şekil 4.7).

Model çalışmasının asıl odağında olan konu ajanın bu uzaysal kodlamayı kullanarak alan içerisine yerleştirilen bir hedefe nasıl ulaştığıdır (*navigation*). Bu noktada hedef hücreleri ve popülasyon vektörü kavramları ortaya çıkmaktadır. Hedef hücre birimleri de diğer birimlerde olduğu gibi ateşleme alanları ile yorumlanmıştır. Hedef hücre ateşleme alanlarını en çok etkileyen parametreler YH'leri ile yaptıkları bağlantılar ve aktivitelerinin normalize edilip edilmediğidir. Modelde dört ara yönü temsil eden hedef hücreler (HH) oluşturulmuştur. Bu HH'lerin her biri en yüksek aktiviteli 4 YH ile bağlantı yapmaktadır. Burada şu soru önem taşımaktadır. Seçilen en yüksek aktiviteli YH'leri hangi YH'leridir? Çalışmalar sonucunda anlaşılmıştır ki bu 4 YH hedef ile bağlandıkları HH'nin

temsil ettiği köşe arasında bulunan YH' leri en yüksek aktivitelileridir. Çünkü HH ateşleme alanlarının oluşturulması prosedüründe ajan hedef üzerine konularak HH' lerin temsil ettiği yönler baktırılmakta ve bu sırada YH' leri ile HH' ler arasındaki bağlantılar oluşmaktadır. YH' lerinin doğası gereği, ajana ve köşelere yakın durumda bulunan hücreler yüksek aktivite göstermektedirler. Bölüm 4.4' de bahsedildiği gibi köşelere yakın EH' ler diğerlerine göre daha yüksek ateşleme hızına sahiptirler ve bu EH' lerin bağlandığı YH' leri de doğal olarak en yüksek ateşleme hızına sahip hücreler olmaktadır. Modelle yapılan performans çalışmalarında HH ateşleme hızları normalize edilmeden oluşturulan popülasyon vektörlerinin ajanı hedefe yönlendirmede yeterli başarıyı gösteremedikleri anlaşılmıştır. Çünkü bu durumda farklı maksimumlara sahip HH ateşleme alanları, özellikle köşe ve duvarlara yakın yerlere konan hedef bölgesi etrafında simetrik bir şekilde yer alamamakta ve bu durumda ajan hedefi bulamamaktadır. Oysa HH ateşleme hızlarını normalize ettiğimizde tüm HH ateşleme alan maksimumları aynı değeri aldığından simetri sorunu ortadan kalkmıştır ve popülasyon vektörleri ajanı hedefe başarılı bir şekilde yönlendirmiştir (bkz. Şekil 4.13 ve Şekil 4.17).

Hedefi bulma (*navigation*) probleminin çözümünde bir diğer önemli nokta ise popülasyon vektörü hesaplarıdır. Popülasyon vektörü HH ateşleme hızları ile HH' lerin gösterdikleri yönler aittir birim vektörlerin çarpılıp sonuç vektörlerinin birbirleri ile toplanarak elde edilmektedir (bkz. Eşitlik 4.3). Burada dikkat edilmesi gereken nokta ortaya çıkan popülasyon vektörünün tersinin alınması gerektiğidir. Çünkü HH ateşleme alanları hedef ile köşe arasında oluştuklarından ajanı temsil ettikleri köşeden hedefe doğru sürüklerler. Popülasyon vektörü ile ilgili diğer bir nokta ise çıkan popülasyon vektörü yönüne 30° lik bir yay içerisinde rastgele bir açı daha eklenmesidir. Bu durum Burgess ve O'Keefe' nin 1994 yılında yazdıkları makalede de belirtilmektedir (16). Bunun nedeni ajanın hareketlerine bir miktar momentum katmaktır. Böylece ajanın simülasyon sırasındaki hareketleri daha gerçekçi gözükmekte ve daha da önemlisi alan içerisinde oluşabilecek tanımsız bölgelerde ajanın birbirini tekrar eden hareketler yaparak bir noktada takılması engellenmektedir. Şekil 5.4' de ajanın momentum içeren ve içermeyen hareketler ile hedefe yönelimi görülmektedir.



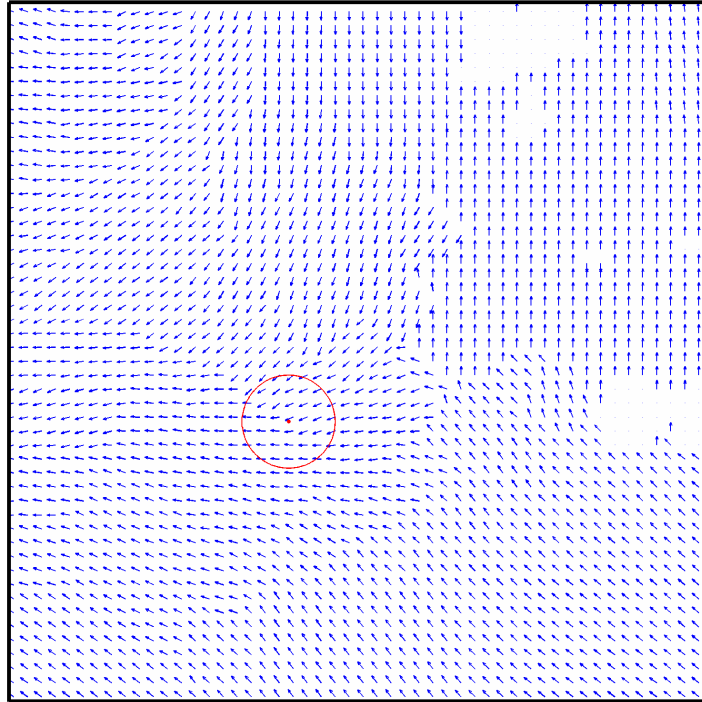
Şekil 5.4: Ajanın hareketine momentumun etkisi. Şekilde görüldüğü gibi hedefe giden yolda dönüşlü bir rota izlemektedir. Momentum ortadan kaldırıldığında rotasından hiçbir şekilde sapmadan hedefe ulaşmaktadır.

Popülasyon vektörü dışındaki bir diğer yaklaşım, hedef hücre aktivitelerinin hedefe olan yakınlığı kodlamasıdır. Bu şekildeki bir yaklaşımda ajan tarafından hedefe yönelen gradiyentler öğrenilmektedir. Fakat böyle bir yaklaşımda öğrenme ancak çok sayıdaki tekrar ile mümkün olduğundan popülasyon vektörü yaklaşımına göre oldukça yavaş kalmaktadır (62). Ayrıca popülasyon vektörü ile oluşturulan rota hedefe giden en kısa yol olmaktadır (8).

Model 2 ve Model 3, dış ortamdan gelen görsel bilgilerin YH' leri tarafından uzaysal kodlara dönüştürülmesi aşamasına kadar model 1 ile genel olarak aynı temellere dayanmaktadır. Özellikle 2. model, 1. modelde olduğu gibi Burgess ve arkadaşlarının farklı yıllarda yayınladıkları iki makalenin irdelenmesi ve model parametrelerinin ayrıntılı bir şekilde incelenmesi amaçlı bir çalışma olduğundan, bu bölümde model 1 ve model 2 ile ilgili tartışmalar model 1' den farklılıkları kapsamında olacaktır.

Model 2' de YH katmanından sonra bir katman daha eklenmiştir. Bu katman anatomik verilerden de esinlenilerek subikular hücre (SH) katmanını temsil etmektedir. SH katmanı alanı kodlayan daha kararlı ateşleme alanları

oluşturmaktadır. Çünkü, YH' ler ile SH' ler arasındaki sinaptik bağlantıların yenilenmesi sırasında rekabetçi öğrenme gereği seçicilik bir kat daha artmaktadır. Ayrıca YH' leri ile SH' lerin ateşleme alanlarının alana dağılımlarını karşılaştırdığımızda SH'lere ait ateşleme alanlarının daha homojen bir biçimde dağıldıklarını görürüz (bkz. Şekil 2.24). Model 2' de bir diğer farklılık ise görsel girdilerin çok özel işaretler ile tanımlanmasıdır. Bu modelde giriş bilgisi olarak alanın duvarlarına belli aralıklar ile yerleştirilen işaretler kullanılmaktadır. İşaretlerin sayısı ve birbirlerinden uzaklıkları EH sayısını ve buna bağlı olarak YH ateşleme alanlarının boyutlarını ve buna bağlı olarak kodlama güçlerini etkilemektedir. İşaret sayısının artırılması ajanın navigasyon başarısını doğrudan arttırmaktadır. Tez çalışması sırasında farklı işaret sayıları denenmiştir. Şekil 5.5' de 4 işaretle yapılan deneydeki popülasyon vektör haritası görülmektedir. Bu şekilden de anlaşılacağı gibi, alan içerisinde birçok tanımsız bölge oluşmaktadır. Oysa 17 işaretle yapılan deneyde popülasyon vektörleri ajanı hedefe taşımaktaydı (bkz Şekil 4.26).



Şekil 5.5: Alanda, 4 işaret bulunması durumunda popülasyon vektör haritası. Şekilde okların bulunmadığı bölgeler tanımsız bölgelerdir. Okların yönelimine baktığımızda da birçok yerde tutarsız oldukları görülmektedir.

Model 3' de ödöl tabanlı bir öğrenme algoritması olan pekiştirmeli öğrenme algoritması, YH' leri ile HH' leri arasındaki sinaptik bağlantıların yenilenmesinde yani hedef yerinin öğrenilmesinde kullanılmaktadır. Model bu şekildeki yaklaşımı ile model 1 ve model 2' ye göre navigasyon problemine daha çok fizyolojik desteęi olan bir çözüm getirmektedir. Model 1 ve model 2' de YH kodlamaları biyolojik gerçeklere dayandırılabilse de, YH' ler ile HH' ler arasında gelişen olaylara bir açıklık getirememektedir. Ancak model 3' ün dezavantajı, YH ateşleme hızlarından oluşan durum uzayının optimum değerlere sahip olabilmesi için birçok kez tekrara ihtiyacı vardır. Örneğın bu çalışma sırasında gereğinden fazla da olsa 1000 kez tekrar yapılmaktadır. Bu açıdan bakıldığında model 3 diğer modellere göre daha yavaş bir öğrenme mekanizmasına sahiptir.

SONUÇ ve ÖNERİLER

Bu tez kapsamında yapılan çalışmada üç model incelenmiştir. Birinci modelde $45 \times 45 \text{ cm}^2$ boyutlarında bir alan oluşturularak, bu alan içinde dolaşan ajan ve hareketlerini simüle eden fonksiyonlar yazılmıştır. Modelde algılayıcı hücre katmanından hedef hücre katmanına kadar tüm katmanların ateşleme hızları ve bu ateşlemelerini etkileyen parametreler irdelenmiştir. Sonuç olarak algılayıcı hücre cevaplarının standart sapmasının ve EH' ler ile YH' leri arasındaki bağlantıların yenilenmesi sırasında seçilen hücre sayısının YH ateşleme alanlarının boyut ve dağılımını etkileyen parametreler olduğu görülmüştür. Bu modeldeki önemli bir nokta da hedef hücre aktivitelerinin normalizasyonudur. HH ateşlemeleri normalize edilmeden yapılan navigasyonun başarısız olduğu görülmüştür.

İkinci model temel olarak birinci model ile aynı algoritmaya sahip olsa da bu modelde görsel bilgileri temsil eden işaretlerin tanımlanması ve YH katmanından sonra ikinci bir katmanın daha uzaysal kodlama yapması bakımından farklılıklar göstermektedir. Fakat algoritmaya subikular hücre katmanının eklenmiş olmasının belirgin bir faydası görülmemiştir. Bu modeldeki bir diğer farklı nokta ise YH ve SH katmanlarındaki hücreler arasında lateral inhibisyonun modellenmesidir. Lateral inhibisyon aynı katmandaki en yüksek aktiviteli dört hücre diğer hücreleri susturmaktadır. Lateral inhibisyon YH ve SH' lerin popülasyon kodlamalarının daha kararlı olmasını sağlamaktadır.

Üçüncü modelde asıl olarak navigasyon problemi üzerinde durulmuştur. Bu bağlamda YH ateşleme alanlarının oluşması safhasına kadar olan kısım göz ardı edilerek, bu alanlar yapay olarak önceden tanımlanmıştır. Bu modelde ajanın hedef noktasını öğrenmesi ödül tabanlı bir algoritma olan pekiştirmeli öğrenme algoritması ile gerçekleştirilmiştir. YH ateşlemelerinden oluşan sürekli durum uzayı ve her durumda verilen hareket kararı YH' ler ile hedef hücreler arasındaki sinaptik bağlantıların optimizasyonunda kullanılmaktadır. Bu navigasyon modeli hipokampal yer hücreleri ile nükleus akumbens arasında gerçekleşen fizyolojik olaylara dayandırılması bakımından, daha gerçekçi bulunmuştur. Oysa bir ve ikinci modellerde tanımlanan hedef hücreler için fizyolojik bir karşılık getirilememiştir. Bu modelde de birinci modelde olduğu gibi hedef hücre aktivitelerinin

normalizasyonunun, navigasyonun başarılı olabilmesi için gerekli olduğu saptanmıştır.

Bu tez çalışmasında, ajanın farklı şekil ve boyutlardaki alanlardaki navigasyon sonuçları incelenmemiştir. Ayrıca alan içerisine engeller konularak engel faktörünün yer hücre aktiviteleri ve navigasyon üzerine etkileri de incelenmemiştir. Oysa çevre ajan arasındaki etkileşimlere genel bir çözüm getirilmesi, daha gerçekçi uzaysal davranışları olan yapay zekalı makinelerin üretilmesinde etkili olacaktır. Bunun yanında tez kapsamında yapılan bütün bu simülasyonların gerçek robotlar üzerinde denenmesi, gerçek zamanlı bir araştırma olacağından yararlı olacaktır. Ayrıca gerçek sensörlerden gelen bilginin gürültü faktörünü de içermesi, simülasyon çalışmalarında tanımlanan gürültüsüz yapay giriş bilgilerine göre araştırmayı gerçek dünya koşullarına taşıyacaktır. Bu bağlamda bu tür araştırmalar için üretilen özel robotlar (Khepera, CMU Millibots, RCX) kullanılabilir yada PIC, Atmel gibi kolay programlanabilen ve robotik uygulamaları sıkça görülen mikro-kontrolcüler ve çeşitli sensörler yardımı ile amaca uygun robotlar yapılabilir. Bu sayede, giriş bölümünde de bahsedildiği gibi yapay zeka çalışmalarının amacı olan insanımsı (humanoid) makine yapma hedefine yönelik bir adım atılmış olacaktır.

KAYNAKLAR

1. Amaral D. G., ve Witter, M. P., The three-dimensional organization of the hippocampal formation: A review of anatomical data, *Neuroscience*, 31(3):571–591, 1989
2. Amaral, D. G., Dolorfo, C. ve Alvarez-Royo P., Organization of Cal projections to the subiculum: aPHA-L Analysis in the rat, *Hippocampus*, 1:415–435, 1991
3. Amaral D. G., Emerging principles of intrinsic hippocampal organization, *Current Opinion in Neurobiology*, 3:225–229, 1993
4. Andersen, P., Bliss, T. V. P., ve Skrede K. K., Lamellar organization of hippocampal excitatory path ways in the rat, *Experimental Brain Research*, 13:222–238, 1971
5. Arleo, A., Spatial learning and navigation system in neuro-mimetic system, Doctoral Thesis, Swiss Federal Institute of Technology Lausanne (EPFL), Switzerland, No:2312, 2000
6. Arleo, A., Gerstner, W., Spatial cognition and neuro-mimetic navigation: A model of hippocampal place cell activity, *Biological Sybernetics*, 83:287-299, 2000
7. Bach, M. E., Hawkins, R. D., Osman, M., Kandel, E. R., ve Mayford M., Impairment of spatial but not con-textual memory in CaMKII mutant mice with a selective loss of hippocampal LTP in the range of the theta frequency. *Cell*, 81:905–915, 1995
8. Benhamou, S., Seguinot, V., How to find one's way in the labyrinth of path integration model, *Journal of Theoretical Biology*, 174, 463-466, 1995
9. Bieglerand, R., Morris, R. G. M., Landmark stability: Studies exploring whether the perceived stability of the environment influences spatial representation, *Journal of Experimental Biology*, 199(1):187–193, 1996
10. Bliss T. V. P. ve Collingridge, G. L., Long term potentiation: A synaptic model of memory. *Nature*, 361:31–39, 1993

11. Bose, A., Booth, V., Recce, M., A temporal mechanism for generating the phase precession of hippocampal place cells, *Journal of Computational Neuroscience*, 9:5–30, 2000
12. Bostock, E., Muller, R. U., Kubie, J. L., Experience-dependent modifications of hippocampal place cell firing, *Hippocampus*, 1(2):193–206, 1991
13. Breese, C. R., Hampson, R. E., Deadwyler S. A., Hippocampal place cells: Stereotypy and plasticity, *Journal of Neuroscience*, 9(4):1097–1111, 1989
14. Brown, T. H., Kairiss, E. W., Keenan C. L., Hebbian synapses: Biophysical mechanisms and algorithms, *Annual Review of Neuroscience*, 13:475–511, 1990
15. Brown, M. A. ve Sharp P. E., Simulation of spatial-learning in the Morris water maze by a neural network model of the hippocampal-formation and nucleus accumbens, *Hippocampus*, 5:171–188, 1995
16. Burgess, N., Recce, M. ve O’Keefe, J., A model of hippocampal function, *Neural Networks*, 7:1065–1081, 1994
17. Burgess, N., O’Keefe, J., Neuronal computations underlying the firing of place cells and their role in navigation, *Hippocampus*, 7:749–762, 1996
18. Burgess, N., Donnett, J. G., O’Keefe, J., Using a mobile robot to test a model of the rat hippocampus, *Connection Science*, 10, Nos 3&4, 291-300, 1998
19. Burgess, N., Jackson, A., Hartley, T., O’Keefe, J., Predictions derived from modelling the hippocampal role in navigation *Biological Cybernetics*, 83:301-312, 2000
20. Burgess, N., O’Keefe, J., The theta rhythm. *Hippocampus*, 15:825-826, 2005
21. Burwell, R. D., Witter, M. P., Amaral, D. G., Perirhinal and postrhinal cortices of the rat: A review of the neuroanatomical literature and comparison with findings from the monkey brain. *Hippocampus*, 5:390–408, 1995
22. Buzsáki, G., Feed-forward inhibition in the hippocampal formation. *Progress in Neurobiology*, 22:131–153, 1984
23. Chavarriaga, R., Strössl, T., Sheynikhovich, D., Gerstner, W., A computational model of parallel navigation systems in rodents”, *Neuroinformatics*, 3:223-242, 2005

24. Collett, T. S., Cartwright, B. A., Smith, B. A., Landmark learning and visuospatial memories in gerbils *Journal of Comparative Physiology A*, 158:835–851, 1986
25. Cressant, A., Muller, R. U., Poucet, B., Failure of centrally placed objects to control the firing fields of hippocampal place Cells”, *The Journal of Neuroscience*, 17(7):2531–2542, 1997
26. Eichenbaum, H., Kuperstein, M., Fagan, A., ve Nagode, J., Cue-sampling and goal-approach correlates of hippocampal unit activity in rats performing an odor discrimination task. *Journal of Neuroscience*, 7(3):716–732, 1987
27. Foster, T. C., Castro, C. A. Ve McNaughton, B. L., Spatial selectivity of rat hippocampal neurons: Dependence on preparedness for movement, *Science*, 244:1580–1582, 1989
28. Gaussier P., Zrehen, S., PerAc: A neural architecture to control artificial animals, *Robotics and Autonomous Systems*, 16(2-4):291–320, 1995
29. Georgopoulos, A. P., Schwartz, A. ve Kettner, R. E., Neuronal population coding of movement direction, *Science*, 233:1416–1419, 1986
30. Georgopolous, A. P., Kettner, R. E. ve Schwartz, A. B., Primate motor cortex and free arm movement to visual targets in three dimensional space. II. Coding of direction of movement by a neuronal population, *Journal of Neuroscience*, 8,2928-2937, 1988
31. Gerstner W., Abbott, L. F., Learning navigational maps through potentiation and modulation of hippocampal placecells, *Journal of Computational Neuroscience*, 4:79–94, 1997
32. Gothard, K. M., Skaggs, W. E., ve McNaughton, B. L., Dynamics of mismatch correction in the hippocampal ensemble code for space: Interaction between path integration and environmental cues. *Journal of Neuro science*, 16(24):8027–8040, 1996
33. Gothard, K. M., Skaggs, W. E., Moore, K. M., ve McNaughton B. L., Binding of hippocampal CA1 neural activity to multiple reference frames in a landmark-based navigation task. *Journal of Neuroscience*, 16(2):823–835, 1996

34. Hartley, T., Burgess, N., Lever, C., Cacucci, F., O'Keefe, J., Modeling place fields in terms of the cortical inputs to the hippocampus. *Hippocampus* 10:369–379, 2000
35. Hartmannand, G., Wehner, R., The ant's path integration system: a neural architecture, *Biological Cybernetics*, 73(6):483–497, 1995
36. Haykin, S., *Neural Network: A Comprehensive Foundation*. Macmillan College Publishing Comp., New York, 1994
37. Hill, A. J., First occurrence of hippocampal spatial firing in a new environment. *Experimental Neurology*, 62:282–297, 1978
38. Hill A. J., Best, P. J., Effects of deafness and blindness on the spatial correlates of hippocampal unit activity in the rat, *Experimental Neurology*, 74:204–217, 1981
39. Insausti, R., Herrero, M. T., ve Witter, M. P., Entorhinal cortex of the rat: Cytoarchitectonic subdivision and the origin and distribution of cortical efferents. *Hippocampus*, 7:146–83, 1997
40. Jarrard, L. E., Selective hippocampal lesions and behavior: Effects of kainic acid lesions on performance of place and cue tasks. *Behavioral Neuroscience*, 97:873–889, 1983
41. Kandel, R. E., Schwartz, J. H., Jassell, T. M., *Essentials of neural science and behavior*, Appleton & Lange, Stanford, Connecticut, 1995
42. Knierim, J. J., Kudrimoti, H. S., ve McNaughton, B. L., Place cells, head direction cells, and the learning of land mark stability. *Journal of Neuroscience*, 15:1648–1659, 1995
43. Kobayashi, T., Nishijo, H., Fukuda, M., Bures, J. Ve Ono T., Task dependent representation in rat hippocampal place neurons, *Journal of Neurophysiology*, 78:597–613, 1997
44. Lopes da Silva, F. H., Witter, M. P., Boeijinga, P. H. ve Lohman, A. H. M., Anatomical organization and physiology of the limbic cortex, *Physiological Reviews*, 70:453–511, 1990
45. Malcolm Strens, A Bayesian Framework for Reinforcement Learning, Seventeenth International Conference on Machine Learning (ICML-2000), Stanford University, California, June 29–July 2, 2000

46. McNaughton, B. L., Barnes, C. A., ve O'Keefe J., The contributions of position, direction, and velocity to single unit activity in the hippocampus of freely-moving rats. *Experimental Brain Research*, 52:41–49, 1983
47. McNaughton B. L., ve Morris, R. G. M., Hippocampal synaptic enhancement and information storage with in a distributed memory system. *Trends in Neurosciences*, 10(10):408–415, 1987
48. McNaughton, B. L., Barnes, C. A., Meltzer, J., ve Sutherland, R. J., Hippocampal granule cells are necessary for normal spatial learning but not for spatially-selective pyramidal cell discharge. *Experimental Brain Research*, 76:485–496, 1989
49. McNaughton, B. L., Chen, L. L., ve Markus, E. J., Dead reckoning, landmark learning, and the sense of direction: A neurophysiological and computational hypothesis, *Journal of Cognitive Neuroscience*, 3:190, 1991
50. Mehta, M. R., Quirk, M. C., ve Wilson, M.A. Experience-dependent, asymmetric shape of hippocampal receptive fields. *Neuron*, 25:707–715, 2000
51. Miller V. M., Best, P. J., Spatial correlates of hippocampal unit activity are altered by lesions of the fornix and entorhinal cortex, *BrainResearch*, 194:311–323, 1980
52. Morris, R. G. M., Garrud, P., Rawlins, J. N. P. Ve O'Keefe, J., Place navigation impaired in rats with hippocampal lesions. *Nature*, 297:681–683, 1982
53. Morris, R. G. M., Anderson, E., Lynch, G. S. Ve Baudry, M., Selective impairment of learning and blockade of long-term potentiation by an N-methyl-D-aspartate receptor antagonist, AP5, *Nature*, 319:774–776, 1986
54. Morris, R. G. M., Schenk, F., Tweedie, F. ve Jarrard, L. E., Ibotenate lesions of the hippocampus and/or subiculum: Dissociating components of allocentric spatial learning, *European Journal of Neuroscience*, 2:1016–1028, 1990
55. Muller. R. U., Kubie, J. L., The effects of changes in the environment on the spatial firing of hippocampal complex-spike cells. *Journal of Neuroscience*, 7:1951–1968, 1987

56. Muller, R. U., Kubie, J. L., ve Ranck, J. J. B., Spatial firing patterns of hippocampal complex-spike cells in a fixed environment. *Journal of Neuroscience*, 7:1935–1950, 1987
57. Muller, R. U., Bostock, E., Taube, J. S., ve Kubie, J. L., On the directional firing properties of hippocampal place cells, *Journal of Neuroscience*, 14(12):7235–7251, 1994
58. O'Keefe J., Dostrovsky, J., The hippocampus as a spatial map: Preliminary evidence from unit activity in the freely moving rat, *BrainResearch*, 34:171–175, 1971
59. O'Keefeand, J., Nadel, L., *The Hippocampus as a cognitive map*, Clarendon Press, Oxford, 1978
60. O'Keefe J., Speakman, A., Single unit activity in the rat hippocampus during a spatial memory task. *Experimental Brain Research*, 68:1–27, 1987
61. O'Keefe, J., Burgess, N., Geometric determinants of the place fields of hippocampal neurons. *Nature*, 381:425–428, 1996
62. O'Keefe, J., Burgess, N., Donnett, J. G., Jeffery, K. J., Robotic and neuronal simulation of the hippocampus and rat navigation, *The Royal Society*, 352:1535-1543, 1997
63. Packard M. G., McGaugh, J. L., Double dissociation of fornix and caudate nucleus lesions on acquisition of two water maze tasks: Further evidence for multiple memory systems. *Behavioral Neuroscience*, 106(3):439–446, 1992
64. Pavlides, C., Greenstein, Y. J., Grudman, M. And Winson, J., Long-term potentiation in the dentate gyrus is induced preferentially on the positive θ -rhythm, *Brain Research*, 439, 383-387, 1988
65. Pavlides C., Winson, J., Influence of hippocampal place cell firing in the awake state on the activity of these cells during subsequent sleep episodes. *Journal of Neuroscience*, 9(8):2907–2918, 1989
66. Quirk, G. J., Muller, R. U. ve Kubie J. L., The firing of hippocampal place cells in the dark depends on the rat's recent experience, *Journal of Neuroscience*, 10(6):2008–2017, 1990
67. Quirk, G. J., Muller, R. U., Kubie, J. L. ve Ranck J. B. Jr., The positional firing properties of medial entorhinal neurons: Description and comparison

- with hippocampal place cells. *Journal of Neuroscience*, 12(5):1945–1963, 1992
68. Redish A., Touretsky D (1997), Cognitive map beyond the hippocampus, *Hippocampus*, 7(1): 15-35
 69. Rolls, E. T., A model of the operation of the hippocampus and entorhinal cortex in memory. *International Journal of Neural Systems*, 6:51–70, 1995
 70. Samsonovich A., McNaughton, B. L., Path integration and cognitive mapping in a continuous attractor neural network model. *Journal of Neuroscience*, 17(15):5900–5920, 1997
 71. Save, E., Cressant, A., Thinus-Blanc, C. ve Poucet B., Spatial firing of hippocampal place cells in blind rats. *Journal of Neuroscience*, 18(5):1818–1826, 1998
 72. Scholkopf B., Mallot. H. A., View-based cognitive mapping and path planning. *Adaptive Behavior*, 3:311–348, 1995
 73. Schwartzkroin, P. A., Scharfman, H. E., Sloviter, R. S., Similarities in circuitry between Ammon's horn and dentate gyrus: Local interactions and parallel processing. *Progress in Brain Research*, 83, 269-286, 1990
 74. Sharp, P. E., Kubie, J. L., Muller, R. U., Firing properties of hippocampal neurons in a visually symmetrical environment: Contributions of multiple sensory cues and mnemonic processes. *Journal of Neuroscience*, 10(9):3093–3105, 1990
 75. Sharp, P. E., Computer simulation of hippocampal place cells, *Psychobiology*, 19(2):103–115, 1991
 76. Sharp P. E., Green, C., Spatial correlates of firing patterns of single cells in the subiculum of freely moving rat. *Journal of Neuroscience*, 14(4):2339–2356, 1994
 77. Sharp, P. E., Blair, H. T., Etkin, D., ve Tzanetos, D. B., Influences of vestibular and visual motion information on the spatial firing patterns of hippocampal place cells. *Journal of Neuroscience*, 15:173–189, 1995
 78. Sharp, P. E., Subicular place cells expand/contract their spatial firing pattern to fit the size of the environment in an open field, but not in the presence of

- barriers: Comparison with hippocampal place cells, *Behavioral Neuroscience*, 113(4):643-662, 1999
79. Sheynikhovich, D., Chavarriaga, R., Strösslin, T., Gerstner, W., Spatial Representation and Navigation in a Bio-inspired Robot, *Biomimetic Neural Learning*, LNAI 3575, pp. 245–264, 2005
 80. Silva, A. J., Paylor, R., Wehner, J. M. ve Tonegawa, S., Impaired spatial learning in α -calcium-calmodulin kinase II mutant mice, *Science*, 257:206–211, 1992
 81. Speakmanand A., O’Keefe, J., Hippocampal complex spike cells do not change their place fields if the goal is moved with in a cue controlled environment, *European Journal of Neuroscience*, 2:544–555, 1990
 82. Strösslin, T., Sheynikhovich, D., Chavarriaga, R., Gerstner, W., Robust self-localisation and navigation based on hippocampal place cells, *Neural Networks*, 18:(2005 special issue) 1125–1140, 2005, 1990
 83. Sutherland R. J., Rodriguez A. J., The role of the fornix/fimbria and some related subcortical structures in place learning and memory. *Behavioral and Brain Research*, 32:265–277, 1990
 84. Sutton, R. S., Barto, A. G., Reinforcement learning: An introduction, A Bradford Book, The MIT Press, London, England, 2. Edition, 1998
 85. Swanson L. W., Cowan, W. M., An auto radiographic study of the organization of the efferent connections of the hippocampal formation in the rat, *Journal of Comparative Neurology*, 172:49–84, 1977
 86. Taube, J. S., Klessak, J. P. Ve Cotman, C. W., Lesions of the rat postsubiculum impair performance on spatial tasks, *Behavioral and Neural Biology*, 5:131–143, 1992
 87. Touretzky, D. S., Redish, A. D., ve Wan, H. S., Neural representation of space using sinusoidal arrays, *Neural Computation*, 5:869–884, 1993
 88. Whishaw I.Q. Mittleman, G., Hippocampal modulation of nucleus accumbens: Behavioral evidence from amphetamine-induced activity profiles, *Behavioral and Neural Biology*, 55:289–306, 1991

89. Wiener, S. I., Korshunov, V. A., Garcia, R. ve Berthoz, A., Inertial, substratal and landmark cue control of hippocampal CA1 place cell activity *Eur. Journal of Neuroscience*, 7:2206–2219, 1995
90. Wiener, S. I., Paul, C. A., ve Eichenbaum, H., Spatial and behavioral correlates of hippocampal neuronal activity. *Journal of Neuroscience*, 9(8):2737–2783, 1989
91. Wilson M. A., McNaughton B.L., Dynamics of the hippocampal ensemble code for space. *Science*, 261:1055–1058, 1993
92. Wilson M. A., McNaughton B. L., Reactivation of hippocampal ensemble memories during sleep. *Science*, 265:676–679, 1994
93. Witter, M. P., Organization of the entorhinal-hippocampal system: A review of current anatomical data, *Hippocampus*, 3:33–44, 1993
94. Wan, H. S., Touretsky, D. S., ve Redish, A. D., Towards a computational theory of rat navigation, In Mozer, M., Smolensky, P., Touretsky, D. S., Elman, J., ve Weigend A., editors, *Proceedings of the 1993 connectionist model summer school*, p 11-19, Hillsdale, NJ, Erlbaum, 1994
95. Young, B. J., Fox, G. D., ve Eichenbaum, H., Correlates of hippocampal complex-spike cell activity in rats performing a nonspatial radial maze task *Journal of Neuroscience*, 14(11):6553–6563, 1994
96. K-Team Cooperation, 2002-2006, <http://www.k-team.com>