

İSTANBUL TEKNİK ÜNİVERSİTESİ ★ LİSANSÜSTÜ EĞİTİM ENSTİTÜSÜ

**MOTOR KONTROL VE ÖĞRENMEYE İLİŞKİN
NÖRAL YAPILARIN MODELLENMESİ
VE DONANIM ÜZERİNDE BİR GERÇEKLEME**

DOKTORA TEZİ

Serhat ÇAĞDAŞ

Elektronik ve Haberleşme Mühendisliği Anabilim Dalı

Elektronik Mühendisliği Programı

AĞUSTOS 2025

İSTANBUL TEKNİK ÜNİVERSİTESİ ★ LİSANSÜSTÜ EĞİTİM ENSTİTÜSÜ

**MOTOR KONTROL VE ÖĞRENMEYE İLİŞKİN
NÖRAL YAPILARIN MODELLENMESİ
VE DONANIM ÜZERİNDE BİR GERÇEKLEME**

DOKTORA TEZİ

**Serhat ÇAĞDAŞ
(504182218)**

Elektronik ve Haberleşme Mühendisliği Anabilim Dalı

Elektronik Mühendisliği Programı

Tez Danışmanı: Prof. Dr. Neslihan Serap ŞENGÖR

AĞUSTOS 2025

ISTANBUL TECHNICAL UNIVERSITY ★ GRADUATE SCHOOL

**MODELING NEURAL STRUCTURES RELATED TO
MOTOR CONTROL AND LEARNING
AND AN IMPLEMENTATION ON HARDWARE**

Ph.D. THESIS

**Serhat AĞDAŞ
(504182218)**

Electronics and Communication Engineering Department

Electronics Engineering Programme

Thesis Advisor: Prof. Dr. Neslihan Serap ŞENGÖR

AUGUST 2025

İTÜ, Lisansüstü Eğitim Enstitüsü'nün 504182218 numaralı Doktora Öğrencisi Serhat ÇAĞDAŞ, ilgili yönetmeliklerin belirlediği gerekli tüm şartları yerine getirdikten sonra hazırladığı “MOTOR KONTROL VE ÖĞRENMEYE İLİŞKİN NÖRAL YAPILARIN MODELLENMESİ VE DONANIM ÜZERİNDE BİR GERÇEKLEME” başlıklı tezini aşağıda imzaları olan jüri önünde başarı ile sunmuştur.

Tez Danışmanı : **Prof. Dr. Neslihan Serap ŞENGÖR**
İstanbul Teknik Üniversitesi

Jüri Üyeleri : **Prof. Dr. Hakan GÜRVİT**
İstanbul Üniversitesi

Prof. Dr. Müştak Erhan YALÇIN
İstanbul Teknik Üniversitesi

Doç. Dr. Ahmet ONAT
İstanbul Teknik Üniversitesi

Dr. Öğr. Üyesi Mehmet KOCATÜRK
İstanbul Medipol Üniversitesi

Teslim Tarihi : **28 Mayıs 2025**
Savunma Tarihi : **06 Ağustos 2025**



ÖNSÖZ

Evrimsel süreç içerisinde gelişen beyin ve sinir sisteminin en temel amacı içinde bulunduğu canlıyı hayatta tutmaktır. Dolayısıyla, ortaya çıkan kontrol döngüleri ve hayatta kalma stratejileri genel olarak aksiyon ve hareketi önceler. Bu sebeple bu tezde motor kontrol ve motor öğrenme süreçlerinin modellenmesine odaklandım. Çalışmalarımı üç bölüm halinde sundum. Ancak bu dokümanı, araştırma çalışmalarımın yanında doktora sürecim boyunca edindiğim bakış açısını da yansıtmak şeklinde hazırlamaya çalıştım.

Doktora öğrenimim boyunca, gerektiğinde çalışmalarımın odağının dağılmasını önleyen, bazen de söylediklerini dinlemeyip yanlış yollara sapsam da anlayışlı davranan ve aynı zamanda nasıl bir akademisyen olmam gerektiğiyle ilgili örnek ve yol gösterici olan tez danışmanım Prof. Dr. Neslihan Serap ŞENGÖR'e minnettarım. Ayrıca tez çalışmamın ilerlemesine katkı sunan tez izleme jüri üyesi hocalarım Prof. Dr. Müştak Erhan YALÇIN ve Prof. Dr. Hakan GÜRVİT ile tez savunma jürisi hocalarım Doç. Dr. Ahmet ONAT ve Dr. Öğr. Üyesi Mehmet KOCATÜRK'e teşekkür ederim.

Arkadaşım olmanın yanında dağıldığımda beni motive eden, yol gösteren gerektiğinde benim için ikinci bir danışman gibi davranan meslektaşım Fatih GÜLEÇ'e de teşekkürlerimi sunuyorum.

Hayatımın sonuna kadar en büyük teşekkürü bana olan inancı ve desteğinden ötürü eşim Dr. Öğr. Görevlisi Ebru YİĞİT'e edeceğim. Tez çalışma sürecimde bazen zor bir partner olsam da bana katlandığın ama daha önemlisi tanıştığımızdan beri bana farklı bir düşünce alanı açtığın için minnettarım.

Bu tez çalışması, İTÜ Bilimsel Araştırma Projeleri Koordinasyon Birimi tarafından MDK-2022-43588 numaralı proje ile desteklenmiştir.

Ağustos 2025

Serhat ÇAĞDAŞ



İÇİNDEKİLER

	Sayfa
ÖNSÖZ	vii
İÇİNDEKİLER	ix
KISALTMALAR	xi
SEMBOLLER	xiii
ÇİZELGE LİSTESİ	xv
ŞEKİL LİSTESİ	xxi
ÖZET	xxiii
SUMMARY	xxv
1. GİRİŞ	1
1.1 Beyni Anlamak için Yanlış Yollar	2
1.2 Beyni Çözümleme Yolunda Yeni Tarifler	4
1.3 Motor Sistem ve Motor Kontrol	5
1.4 Dopaminin Motor Kontrol Üzerindeki Etkisi	12
1.5 Motor Öğrenme Mikrodevreleri ve Süper Öğrenme	14
2. BIO-GERÇEKÇİ BİR BAZAL GANGLIA MODELİNİN NÖROMOR- FİK DEVRE ÜZERİNDE GERÇEKLENMESİ	23
2.1 Ateşleyen Sinir Hücre Ağları ve Nöromorfik Devreler	23
2.2 Intel Loihi 2 Nöromorfik Donanım Mimarisi	25
2.3 Izhikevich Nöron Modelinin Loihi 2 Donanımı Üzerinde Gerçeklenmesi ..	28
2.3.1 Donanımsal gerçeklemenin doğruluk ve duyarlılık analizi	34
2.4 Izhikevich ve Loihi Donanımsal LIF Nöron Modellerinin Karşılaştırılması	38
2.5 Bazal Ganglia Devresi ve Go/No-Go Görevinin Benzetimi	41
2.5.1 BG ağının Loihi 2 donanımında gerçekleşmesi	43
2.5.2 Benzetime ait platformlar-arası karşılaştırma	45
3. POPÜLASYON DİNAMİĞİNE DAYALI MOTOR KONTROL	49
3.1 Frekans Dinamiğine Dayalı Ağ Modeli	52
3.1.1 Korteks yinelemeli ağ mimarisi	55
3.2 Kortiko- Bazal Ganglia - Talamus Ağ Modeli	57
3.3 Uzanma Görevine Ait Sonuçlar	60
3.3.1 Bazal ganglionlar hazırlık aktivitesini kuvvetlendirir	61
3.3.2 Hazırlık aktivitesi rotasyonel bileşenlerin özelliklerine etki eder	64
3.3.3 Bazal ganglionlar hareket üretimini destekler ve kararlılığını artırır	66
4. DUYU-MOTOR ÖĞRENME İLE HAZIRLIK AKTİVİTESİNİ İYİLEŞTİREN KORTİKO-SEREBELLUM AĞ MODELİ	71
4.1 Önerilen Kortiko-Serebellum Yapısı	72
4.2 Uzanma Deneyi Prosedürü	77
4.2.1 Doğrusal-okuma matris optimizasyonu	77
4.3 Merkezden-Uzanma Görevi Sonuçları	78
5. SONUÇLAR ve ÖNERİLER	83
5.1 Genel Sonuçlar	83
5.2 Rastgele Davranışlara Dayalı Bir Motor Öğrenme Modeli Önerisi	91
5.2.1 Motor davranış çeşitliliği için bir korteks modeli	93
5.2.2 Bazal ganglia devreleri ile motor rastgeleliğinin ilişkisi	95
KAYNAKLAR	99
EKLER	115
EK A: Izhikevich Nöron Modeli için Katlanmış (Folded) Bir Mimari	117

1.1 Izhikevich Neuron Modeli	117
1.2 Tekil Nöron için Katlama Mimarisi	119
1.3 FPGA Gerçeklemesi ve Benzetimi	121
EK B: İki Eklemli Kol Modeli	125
2.0.1 Hedef tork bilgisinin elde edilmesi	126
ÖZGEÇMİŞ	129



KISALTMALAR

AEN	: Yükselen Eferent Nöron (Ascending Efferent Neuron)
BG	: Bazal Gangliyonlar
CBGTC	: Kortiko-Bazal Ganglia-Talamo-Kortikal
CF	: Tırmanan Lif (Climbing Fibre)
CPG	: Merkezi Örüntü Üretici (Central Pattern Generator)
CPU	: Merkezi İşlem Birimi (Central Processing Unit)
DA	: Dendrit Akümülatörü
DCN	: Derin Serebellum Çekirdeği (Deep Cerebellae Nucleus)
FS	: Hızlı Ateşleyen (Fast Spiking)
GoC	: Golgi Hücre
GPe	: Globus Pallidus External
GPI	: Globus Pallidus Internal
GrC	: Granüler Hücre
IO	: Inferior Olive Hücre
M1	: Birincil Motor Korteks
LIF	: Sızdıran Topla ve Ateşle (Leaky Integrate and Fire)
LLM	: Büyük Dil Modeli (Large Language Model)
MF	: Yosunsu Lif (Mossy Fibre)
MON	: Medial Oktavolateral Çekirdek
MSN	: Orta Dikensi Nöronlar (Medium Spiny Neuron)
PCA	: Temel Bileşen Analizi
PF	: Paralel Lif
PC	: Purkinje Hücre
RNN	: Yinelenen Sinir Ağı (Recurrent Neural Network)
RS	: Düzenli Ateşleyen (Regular Spiking)
SNN	: Ateşleyen Sinir Ağları (Spiking Neural Network)
STR	: Striatum
STN	: Subtalamik Çekirdek (Subthalamic Nucleus)
SNe	: Substantia Nigra Pars Compacta
SNr	: Substantia Nigra Pars Reticulata
VTA	: Ventral Tegmental Area



SEMBOLLER

v	: Zar potansiyeli
Δt	: Zaman adımı (timestep)
τ	: Zaman sabiti
x	: Nöral birim iç dinamik değişkeni
r	: Nöral birim ateşleme frekans değişkeni
m	: Robot kolu eklem tork verisi
W_{xy}	: x presinaptik grubu ile y postsinaptik grup arasındaki bağlantısalılık ağırlıkları





ÇİZELGE LİSTESİ

	<u>Sayfa</u>
Çizelge 2.1: Model parametrelerinin <i>Cx State</i> bellek tahsisi.	32
Çizelge 2.2: Sabit noktalı ve kayan noktalı model gerçeklemeleri için <i>ERRt</i> doğruluk analizi.	38
Çizelge 2.3: Donanımsal LIF ve Izhikevich gerçeklemelerinden oluşan ağların performans analizi.	40
Çizelge 2.4: BG devresi için Izhikevich nöron model parametreleri (Uludağ ve diğ. 2024).	44
Çizelge 2.5: BG devresine ait bağlantısallık parametreleri (Uludağ ve diğ. 2024).	44
Çizelge 2.6: PSG grupları ve bağlantısallık parametreleri (Uludağ ve diğ. 2024).	45
Çizelge 3.1: Benzetimde kullanılan model parametreleri.	54
Çizelge 3.2: Kortiko-Bazal Ganglia-Talamus Modeline Ait Bağlantı Parametreleri.	58
Çizelge A.1: Şekil A.2 içerisinde gösterilen DFG kenarlarının gecikme değerleri (Çağdaş & Şengör, 2022).	120
Çizelge A.2: Katlanmış ve açık mimarilere dayalı Izhikevich nöron modülü donanımsal gerçeklemelerinin kaynak tüketimleri (Çağdaş & Şengör, 2022).	123
Çizelge A.3: Granüler katmana nöronlarına ait Izhikevich nöron modeli parametreleri (Çağdaş & Şengör, 2022).	123
Çizelge A.4: SNN'ye ait nöron sayıları, bağlantı ağırlık ve olasılıkları (Çağdaş & Şengör, 2022).	123
Çizelge B.1: İki eklemli kol modeline ait parametreler (Kaynak (W. Li & Todorov, 2004)).	126



ŞEKİL LİSTESİ

	<u>Sayfa</u>
Şekil 1.1: Bazal Ganglia ile merkezi örüntü üreteç (CPG) repertuarı içerisinde aksiyon seçimi. Bazal ganglia, CPG yapılarını baskımlarken diğer bağlantılar uyarıcıdır.	6
Şekil 1.2: Aksiyon seçimine yönelik kortiko-BG diyagramı: Striatum D1 (STR_{D1}), Striatum D2 (STR_{D2}), Subtalamik Çekirdek (STN), Globus Pallidus External (GPe), Substantia Nigra Pars Reticulata (SNr), Substantia Nigra Pars Compacta (SNc). Farklı motor programları kontrol eden alt gruplar korteksten paralel yapılar halinde topografik biçimde BG'ye yansır. Sadece, STN yapısı kapsayıcı biçimde GPe ve SNr çekirdeklerini etkiler.	7
Şekil 1.3: Alçalan yolakla birlikte motor kontrole dönük kortiko-bazal ganglia-talamus döngüsü.....	9
Şekil 1.4: Lateral çizgi sisteminden gelen duysal verinin (Sc) medial oktavolateral çekirdek tarafından aksiyon kaynaklı gürültüden (Sg) arındırılarak yükselen eferent nöron (AEN) ile iletilir.	10
Şekil 1.5: Serebellum mikro-devresi Granül, Purkinje, inferior olive ve derin serebellar çekirdek hücrelerinden oluşmaktadır.	12
Şekil 1.6: Dürtüye bağlı faydalan-keşfet (exploit-explore) kontrol diyagramı. Açlık gibi bir dürtü (impetus) hareketin başlamasına sebep olur. Ortamda yeterli kaynak var ise (DA: dopamin ile kodlanır) yerel faydalanma (exploit) devam eder, dopaminin az olması arayışa (explore) sebebiyet verir. NPY: neuropeptide Y yapısı açlık sonucu hareketi uyarırken, 5HT: serotonin ise doygunluk durumunu kodlar. (Kaynak Cisek (2019)).	13
Şekil 1.7: Motor korteksi, serebellum ve bazal ganglia devrelerinden oluşan bir motor öğrenme ağı. Bölgeler arasında, korteks-bazal ganglia ve korteks-serebellum bağlantıları uzun zamandır bilinmesine karşın, bazal ganglia ve serebellum arasındaki bağlantılara ilişkin bulgular son zamanlarda sunulmuştur (Bostan & Strick, 2010; Watabe-Uchida ve diğ. 2012).	14
Şekil 2.1: Loihi 2 çekirdeğine ait basitleştirilmiş blok diyagram (Uludağ ve diğ. 2024).	25

Şekil 2.2:	Denklem 2.6 ve Denklem 2.7 ile ifade edilen Izhikevich nöron modelinin tek nokta nöron diyagramı. Postsinaptik akım (PSC), spike girişleri kullanılarak hesaplanır. PSC, postsinaptik potansiyel ve somada oluşan aksiyon potansiyeline (AP) neden olur; bu da Denklem 2.6 kullanılarak hesaplanır. Son olarak, aksiyon potansiyelleri ateşlemelere dönüştürülür ve akson aracılığıyla diğer nöronlara iletilir. (Uludağ ve diğ. 2024).	31
Şekil 2.3:	İzhikevich modelinin ayırık (discrete) formunu uygulamak için gerekli işlemlerin akış diyagramı. Her bir temel işlem (örneğin, toplama, çarpma ve sağa kaydırma) mikro kod içerisinde karşılık gelen komut ile gerçekleştirilir (Uludağ ve diğ. 2024).....	32
Şekil 2.4:	Loihi 2 üzerinde Izhikevich nöronunun ayırık hesaplamasına ait akış diyagramı. Her hesaplama bloğu sınırlı sayıda komut çalıştırır ve tek bir <i>Cx State</i> 'e erişir. Hesaplama blokları sırasıyla, Comp. Blk 1'den 8'e kadar ardışık olarak yürütülür. Yeşil kutulardaki değişkenler <i>Cx State</i> içerisinde saklanır, mavi kutular kaydedici (register) tahsisini temsil eder ve turuncu kutulardaki değişkenler sabitlerdir. Aynı sabit değer, belirli bir nöron grubundaki tüm nöronlar tarafından kullanılır. (Uludağ ve diğ. 2024).	33
Şekil 2.5:	Loihi 2'de çalışan Izhikevich nöron modelinin gösterdiği farklı ateşleme davranışları. Yukarıda: Hızlı ateşleme, kendiliğinden patlayan. Orta: çatırdayan, düşük eşikli ateşleme. aşağı : tonik, geriden yansıma (talamo-kortikal) ateşleme (Uludağ ve diğ. 2024). .	35
Şekil 2.6:	CPU donanımındaki kayan ve sabit noktalı temsil ile Loihi donanımına ait düzenli ateşleme (a) ve hızlı ateşleme (b) davranışları gösterilmiştir. Parametreye bağlı <i>ERRt</i> analizi için (b,c) parametreleri sabit iken, (a,d) parametreleri RS ve FS davranışları arasında çeşitlenecek şekilde kırmızı çizgili doğrular üzerinde değiştirilmiştir (c-d). (c) ve (d) grafiklerindeki içsel şekiller parametreye bağlı ateşleme aralıklarının iki gerçeğe tutarlı biçimde değişimini göstermektedir. <i>ERRt</i> değerinin a,d parametrelerine bağlı değişimi sırasıyla (e) ve (f) şekillerinde verilmiştir. (Uludağ ve diğ. 2024).	37
Şekil 2.7:	(a) Düzenli ateşleme üreten Izhikevich ve LIF nöronlarının Frekans-Akım (F-I) karakteristikleri (b) ikinci katmandan rastgele seçilmiş LIF ve Izhikevich nöronlarının presinaptik akım karşılaştırması (Uludağ ve diğ. 2024).	39
Şekil 2.8:	Kortiko-bazal gangliyon devresinin diyagramı. STR-D1: Doğrudan striatum yolak nöronu, STR-D2: Dolaylı striatum yolak nöronu, STR-FSI: Striatum hızlı ateşleyen (fast-spiking) nöron, STN: Subtalamik çekirdek, GPe: Dış globus pallidus, SNc: Substantia nigra pars compacta, SNr/GPi: Substantia nigra pars reticulata / İç globus pallidus. (Uludağ ve diğ. 2024).....	42

Şekil 2.9:	(a) Loihi 2 üzerinde üç farklı dopamin düzeyi (düşük, bazal ve yüksek) altında striatum'daki nöron gruplarının (MSN D1, D2 ve str_FSI), GPe, STN ve GPi/SNr bölgelerinin aktivitesini gösteren raster grafikleri sunulmaktadır. (b) Loihi 2 ve CPU üzerindeki simülasyonlarda, farklı dopamin düzeylerine karşılık gelen nöron gruplarının ortalama ateşleme frekanslarının (firing rate) birbiriyle tutarlı şekilde değiştiğini göstermektedir. (Uludağ ve diğ. 2024). ...	46
Şekil 3.1:	Kortiko-Ganglia-Talamus ağ modeli yapısı. Her popülasyon N nöral birimden oluşmaktadır. Motor korteks, yinelemeli bir ağ ile modellenirken, diğer tüm popülasyonlar ileri beslemeli (feedforward) bağlantılar ile birbirine bağlanmıştır. Çekirdekler, birbirleriyle birebir (one-to-one) bağlantılar kurmaktadır. Yalnızca subtalamik çekirdek (STN) nöronları, dış segment globus pallidus (GPe) ve iç segment globus pallidus (GPi) bölgelerine tümenden tüme (all-to-all) bağlantılar yapmaktadır.	53
Şekil 3.2:	Motor Korteks RNN modelinin özellikleri. A. Özvektörler başlangıç koşulu olarak kullanıldığında oluşan örüntünün enerjisi. B. Doğrusal durumda ($\phi(x) = x$) özdeğerlerin durumu. $x(t = 0) = v_1$ (C) ve $x(t = 0) = v_N$ (D) durumunda 30 nöral birimin aktivite örüntüsü.	57
Şekil 3.3:	Kortikal mikro-uyarım altında Bazal Ganglionların (a) normal durumda (b) dopaminin azaltıldığı durumda gösterdiği aktivite (Çağdaş & Şengör, 2025).....	59
Şekil 3.4:	DeneySEL prosedürün zamansal diyagramı. Hedefin gösterilmesinden 1000 ms sonrası hazırlık aktivitesi için ayrılmıştır. Bunu bir başlangıç işareti takip eder ve fazik dopamin salınımı 50 ms sürer. Hareketin, bu sürenin sonunda başladığı varsayılmaktadır. Hedefle ilişkili kortikal giriş, hedefin gösterilmesinden hareket başlangıcına kadar uygulanır. Fazik dopamin salınımı ile birlikte talamus disinhibe edilir ve kortikal aktiviteyi kuvvetlendirir (Çağdaş & Şengör, 2025).	60
Şekil 3.5:	Tek bir deneme için nöral birim aktiviteleri. Korteks, hazırlık aktivitesinin sonunda bir başlangıç durumuna yakınsar. Her popülasyonun aktivitesi, fazik yüksek dopamin salınımı ile birlikte striatumdan (s1, s2) başlayarak artar. Bu 50 ms'lik sürenin sonunda talamus tekrar baskılanır ve korteks kendi iç dinamikleriyle geçici aktivite gösterir (Çağdaş & Şengör, 2025). ...	62
Şekil 3.6:	Varsayılan (yeşil) ve düşük fazik dopamin (mor) koşulları altında GPi'deki üç nöral birime ait monofazik (artan, azalan) ve polifazik (-/+) aktivite örüntüleri göstermektedir (Çağdaş & Şengör, 2025). ...	62
Şekil 3.7:	Uzanma davranışı sırasında kortikal ağdaki yirmi nöral birimin aktivitesi: (A) STN-GPe ve STN-GPi bağlantıları varsayılan güçteyken ve (B) bağlantı ağırlıkları 0.1 ölçek değeriyle azaltıldığında (Çağdaş & Şengör, 2025).	63

Şekil 3.8:	Fazik dopamin salınımından önce ve sonunda nöral birimlerin aktivite korelasyonu (A). Farklı fazik dopamin salınım miktarlarıyla ortalama üç uyarılmış nöral birim enerjisi (B) (Çağdaş & Şengör, 2025).	64
Şekil 3.9:	(A) Sekiz farklı uzanma yönü için iki örnek nöronal birimin ortalama davranışı. (B) Rotasyonel aktivitenin iki jPCA boyutuna projeksiyonu, tüm aktivitenin yaklaşık %30'luk varyansını kapsamaktadır (Çağdaş & Şengör, 2025).	65
Şekil 3.10:	Sekiz farklı konumdaki hedeflere ulaşmak için gerekli olan hedef yollar ve bu yolları takip edebilmek için iki eklemli kolun ihtiyaç duyduğu tork sinyalleri. Her bir yolla ilgili tork verileri, üst kol bağlantısı için mavi, alt kol bağlantısı için ise kırmızı renk ile gösterilmiştir (Çağdaş & Şengör, 2025).	67
Şekil 3.11:	8 farklı hedefe uzanma eylemi için iki eklemli kolun zamansal hareket yörüngesi.	67
Şekil 3.12:	İki eklemli kolun, her bir hedefe ulaşmak için (A) 300 ms ve (B) 1000 ms hazırlık aktiviteleri ile izlediği yörüngeler (Çağdaş & Şengör, 2025).	68
Şekil 3.13:	Değişken hazırlık aktivite süreleri altında on kortiko-bazal ganglia-thalamus (mavi) ve yalnızca korteks (kırmızı) ağ örneği için prospektif motor hatası. Test, [200, 300, 400, 500, 700, 1000] ms süre değeriyle tekrarlanmıştır. Yalnız-korteks ağının hatası çok büyük olduğundan, $\sigma = (0.2)$ gürültü süreci varyansı ile oluşturulan veri için ortalama, maksimum ve minimum hata değerleri logaritmik ölçekle çizilmiştir (Çağdaş & Şengör, 2025). ...	69
Şekil 3.14:	On farklı kortiko-bazal-ganglion-talamus (mor) ve yalnız-korteks ağ örneğinin, ölçeklendirilmiş başlangıç durumları altında değişken gürültü varyansı değerlerine göre ölçülen prospektif motor hatası. Başlangıç durumları yalnız-korteks ağı için 1, 1.5 ve 2 ile ölçeklendirilmiş olup, sonuçlar mavi, kırmızı ve sarı renklerle gösterilmiştir. Test, gürültü değeri [0, 0.1, 0.2, 0.5, 1, 2] seti ile tekrar edilmiştir. Ortalama, maksimum ve minimum hata değerleri logaritmik ölçekte çizilmiştir (Çağdaş & Şengör, 2025).	70
Şekil 4.1:	Kortiko-serebellum ağ diyagramı.	72
Şekil 4.2:	Mossy fiber (M), Granüler (G), Purkinje (P) ve derin serebellar çekirdekler (D) katmanlarından oluşan ileri beslemeli serebellum yapısı. Inferior olive (IO) P birimlerine öğretici sinyal gönderir. M-G, G-P ve M-D bağlantıları her birime bağlanırken, P-D ve P-D bağlantıları birebir şekilde bağlanmıştır.	73
Şekil 4.3:	Granüler birimlerin heterojen zamansal baz kernelleri.	75
Şekil 4.4:	Tek deneme için 1000 ms hazırlık süresine sahip kortikal aktivite. Fazik talamus girişi 50 ms sürer ve kalan 1000 ms'lik süre hareket icra zamanı olarak sürdürülmektedir.	76

Şekil 4.5:	M1, PC ve DCN aktiviteleri, hazırlık aktivitesi periyodunun ilk 500 ms'si boyunca (a) lezyonlu serebellumun çıkarıldığı ağ, (b) kortiko-serebellum ağının ilk denemesi ve (c) 500. denemesi durumları için gösterilmiştir. Zaman içinde hedef korteks başlangıç koşullarından sapma değerleri altta verilmiştir.	79
Şekil 4.6:	Hazırlık periyodu (a) 1000 ms ve (b) 300 ms olarak belirlendiğinde serebellumun inaktif olduğu ağa ait uzanma denemeleri. (c) ve (d), sırasıyla kortiko-serebellum ağına ait, ilk ve 500. denemelerdeki 300 ms'lik periyotlara ait yörüngelerdir.	80
Şekil 4.7:	Serebellumsuz ağ (kesikli çizgi), eğitilmemiş (düz çizgi) ve eğitilmiş (noktalı çizgi) kortiko-serebellum ağları için prospektif motor hata analizi.	81
Şekil 5.1:	İki farklı paralel kortiko-bazal çekirdek döngüsü içeren bir motor öğrenme devresi. Ok ile biten bağlantılar uyaran, yuvarlak şekilde biten baskılayıcı bağlantılardır. Mavi ok da VTA tarafından kortekse gelen dopamin salgısını temsil etmektedir. SC: duyuşal korteks, MC: motor korteks, PMd: premotor korteks, M1: Birincil Motor Korteks, NAc: Nucleus Accumbens, BG: Bazal Ganglia, VTA: Ventral Tegmental Area, SNc: Substantia Nigra Pars Compacta, PPTN: Pedunculopontine Nucleus.	97
Şekil A.1:	Denklemler A.3 ile verilen iletkenlik tabanlı Izhikevich modelinin veri akış grafi (Çağdaş & Şengör, 2022).	119
Şekil A.2:	Her bir işlemin çıktısı için, Denklem A.5'te verilen öncelik kümelerine göre yaşam süresi analizi yapılmıştır. Her adımda ihtiyaç duyulan minimum kaydedici sayısı (sağ sütunda) bu analizle belirlenmiştir. Gri ve sarı renkli dikdörtgenler, modelin farklı örneklerinin hesaplanmasında kullanımını temsil etmektedir (Çağdaş & Şengör, 2022).	121
Şekil A.3:	Katlama yöntemi kullanılarak gerçekleştirilen Izhikevich nöron modeline ait veri akış grafi (Çağdaş & Şengör, 2022).	122
Şekil A.4:	Aynı parametrelere sahip tek bir nöron modeli, hem CPU üzerinde hem de katlama mimarisine dayalı FPGA donanımı üzerinde benzer şekilde simüle edilmiştir. Her iki benzetimde de aynı giriş, Poisson ateşleme üretici kullanılarak verilmiştir (Çağdaş & Şengör, 2022).	123
Şekil A.5:	525 nörondan oluşan bir SNN, hem CPU hem de FPGA üzerinde simüle edilmiştir. Raster grafikler, benzer koşullar altında yapılan her iki benzetimde de granüler hücre popülasyonunun davranışını göstermektedir (Çağdaş & Şengör, 2022).	124
Şekil B.1:	İki eklemli kol modelinde kol iki eklem için ayrı ayrı üretilen tork verisi $m(t)$ ile yönlendirilmektedir.	125



MOTOR KONTROL VE ÖĞRENMEYE İLİŞKİN NÖRAL YAPILARIN MODELLENMESİ VE DONANIM ÜZERİNDE BİR GERÇEKLEME

ÖZET

Bilgi işlem kapasitesinin artırılması artık sadece transistör ölçeğinde değil, aynı zamanda yeni hesaplama yöntemleri ve mimarileri aracılığıyla gerçekleştirmeyi zorunlu kılmaktadır. Bu bağlamda, biyolojik sistemlerden esinlenen hesaplama yaklaşımları, özellikle de nörobilimi temel alan mimariler, önemli bir araştırma alanı olarak öne çıkmaktadır. Beyindeki enerji etkinliğinin ve bilgi işleme prensiplerinin çözülmesi, nöromorfik hesaplama gibi alternatif mimarilerle yeni nesil, enerji açısından sürdürülebilir bilgi işlem sistemlerinin tasarlanmasına olanak sağlayabilir.

Beyni anlamaya yönelik, deneysel çalışmaların yanında evrimsel ve gelişimsel bakış açıları bu kara kutunun girişe uygun bir çıktı üretmek değil, içinde bulunduğu canlıyı hayatta tutmak adına ürettiği çıktı ile girdiyi kontrol etmek üzere geliştiğini gösteriyor. Aksiyonu merkezine alan bu sistemin mekanizmalarını anlamak adına bu çalışma içerisinde motor kontrol ve motor öğrenme süreçlerinin modellenmesi hedeflenmiştir. Davranışın üretiminde beynin birçok bölümü görev alsa da, çalışma içerisinde temelde motor korteks, serebellum ve bazal ganglia bölgelerine odaklanılmıştır.

Tez kapsamında gerçekleştirilen ilk çalışmada Intel'in Loihi 2 nöromorfik donanımı üzerinde bazal çekirdek devresi ile bir *Go-No Go* görevi gerçekleştirildi. Bazal gangliyonların benzetiminde, farklı nöron davranışlarını taklit edebilen Izhikevich modelinin ilk defa bu donanım üzerinde gerçekleşmesi ile oluşturulan ateşleyen sinir ağları kullanılmıştır. Böyle bir donanımın biyolojik yapıların benzetiminde ne kadar başarılı olduğu klasik işlemci mimarileri üzerindeki gerçeklemelerle karşılaştırmalı olarak doğruluk, hız ve enerji tüketimi açılarından incelenmiştir.

İkinci çalışmada, bilgilerin nöronlar tarafından ayrı ve tekil olarak işlev gördüğünü öne süren tekil nöron doktrininin aksine nöron popülasyonlarının kolektif dinamiğine odaklanan popülasyon dinamiği bakış açısıyla bir kortiko-bazal ganglia-talamus devresi gerçekleştirilmiştir. Model iki eklemlili bir robot kolu modelinin uzanma görevindeki kontrolünde kullanıldı. Çalışmada, bazal gangliyonların, fazik dopamin salınımının modülatör etkisiyle motor kortekste hazırlayıcı aktiviteyi güçlendirdiği öne sürülmektedir. Bazal gangliyonların etkisi, bir merkeze-doğru uzanma (center-out-reaching) görevine dayalı hesaplamalı bir modelle test edilmiştir. Elde edilen bulgular, bazal gangliyonların hareketin başlatılmasını kolaylaştırdığını ve davranışın sağlamlığını (robustluğunu) artırdığını göstermektedir. Popülasyon dinamikleri bakış açısıyla elde edilen bu sonuçlar, bazal gangliyonların motor kontrolündeki rolüne ve dopaminle ilişkili bozuklukların, motor kontrolü etkileyen nörodejeneratif hastalıklardaki semptomlarına ilişkin anlayışımızı geliştirebilir.

Son olarak, çalışma kapsamında popülasyon dinamikleri bakış açısına dayalı bir kortiko-serebellar ağ için duyusal-motor öğrenmeye yönelik bir çerçeve sunulmaktadır. Optimal kontrol teorisi yaklaşımı kullanılarak geliştirilen serebellum modeli, premotor girdiler aracılığıyla hazırlık aktivitesini iyileştirir ve motor korteksin hareket için gerekli başlangıç koşullarına daha verimli bir şekilde ulaşmasını sağlar. Yeni becerilerin edinimine odaklanan geleneksel motor öğrenme yaklaşımlarının aksine, bu paradigma, içsel motivasyonla yönlendirilen tekrar yoluyla halihazırda gerçekleştirilebilen davranışların otomatikleşmesine vurgu yapar. Önerilen model, merkeze-doğru uzanma (center-out reaching) görevinde değerlendirilmiş ve serebellumun rolünün, hareketin başarılı bir şekilde gerçekleştirilmesi için gerekli hazırlık süresini kısaltmak olduğu gösterilmiştir. Bu bulgular, kortiko-serebellar etkileşimlerin motor hazırlığın optimize edilmesinde kritik bir rol oynayabileceğini gösterir ve hareket verimliliğinin altında yatan sinirsel mekanizmalara dair önemli bir bakış açısı sunar.



MODELING NEURAL STRUCTURES RELATED TO MOTOR CONTROL AND LEARNING AND AN IMPLEMENTATION ON HARDWARE

SUMMARY

Increasing computational power is no longer solely achieved through transistor scaling but also necessitates exploring novel computational methods and architectures. In this context, biologically inspired computational approaches, particularly architectures based on neuroscience, stand out as a significant research area. Deciphering the energy efficiency and information processing principles of the brain can pave the way for designing next-generation, energy-sustainable computing systems with alternative architectures like neuromorphic computing.

Beyond experimental studies aimed at understanding the brain, evolutionary and developmental perspectives reveal that this black box evolved not merely to produce an output suitable for an input but to control the input with the output it generates for the survival of the organism. To understand the mechanisms of this action-centric system, this study aims to model motor control and motor learning processes. Although many parts of the brain are involved in the production of behavior, this study primarily focuses on the motor cortex, cerebellum, and basal ganglia regions.

In the first study within the thesis, a *Go-No Go* task was implemented with a basal ganglia circuit on Intel's Loihi 2 neuromorphic hardware. For the simulation of the basal ganglia, spiking neural networks were created using the Izhikevich model, which can mimic different neuron behaviors. This neuron model was implemented on this hardware for the first time. The success of such hardware in simulating biological structures was investigated in terms of accuracy, speed, and energy consumption through comparative analyses with implementations on classical processor architectures.

This study introduces a neuron model for Loihi 2 which is capable of replicating a wider range of neuronal behaviors, including bursting, chattering, and rebound spiking. Despite the constraints of fixed-point arithmetic, our implementation using twelve-bit fractional precision achieved results closely aligned with CPU-based simulations.

In terms of energy consumption, while the Izhikevich model offers benefits in dynamic power usage, the LIF neuron model proves more energy-efficient per computation step. However, the Izhikevich model's ability to mimic diverse neural dynamics presents a compelling trade-off for applications requiring such complexity. Additionally, unlike the readily available hardware-based LIF neurons, the Izhikevich model supports dynamic modulation by neurotransmitters like dopamine, enhancing its adaptability.

Ultimately, Loihi 2 emerges as a versatile and energy-efficient neuromorphic computing platform capable of supporting biologically realistic neural network

implementations. With the continued development of the Lava framework, Loihi 2 is well-positioned to further unlock its potential for advanced neural simulations.

In the second study, a cortico-basal ganglia-thalamus circuit was implemented from a population dynamics perspective, focusing on the collective dynamics of neuron populations, contrary to the single neuron doctrine that suggests neurons function separately and individually. The model was used in the control of a reaching task for a two-joint robot arm. The study proposes that the basal ganglia amplify preparatory activity in the motor cortex through the modulatory effect of phasic dopamine release. The influence of the basal ganglia was tested with a computational model based on a center-out reaching task. The findings indicate that the basal ganglia facilitate the initiation of movement and increase the robustness of behavior. These results obtained from the population dynamics perspective can improve our understanding of the role of the basal ganglia in motor control and the symptoms of neurodegenerative diseases affecting motor control, which are related to dopamine.

In this study, the first key assumption is that cortical activity is enhanced by thalamic input, which is either suppressed or disinhibited through dopamine modulation by the basal ganglia. According to the proposed view, the basal ganglia do not directly amplify activity related to movement execution, but rather strengthen activity associated with the initial conditions during the preparation phase. The simulation experiments were designed to reflect this perspective. Each trial is divided into three phases: target presentation, a go cue, and movement initiation. It is assumed that phasic dopamine is released during the interval between the go cue and movement onset. In this framework, the basal ganglia and thalamic activity influence the preparatory neural dynamics rather than transient cortical patterns during movement.

Our simulations show that this preparatory enhancement emerges naturally in the cortical recurrent network even without optimization. Moreover, changes in phasic dopamine levels affect cortical activity at movement onset. Within this paradigm, dopamine modulates the excitability of the striatum before movement begins, leading to an increase in population activity. This view may offer a population-level explanation for the link between dopamine’s role in initiating motor activity and the movement initiation difficulties observed in Parkinson’s disease.

Secondly, this study differs from previous population dynamics models by modeling individual nuclei with distinct neural populations. We demonstrate that the basal ganglia’s push-pull mechanism—mediated by the direct and indirect pathways—can support the cortex in more effectively and robustly reaching the desired initial conditions for movement. To test this, we evaluated our model in a reaching task under varying preparation durations and noise levels. When the basal ganglia were removed from the network and the preparation time was shortened, we observed high variability and inconsistent reach performance. Additionally, under default noise conditions, the network failed to generate accurate reaching behavior in the absence of the basal ganglia.

Finally, within the scope of the study, a sensory-motor learning framework based on the population dynamics perspective is presented for a cortico-cerebellar network. The cerebellum model, developed using the optimal control theory approach, improves preparatory activity through premotor inputs and enables the motor cortex to reach

the necessary initial conditions for movement more efficiently. Unlike traditional motor learning approaches that focus on the acquisition of new skills, this paradigm emphasizes the automatization of already achievable behaviors through internally motivated repetition. The proposed model was evaluated in a center-out reaching task, and the role of the cerebellum in shortening the preparation time required for successful movement execution was demonstrated. These findings suggest that cortico-cerebellar interactions may play a critical role in optimizing motor preparation and offer significant insights into the neural mechanisms underlying movement efficiency.

The network used in this study comprises two main components: a recurrent neural network (RNN) representing the primary motor cortex, and a feedforward structure representing the cerebellum. As a dynamic system, the RNN receives input related to sensory information from an abstract premotor area and the cerebellum during the preparation phase. Once the desired initial condition is reached, the RNN generates a damped oscillatory pattern during the execution phase through its internal dynamics.

In later stages, the cerebellum receives error signals indicating deviations from the desired cortical activity via the inferior olive (IO) group. To minimize this error, synapses on the parallel fibers are updated. At this point, basis kernels within the granular layer enable temporal learning.

Rather than acquiring an entirely new motor skill, the sensorimotor learning process in this study facilitates behavior by reducing the time required for preparatory activity. This type of learning can be driven by intrinsically motivated repetitions. Furthermore, since shorter preparation periods are required between sequential motor patterns, the process may also contribute to sequence learning. While the current model performs well in trials requiring more than 150 ms of preparation, its learning performance declines as the number of targets increases. In such cases, expanding the size of the granular layer could help overcome this limitation.

At the end of the study, as a future direction, a model based on motor babbling was proposed from a developmental perspective to incorporate a new goal-directed motor behavior into the repertoire. In this paradigm, in order for a new motor behavior—beyond reflexes—to be added to the repertoire, the organism first begins by producing random motor behaviors without aiming at a specific goal and starts associating these actions with their outcomes. In this initial phase, the behaviors show a high degree of variability, and instead of exploiting existing behaviors, new ones are explored. As learning progresses, the movements begin to become more automated. In the studies conducted within the scope of this thesis, the focus was on the dorsal region of the striatum and the dopamine region of the substantia nigra pars compacta. As a future research direction, the model aims to include the ventral region as well, thereby incorporating the limbic loop. This would allow the development of a motor learning model that includes motivation, action-outcome association, and ultimately the development of goal-directed behavior.



1. GİRİŞ

Bilgisayar teknolojilerinde kullanılan transistör boyutlarının sınırına ulaşıldığı bir zamanda Moore Yasası da artık geçerliliğini yitirmiş durumdadır. Bu yeni durumda maliyetin sabit tutularak hesaplama gücünün artırılması transistör sayısının değişimiyle değil, hesaplama yöntemlerinin ya da bilgisayar mimarilerinin değişimi ile mümkün olabilir. Bu çalışmanın gerçekleştirildiği dönem içerisinde paralel hesaplama yetenekleri ile ekran kartlarının gerçekleştirdiği atılım, hesaplama mimarilerindeki paradigma değişiminin bir göstergesidir (Mohamed, 2020).

Blok-zincir, yapay zeka ve son olarak büyük dil modellerinin (LLM) ortaya çıkışı bu donanımlara olan talebin artmasına sebep olmuştur. Ancak, özellikle blok-zincir ve LLM'ler enerji talebini de büyük oranda artırmıştır. Yapay zekanın güncel en yaygın uygulamalarından biri olan ChatGPT dil modelinde bir sorgu için ortalama olarak Google arama motorunda gerçekleştirilen sorguya göre 10 kat fazla enerji harcandığı görülüyor. LLM veri merkezlerinin bıraktığı devasa enerji ayak izi, modellerin sunduğu faydaların yanında sürdürülebilirlik açısından endişe verici bir duruma sebep oluyor (Shirmohammadi & Oskoue, 2023). Dolayısıyla özellikle yapay zeka alanında enerji verimliliği daha yüksek hesaplama paradigmaları ve donanımsal mimarilere ihtiyaç duyulmaktadır.

Bu noktada, beyin ve daha genel manada sinir sistemi, çok daha yüksek bir enerji verimliliğine sahip bir hesaplama birimi olarak önümüzde durmakta. İnsan beyni, ~20 W'lık klasik bir ampulden daha düşük bir enerji tüketimine sahiptir. Metabolizma düzeni, vücudun kontrolü ve bilişsel işlevler göz önünde bulundurulduğunda beyindeki süreçleri anlayıp bu süreçlerden esinlenerek modeller ve nöromorfik mimariler ortaya koymak önümüze yeni ilerleme patikaları sunabilir. Ancak yaklaşık 80 milyar nöronun bulunduğu ve her bir nöronun birbiriyle ortalama 10000 bağlantı yaptığı kafatası altındaki bu 'kara kutu' çözümlenmesi zor bir yapı olarak karşımıza çıkar.

1.1 Beyni Anlamak için Yanlıř Yollar

Mevlana Celaleddin-i Rumi'nin Mesnevi'de anlattığı *Karanlıktaki Fil* hikayesi sinirbilimde yaygın olarak kullanılmaktadır. Hikaye der ki, Hintliler bir filin bulunduđu odaya girdiler. Oda karanlık olduğundan filin nasıl bir řeye benzediğini anlamak için elleriyle yoklamaya başladılar. Birinin eli filin hortumuna denk geldi ve "Fil bir oluđa benzer" dedi. Öteki, eliyle filin bacağına yokladı ve onu bir direk sandı. Başka birinin eline kulağı denk geldi ve fili bir yelpazeye benzetti. Sonuçta ellerinde bir ışık olmadığı için anlaşmazlık yaşadılar.

Hintlilerin el yordamıyla fili anlamaya çalıştıkları gibi biz de elimizdeki gözlemleme teknikleri ve matematik denilen soyut araç ile beyni çözümlemeye çalışıyoruz. Aslında beyne dair fikirlerimiz Hans Berger'in 1924 yılında bir galvanometre ile kafatası üzerinden beyin sinyalleri tespitinden çok daha eskiye dayanıyor (Tudor ve diğ. 2005). Descartes'ın epifiz bezini ruha açılan bir kapı olarak gördüğü ruh-beden dualizmi bunların en çarpıcılarından biridir. Franz Joseph Gall'ın öncülüğünde bir ön-bilim olarak ortaya çıkan frenoloji ise kafatasının şeklini inceleyerek bölgelere ayırıp her bir parçaya farklı fonksiyonlar atfetmekteydi. Bu bölgelerden bazıları dikkat, dil, zaman işlevleri ile ilişkilendirilirken umut, din ve hatta şiire özel bölgeler bile bulunuyordu (György Buzsáki, 2019).

Bu çalışmalardan çok da uzak olmayan bir zamanda, 19. yüzyılın ilk yarısında Jan Evangelista Purkinje'nin ilk defa, mikroskop yardımıyla gözlemlediği ve kendi ismini verdiği güvercine ait Purkinje hücrelerini çizmeyi başardığını görüyoruz. Bunun devamında Camillo Golgi'nin gümüş boyama tekniğı ile sinir dokusundaki ağ yapısını gözlemesi, sinirbilimin kurucularından sayılan Santiago Ramon Cajal'ın bu yöntemi geliştirerek ayırık sinir hücrelerini tespiti ve nöron doktrinini ortaya koymasını sağlamıştır (Glickstein, 2006). 1909 yılında Broadmann ise yine benzer bir teknikle korteksi katmamsal farklılıklarına dayanarak 52 bölgeye ayırmıştır (Kandel ve diğ. 2000).

Elektron mikroskobu, EEG (electroencephalography), MEG (magnetoencephalography), MR (magnetic resonance), PET (positron emission tomography) gibi görüntüleme yöntemlerinin ortaya çıkışı Cajal ve diğerlerinin öncülüğünde modern

sinirbilimin gelişimine katkı sağladı. Ancak elimizdeki oyuncakların gelişmesine rağmen beyine dair sorduğumuz sorular hala frenolojinin etkisinde kalmışa benziyor. Klasik sinirbilim kitaplarında aksiyon, algı ve biliş ana başlıkları altında kendi ürettiğimiz dikkat, karar verme ve korku gibi bazı kavramların beyinde nerede gerçekleştiğini frenolojinin şiire özel bölgelerini aradığımız gibi tespit etmeye çalışıyor ve beyni bu yolla bölgelere ayırma gayretine giriyoruz (Kandel ve diğ. 2000; Purves ve diğ. 2019).

Beynin bu işlevleri yerine getirmedeği söylenemez. Fakat, beyni anlamak için böyle bir yöntem izlemek, tam da bir filin kulağını tutup onu yelpaze sanmaya benziyor. Oysa beyni ve sinir sistemini oluşturan yapılar kendilerine atfedilen mental işlevlerin sınırına çok da bağlı görünmüyor. Örneğin 'korku merkezi' olarak görülen amigdala aslında kortikal ve korteks altı bölgelerin iletişiminde de önemli bir yer tutuyor (Pessoa ve diğ. 2022). Aynı şekilde son bir kaç on yıl içerisinde motor kontrol ve koordinasyon ile ilişkilendirilen serebellumun bilişsel fonksiyonları üzerine çalışmalar da bu sınırlandırmaya karşı çıkar cinsten (Schmahmann, 2019). Aslında, beynin evrimsel süreç içerisinde tarihsel gelişen bir yapı olduğunu göz önünde bulundurduğumuzda bu son derece makul. Çünkü evrim, hedefleri tam olarak belirli olmayan bir yazılım gibi canlılığı ve canlıları oluşturan yapıları ihtiyaçlar doğrultusunda sürekli yamalıyor gibi görünüyor. Şunu fark etmeliyiz ki, kendilerinden sorularını devraldığımız bu insanlar bize göre çok daha az veriye sahipti. Bizimse elimizde gelişimsel ve evrimsel konularda çok daha fazla bilgi bulunuyor. Bu veriler de, cevapları ama daha önemlisi doğru soruları bulabilmemiz ve odadaki fili aydınlatabilmemiz için bize ışık olmaya adaylar.

Gerçekten de son yıllarda, beynin mental işlevlerini temsil etmek üzere özelleşmiş bölgelerini ve mekanizmalarını bulmayı hedefleyen klasik sinirbilim kategorizasyonuna karşı çıkarak evrimsel ve gelişimsel açıdan yeniden incelemeyi hedefleyen cesur önerilerle karşılaşıyoruz (Cisek, 2019; Pessoa ve diğ. 2022). Özellikle evrim, bize tanıma ya da temsile dayalı değil tarihsel bir kategorizasyon vaat ediyor. Bu şekilde beynin mekanizmalarının da daha iyi anlaşılabilmesi mümkün olabilir.

1.2 Beyni Çözümleme Yolunda Yeni Tarifler

Evrimin ilk aşamalarından itibaren, canlılığı tanımlayan temelde iki özellikten bahsedilebilir: kendisini oluşturan kimyasalları tekrar tekrar sentezleyerek yapının devamlılığını sağlamak ve kendine benzer kopyalar oluşturmak. Sentezleme işlemi için gerekli bileşenler (besinler) çoğunlukla dış dünyada bulunmaktadır. Bu yüzden ilk canlılar ya da proto-canlıların bu bileşenlerin zengin olduğu hidrotermal baca çökeltilerinde ortaya çıktığı düşünülmektedir (Bakırcı, 2013).

Bu besinler dış dünyada heterojen biçimde dağılmış bulunmaktadır. Paul Cisek'in önerdiği tarihsel kategorizasyonda, ilk kontrol döngüsü, canlıların sil ya da kamçılar aracılığıyla rastgele hareketini tetikleyerek besinlere erişim ihtimalini artırıp içsel durumu korumasını ve metabolizmanın devamlılığını sağlar (Cisek, 2019). Cisek, evrimin sonraki aşamalarını takip ederek beyninin kontrol döngülerinin sayısını artırmış ve kategorizasyonuna sömürü-keşif (exploitation-exploration) ve yaklaş-kaç (approach-escape ya da fight-flight) mekanizmaları ile devam etmiştir. Bu kategorizasyon bize beynin klasik şekilde tanımlama ya da temsil için değil aksiyon olarak kontrol ettiği canlıyı hayatta tutmaya yönelik evrimleştiğini söylüyor. Gerçekten de sinir sisteminin gelişimi belirli ölçüde kontrol ettiği bedenin hareket yeteneği ile birlikte gelişiyor. G. Buzsaki ise bu durumu bir adım öteye götürerek duyumsamanın ancak aksiyon ile anlamlı hale gelebileceğini öne sürüyor (György Buzsáki, 2019).

Evrimsel bakış açısının yanında çocuk gelişimi de bize benzer bir mesaj veriyor. John B. Watson ve B.F. Skinner'ın öncülüğünde davranışı dışsal çevrenin etkisinde ve uyarı-tepki ekseninde değerlendiren davranışçılığın aksine, Jean Piaget, konstruktivizm bakış açısıyla bireyin büyürken dünyayı anlayış biçimini aşama aşama inşa ettiğini öne sürer (He & Ogmen, 2021). Piaget, bir çocuğun ilk evrelerde özellikle dil öncesi dönemde pasif bir subje olmadığını, aksine ürettiği motor örüntüler ve bunların geri dönüşünde edindiği duyumsamalarla kendisine ve dünyaya dönük bir anlayış edindiğini söylemektedir (Piaget & Portakal, 2004). Bununla tutarlı olarak, serbest enerji ilkesine (free energy principle) dayanan aktif çıkarım (active inference) bakış açısı da aksiyonlarımızın sonuçlarına dair tahminlerimiz ve bu tahminlerimizin

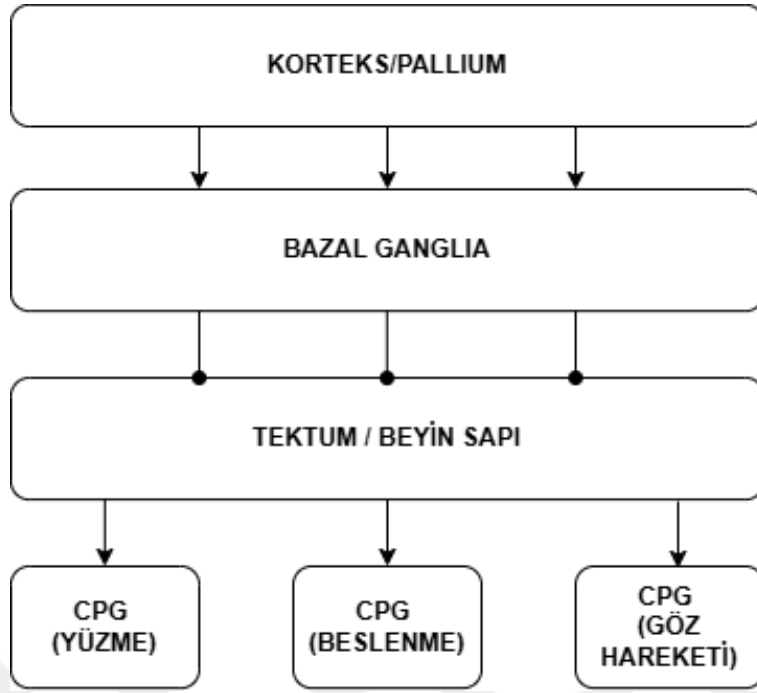
doğruluğuna göre beynimizde oluşturduğumuz dünya modellerinin güncellenmesi sonucunda belirsizliğin azaltılmasına dayanır (Friston, 2010; Pezzulo ve diğ. 2024; Taniguchi ve diğ. 2023). Burada da aksiyonu ve davranışı önceleyen bir beyin kurgusu ile karşılaşlıyoruz.

Beyni anlamaya yönelik çabalarımızın önemli bir kısmını tersine mühendislik olarak değerlendirebiliriz. Kullandığımız matematiksel modelleri ölçüm verilerimizle karşılaştırarak beyne dair temel NE, NE ZAMAN ve NASIL sorularını cevaplamaya çalışıyoruz. Sonuçta beyne yönelik bu yeni tarifler, bizi bu kara-kutuya aksiyonu önceleyerek değerlendirmeye itiyor. Bu yüzden bu çalışmada da, beynin motor kontrol ve motor öğrenme süreçlerinin modellenmesi hedeflenmiştir.

1.3 Motor Sistem ve Motor Kontrol

Çok hücreli canlılarda, kontrol için özelleşmiş nöron adı verilen sinir hücreleri ortaya çıktıktan sonra omurgalılara gelene kadar bilateriyen bir yapı içerisinde vücudun uzadığını ve sinir sisteminin bir tüp şeklini aldığını görüyoruz (Martín-Durán & Hejnol, 2021). Bu tüp şeklindeki yapının tepe bölgesi kontrol döngülerinin bulunduğu hipotalamus, tektum gibi yapılara dönüşürken, rostral tarafa doğru, vücudun ritmik şekilde kasılmasını sağlayan merkezi örüntü üretici (central pattern generator) yapıları ortaya çıkmıştır (Roth & Dicke, 2013). Bu devreler özellikle yüzme, yürüme gibi ritmik aktivitelerin gerçekleştirilmesini sağlayan hazır donanımlar olarak görülebilir (Grillner & El Manira, 2019; Marder & Bucher, 2001).

Sonradan göze dönüşecek ışığa duyarlı alıcıların ortaya çıkması ile birlikte tektum yapısı bu hazır donanımları tetikleyerek, yönelimli biçimde tehlikeden kaçmayı sağlamıştır (Cisek, 2019; Grillner ve diğ. 2005). Beslenme, vücut ve göz hareketleri gibi kontrol edilmesi gereken örüntü üretici sayısı arttıkça aksiyon seçimi için bazal ganglia ve pallium yapıları ile sinir sistemi evrimini sürdürmüştür (Şekil 1.1). 560 milyon yıl öncesinde farklı dallara ayrılan taşemenler (lamprey) ve insanlarda bazal ganglia yapısının büyük ölçüde korunduğunu görüyoruz (Grillner & Robertson, 2016). Bu, bazal ganglianın beyindeki en eski yapılardan biri olduğunun bir göstergesidir.



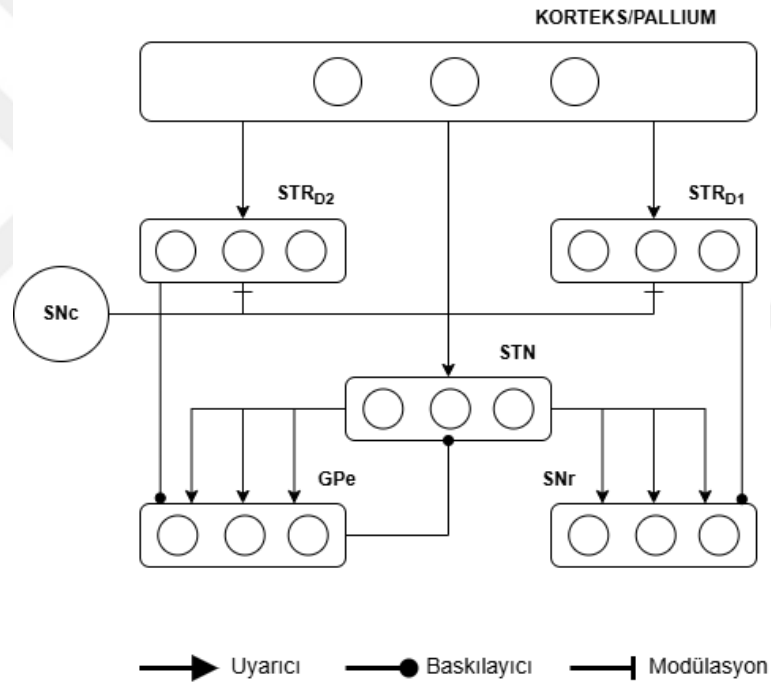
Şekil 1.1: Bazal Ganglia ile merkezi örüntü üreteç (CPG) repertuarı içerisinde aksiyon seçimi. Bazal ganglia, CPG yapılarını baskımlarken diğer bağlantılar uyarıcıdır.

Bazal gangliyonlar, birbirleriyle bağlantılı korteks-altı yapılardan oluşan bir gruptur. Gangliyanın temel giriş çekirdeği striatum (STR), çıkış çekirdeği ise substantia pars reticulatadır (SNR) (Şekil 1.2). Striatum, korteksin önemli bir bölümünden girdi alır. STN’i oluşturan hücreler uyarıcı iken diğer hücreler çoğunlukla baskılayıcıdır. Bu yapının işlevsel organizasyonu klasik olarak üç ana yolda düzenlenmiştir: doğrudan (direct), dolaylı (indirect) ve hiperdoğrudan (hyperdirect) yollar. Bu yollar, motor komutların başlatılması ve engellenmesini modüle etmek için birlikte çalışır.

Doğrudan yola, serebral korteks ya da evrimsel olarak korteksin öncülü olan palyumdan başlar ve striatuma uyarıcı glutamaterjik projeksiyonlar gönderir. D1 tipi dopamin reseptörlerinin baskın olduğu striatal orta dikensi nöronların aktivasyonu, substantia nigra pars reticulata’nın (SNr) iç segmentine baskılayıcı GABAerjik projeksiyonlarla sonuçlanır. Normal koşullarda, SNr alt motor programları tonik olarak baskılar. Ancak, striatum tarafından SNr’nin inhibe edilmesi, hareketle ilişkili alanların disinhibisyonuna (baskılanmasının kaldırılmasına) yol açar (Steiner & Tseng, 2016).

Dolaylı yolda ise, korteks aktivitesi striatumu uyarır ve D2 tipi dopamin reseptörlerin baskın olduğu orta dikensi nöronları aktive eder. Bu nöronlar, globus pallidus eksternus'un (GPe) dış segmentine inhibitör sinyaller gönderir. GPe normalde subtalamik çekirdeği (STN) tonik olarak baskılar. GPe'nin inhibisyonu, STN'nin disinhibisyonuna neden olur ve böylece STN, SNr'yi uyarabilir. SNr'ye artan bu uyarıcı girdi, onun alt yolaklara olan inhibitör çıkışını artırır ve böylece hareketin baskılanmasına neden olur.

Son olarak, hiperdoğrudan yolda, kortikal girdiler doğrudan STN'ye projekte olur, striatumu baypas eder. STN, SNr'yi uyarır ve bu da SNr'nin eylem programları üzerindeki baskılayıcı etkisini artırır. Bunun sonucu olarak ilgili alanlarda hızlı bir baskılanma meydana gelir.



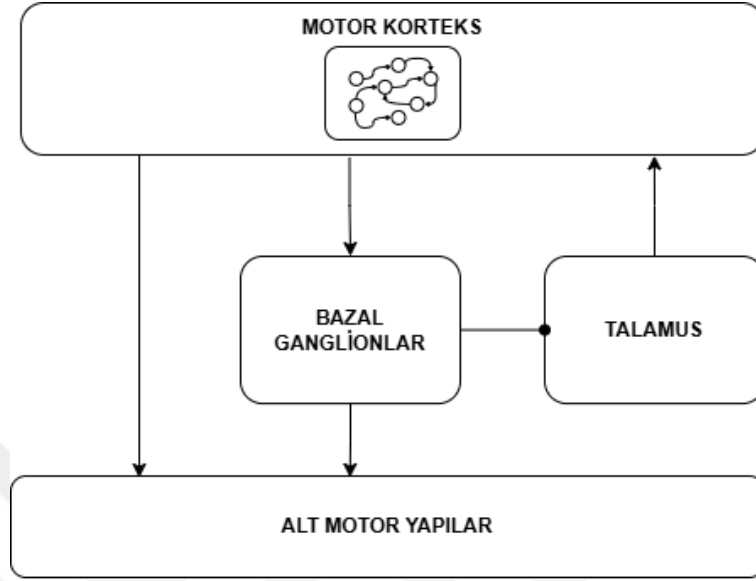
Şekil 1.2: Aksiyon seçimine yönelik kortiko-BG diyagramı: Striatum D1 (STR_{D1}), Striatum D2 (STR_{D2}), Subtalamik Çekirdek (STN), Globus Pallidus External (GPe), Substantia Nigra Pars Reticulata (SNr), Substantia Nigra Pars Compacta (SNc). Farklı motor programları kontrol eden alt gruplar korteksten paralel yapılar halinde topografik biçimde BG'ye yansır. Sadece, STN yapısı kapsayıcı biçimde GPe ve SNr çekirdeklerini etkiler.

Motor kontrol ve aksiyon seçimi, Pallium ve BG üzerinden beyin sapına doğru paralel yollar halinde bu doğrudan, dolaylı ve hiperdirekt kontrol yolları ile iletilir (Grillner

& Robertson, 2016). Direkt ve dolaylı yolakların motor kontrole etkisi üzerine farklı bakış açıları bulunmaktadır (Arber & Costa, 2022). Klasik görüş, motor kontrol sırasında ilgili doğrudan yolak aktif iken dolaylı yolağın hareket boyunca etkisiz olduğu yönünde idi. Diğer yandan farklı bir görüş, doğrudan yolağın ilgili hareketin oluşması için aktif hale gelerek gerekli bölgenin disinhibisyonunu sağlarken dolaylı yolağın ise istenmeyen hareketlerin daha çok baskılanmasını sağladığı yönündedir. Benzer biçimde STN ve hiperdirekt yolağın fonksiyonu ile ilgili de farklı önerilerde bulunulmuştur. Fife ve diğ. (2017), çalışmalarında STN'nin bir 'fren' mekanizmasına benzer biçimde icra edilen bir hareketin durdurulmasında rol aldığını öne sürmektedir. Diğer yandan bu bölgeyi hareketin başlangıcı ile ilişkilendiren çalışmalar da bulunmaktadır (Fischer, 2021). Son olarak, diğer bütün çekirdekler paralel yapılar halinde bilgi aktarımında bulunurken STN'nin hepsi hepsine (all-to-all) bağlantılılığa sahip olmasından ötürü hiperdirekt yolağın bir tür merkez-çevre (center-surround) mekanizması içerisinde istenmeyen motor programların bastırılmasında rol aldığı fikri de akla yatkın görünmektedir (Mosher ve diğ. 2021).

Yukarıda bahsedildiği gibi bazal ganglionların bu üç yolağının git/ gitme (Go/NoGo) yapısı sayesinde motor davranışın başlatılması, seçimi ya da istemsiz davranışın bastırılması ile motor programların kontrolü mümkün olmaktadır (Arber & Costa, 2022). Ancak özellikle son 200 milyon yılda memelilerin ortaya çıkışından primatlarda ve daha özelde insanlarda korteksin gelişimiyle motor kontrol daha esnek bir yapı kazanmıştır. Motor korteksten başlayan alçalan motor yolak (descending motor pathway), korteksin yoğun yinelemeli (recurrent) yapısı sayesinde piyano çalmak, yazı yazmak gibi hüner gerektiren motor davranışların icra edilebilmesine imkan sağlamıştır (Kawai ve diğ. 2015; Lopes ve diğ. 2023). Gerçekleştirilen deneysel çalışmalarda motor korteksi zarar görmüş farelerin birçok davranışı başarı ile devam ettirebildiğini ve motor kontrol açısından büyük kayıplar yaşamadığını görüyoruz (Lopes & Kampff, 2015). Ancak bu davranışların bir çoğu aslında Kawai ve diğ. (2015) çalışmasında ifade edildiği gibi korteks-altı yapılar ile kontrol edilen temel davranışlardır. Düşününce insanlar için olağan görünse de, omurgalıların neredeyse tamamını da içine alacak şekilde canlıların birçoğunun parmaklarını yalnızca birlikte hareket ettirebildiğini görürüz. Parmakların bağımsız

hareket ettirebilen bazı primatlarla birlikte yalnızca rakunlar gibi sıradışı memelilerdir. Bu da korteksin gelişimiyle birlikte alçalan yolağın kontrolünün artması ile mümkün olmuştur.



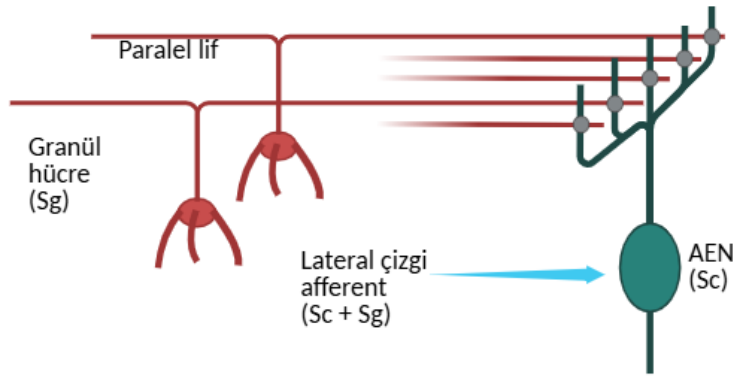
Şekil 1.3: Alçalan yolakla birlikte motor kontrole dönük kortiko-bazal ganglia-talamus döngüsü.

Kortiko-bazal ganglia-talamus döngüsü üzerinden gerçekleştirilen bu kontrolde Bazal Ganglia, SNR ile birlikte Globus Pallidus Internal (GPi) çekirdeği ile talamusu tonik bir şekilde baskılamaktadır (Şekil 1.3). Bu döngünün, motor kontroldeki işlevini aksiyon seçimi bakış açısıyla değerlendiren modeller ortaya konmuştur (Chersi ve diğ. 2013; Humphries ve diğ. 2006; Stewart ve diğ. 2010). Ancak korteksin sağladığı davranış esneklikten ötürü her nöral grubun bir aksiyonu temsil ettiği bu bakış açısı bazal ganglia davranışını açıklamak için yeterli olmaz. Bu döngünün işlevini anlamak için korteksin bilgiyi nasıl işlediği anlaşılmalıdır.

Motor korteks üzerinden gerçekleştirilen kontrolde korteksten başlayarak nöral yapıların ve bu yapıları oluşturan hücrelerin harekete dair hangi bilgiyi kodladığı yaygın olarak araştırılan bir konudur. Motor korteks hücre aktivitelerinin harekete dair hız, güç ve yörünge gibi kinematik bilgiyi kodladığını öne süren çalışmalar olmuştur (Evarts, 1968; Moran & Schwartz, 1999; Wang ve diğ. 2007). Çalışmalarda elde edilen verilerde korteks hücre aktivitelerinin bu kinematik bilgilerle ilintili olduğu gözlemlenmiştir. Ancak, korteksin yoğun yinelemeli yapısından ötürü hücrelerin

yalnızca presinaptik hücrelerin ateşlemelerine bir tepki verdiği söylenebilir. Bu çalışmalara karşılık, korteks hücrelerinin hücre sayısından çok daha küçük bir boyutta, hareketin kendisi ritmik olmasa bile ritmik bir aktivite gösterdiği gözlemlenmiştir (Churchland ve diğ. 2012). Bu tez çalışmasında da, hücresel bazda bir veri temsiliyetinin değil, populasyon kodlaması tabanlı bir dinamik sistem bakış açısını benimseyerek motor kontrol modelleri üretmek hedeflenmektedir. Sonraki bölümlerde kortiko-bazal ganglia-talamus döngüsüne yönelik populasyon dinamiğine dayalı bir model önerilmiştir.

Son olarak, 400-500 milyon yıl önce gelişen serebellum da motor kontrolde önemli bir yer tutmaktadır (Cisek, 2022). Serebellumun öncüllerinden olan ve yapısal olarak serebelluma çok benzeyen optik tektumun marjinal parçası, medial oktavolateral çekirdek (MON) gibi bölgelerden anlaşıldığı kadarıyla, serebellumun en temel işlevi canlının kendi hareketiyle duyuşal veride oluşturduğu gürültüyü engellemektir (Bell ve diğ. 2008). Örneğin, deniz omurgalılarında bulunan ve gövde boyunca uzanan yanıl çizgi sistemi dokunsal veri ile akıntının ya da yaklaşan avcılarının tespit edebilmesini sağlarken canlının kendi hareketi sebebiyle de uyarılabilmektedir. MON yapısının bir adaptif filtre gibi çalışarak hareket sebebiyle oluşlan (refference) gürültüyü, dış kaynaklı duyuşal veriden çıkardığı düşünülmektedir (Montgomery & Bodznick, 1994; Montgomery ve diğ. 2012).



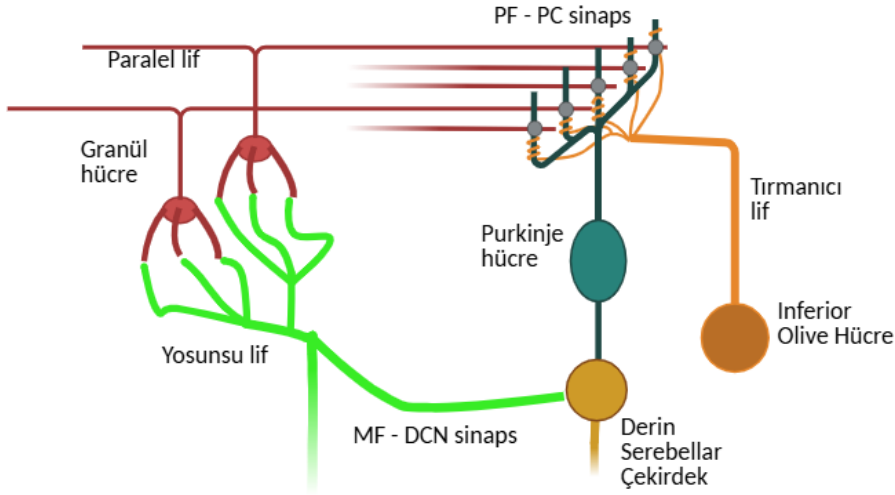
Şekil 1.4: Lateral çizgi sisteminden gelen duyuşal verinin (Sc) medial oktavolateral çekirdek tarafından aksiyon kaynaklı gürültüden (Sg) arındırılarak yükselen eferent nöron (AEN) ile iletilir.

Şekil 1.4'te gösterildiği gibi MON, AEN (ascending efferent neuron - yükselen eferent nöron) ve granüler hücrelerden oluşur. Motor komutun bir kopyası (efference copy) granül hücrelerin aksonları olan paralel liflerde işlenerek AEN'nin tepe dendritlerine ulaşır. Paralel liflerin oluştuğu katman moleküler katmandır. Serebellumdaki Purkinje hücrelerine benzeyen AEN'ler lateral çizgi verisi ile paralel liflerden gelen veriyi işleyerek aksiyon kaynaklı verinin elenmesini sağlar (Montgomery & Bodznick, 1994).

Serebellum, fonksiyonel olarak MON yapısı ile benzerlik gösterse de farklılıkları da büyüktür. Omurgalıları ait uzuvların gösterdiği değişim ve karasal yaşama geçişle birlikte serebellum da yapısal ve fonksiyonel değişimler göstermiştir. MON'dan farklı olarak serebellum motor kontrole doğrudan ya da talamus üzerinden etki ederek duyuusal verideki gürültüyü aktif bir şekilde gidermektedir. Serebellumun etkisinin en iyi örnekleri hareketin görsel verideki bozulmasını engellemeyi sağlayan vestibulo-oküler refleksin yanı sıra optokinetik refleks ve sakkadik göz hareketleridir (Ito, 2013).

Ayrıca, MON basit bir moleküler katmandan oluşurken serebellum bunun yanında AEN benzeri Purkinje hücrelerin bulunduğu bir Purkinje katmanı ve Purkinje hücrelerin baskıladığı bir çekirdek katmanından oluşmaktadır. Aynı zamanda AEN'e duyuusal veriler doğrudan ulaşırken serebellumda Purkinje hücreleri sonraki bölümde daha fazla değineceğimiz tırmanan lifler üzerinden veri almaktadır. Bu yapıda granül hücrelere veriler yosunsu lifler üzerinden gelirken, serebellum mikrodevresinin çıkış birimi derin serebellar çekirdek hücreleridir.

Fonksiyonel olarak ise serebellum öncüllerinden miras aldığı adaptif filtre özelliği sayesinde bir tahmin makinesi haline gelmiştir. Bu sayede, uzuvların konumuna ait proprioseptif veri dahil olmak üzere duyuusal ve motor verileri derleyerek motor kontrol, denge ve duruş başta olmak üzere birçok bilişsel, duyuusal fonksiyonların gerçekleşmesini desteklemektedir (Ito, 2008; Schmähmann, 2019).

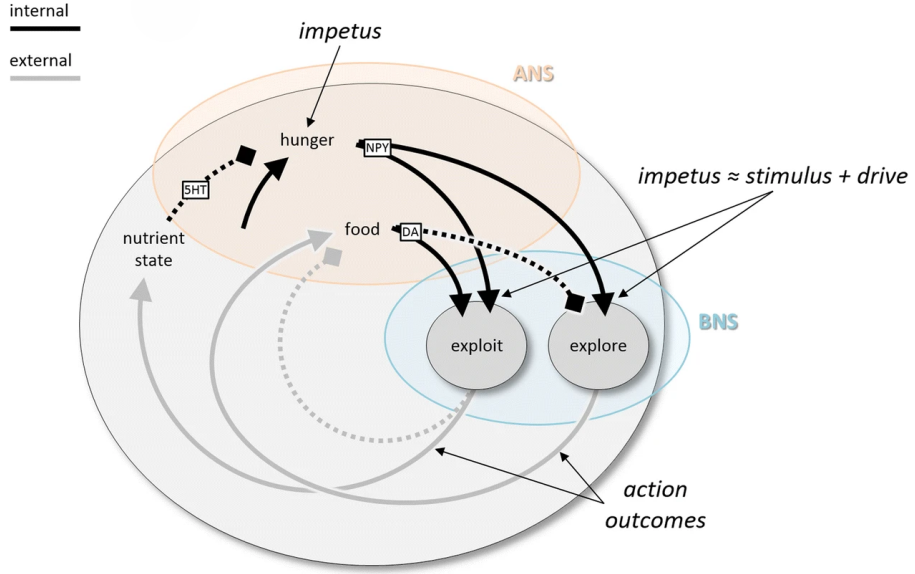


Şekil 1.5: Serebellum mikro-devresi Granül, Purkinje, inferior olive ve derin serebellar çekirdek hücrelerinden oluşmaktadır.

1.4 Dopaminin Motor Kontrol Üzerindeki Etkisi

Sinir sisteminde çoğunlukla ödül mekanizması ile ilişkilendirilse de dopaminin motor kontrole etkisinden bahsetmek gerekir (Schultz, 2010). Dopamin nörotransmitteri, serotonin ve nöropeptid Y ile birlikte evrimin temel kontrol mekanizmalarından olan keşfet-sömür döngüsünün önemli bir parçasını oluşturur (Cisek, 2019). Şekil 1.6'daki keşfet-sömür diyagramında tonik dopamin miktarı besine erişilebildiği durumda artar ve canlının bu kaynaklardan faydalanmasını sağlar. Dopaminin bulunmaması durumunda ise canlı yeni besin arayışı için keşif hareketini gerçekleştirir. Dolayısıyla dopaminin orijinal rolünün yerel faydalanma ile uzun menzil keşif hareketi arasında geçişi sağlamak olduğu söylenebilir.

Diğer sistemler gibi milyon yıllar içerisinde dopaminerjik sistem de gelişim göstermiştir. Memeli beyinde VTA (Ventral Tegmental Area) ve SNC olmak üzere iki farklı dopamin salgılayan bölge bulunur. VTA daha çok ventral striatum ile birlikte bütün bir frontal bölgeye dopamin salgısı gerçekleştirirken, SNC daha çok dorsal striatum kısmı ile bağlantı içerisindedir. Bu geniş etki alanından ötürü, Berke (2018), dopaminin davranış üzerindeki etkisinin hangi bölgede etkin olduğuna bağlı olarak değişkenlik gösterdiğini ifade etmektedir. Fraser ve diğ. (2022) ise çalışmalarında



Şekil 1.6: Dürtüye bağlı faydalan-keşfet (exploit-explore) kontrol diyagramı. Açlık gibi bir dürtü (impetus) hareketin başlamasına sebep olur. Ortamda yeterli kaynak var ise (DA: dopamin ile kodlanır) yerel faydalanma (exploit) devam eder, dopaminin az olması arayışa (explore) sebebiyet verir. NPY: neuropeptide Y yapısı açlık sonucu hareketi uyarırken, 5HT: serotonin ise doyumluk durumunu kodlar. (Kaynak Cisek (2019)).

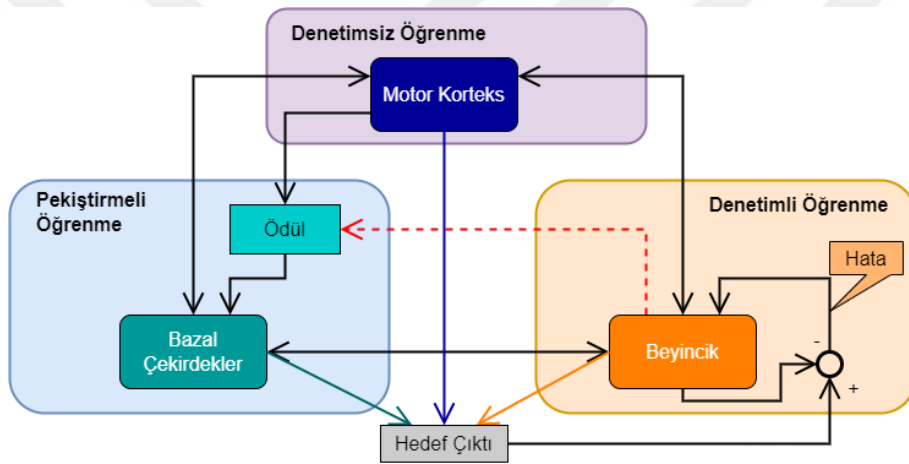
dopaminin VTA ve SNc kaynaklı olmasına göre farklı etki yarattığını, Aktör-kritik bakış açısına paralel olarak VTA kaynaklı dopaminin değer atamada artışa sebep vermesiyle davranışsal değişkenliği artırırken, SNc kaynaklı dopaminin hareketlerde aksiyona özel, keşfet-sömür paradigmasında olduğu gibi esnek olmayan davranışların tekrarına sebep olduğu yönünde bulgular sunmuştur.

Dopamin doğrudan hücrelerin ateşlemesini sağlamasa da sinir hücrelerindeki reseptörlere göre hücre aktivitesini modüle eder. Striatumda da D1 reseptörüne sahip hücrelerin uyarılabilirliğini artırırken, D2 reseptörüne sahip hücrelerde uyarılabilirliği azaltır. Motor kontrol açısından bakıldığında SNc kaynaklı dopaminin hareket başlangıcı ile ilişkilendirildiği çalışmalar bulunmaktadır. (Coddington & Dudman, 2019; Da Silva ve diğ. 2018; Klaus ve diğ. 2019). Ayrıca, dopaminerjik nöronların kaybıyla ortaya çıkan Parkinson hastalığının temel semptomlarından biri de hareketi başlatmada yaşanan zorluktur (Jankovic, 2008; Lalonde & Botez-Marquard, 1997).

Biz de ileriki bölümlerde, kortiko-bazal ganglia döngüsü ile oluşturduğumuz motor kontrol modelinde dopamine hareket başlangıcına yönelik bir fonksiyon atfedeceğiz.

1.5 Motor Öğrenme Mikrodevreleri ve Süper Öğrenme

Şimdiye kadar motor kontrole dair evrim tarihi içerisinde bir değerlendirmede bulunarak canlıların çevre koşulları ile başa çıkarak hayatta kalma konusunda nasıl bir gelişim gösterdiğine değindik. Ancak, çevre koşulları bir canlı yaşamı boyunca birçok kere değişkenlik gösterebilir. Ayrıca beynin kontrol mekanizmaları ile hayatta tuttuğu vücudun kendisi de yaşam süreci boyunca gelişim, yaşlanma ya da uzuv kaybı gibi sebeplerle değişim göstermektedir. Dolayısıyla motor kontrolünde bu değişimleri uyum sağlayarak yeni politikalar benimsemesi bir şarttır.



Şekil 1.7: Motor korteksi, serebellum ve bazal ganglia devrelerinden oluşan bir motor öğrenme ağı. Bölgeler arasında, korteks-bazal ganglia ve korteks-serebellum bağlantıları uzun zamandır bilinmesine karşın, bazal ganglia ve serebellum arasındaki bağlantılara ilişkin bulgular son zamanlarda sunulmuştur (Bostan & Strick, 2010; Watabe-Uchida ve diğ. 2012).

Sinir sistemi yapısında ya da sinir sistemini oluşturan nöral ağların bağlantısallığında gerçekleşen ve motor davranışa etkiyen değişimleri ifade eden motor öğrenme süreçleri de canlının yaşamını devam ettirebilmesi için son derece önemlidir. Gelişmiş bir omurgalı beyinde genel anlamda birçok bölge motor öğrenmeye katkıda bulunmaktadır (Krakauer ve diğ. 2019). Ancak bu bölgeler içerisinde motor korteks, serebellum, bazal çekirdekler ve bu bölgelerin arasındaki bağlantısallık

öne çıkmaktadır (Doya, 2000). Serebellum, korteks ve bazal çekirdekler sırasıyla denetimli, denetimsiz ve pekiştirmeli öğrenmenin gerçekleştiği yerler olup bağımsız ya da işbirliği halinde motor öğrenmeye katkı sağlamaktadırlar (Bostan & Strick, 2018; Caligiore ve diğ. 2019).

Serebellum, beyin gibi, dış katmanda gri maddeden oluşan kortikal bir yapı ve onun altında ak madde ve iç çekirdeklerden oluşmaktadır. Ancak serebellar korteks, beyin korteksine göre daha tekdüze bir yapıdadır. Serebellum korteksinin bölgelerini birbirinden temel olarak ayıran, girdileri aldığı ve çıktıları gönderdiği bölgelerdir. Serebellum korteksi temelde üç katmandan oluşmaktadır. En alt katman granüler katman olarak adlandırılmaktadır. Granüler katmanda çoğunlukla granül hücreleri (GrC) bulunmaktadır. Bu hücrelere daha az miktarda ama daha büyük boyutlu Golgi hücreleri (GoC) eşlik etmektedir. Golgi hücreleri, GrC üzerinde baskılayıcı etki yaratmaktadır. Orta katmanda, çekirdek hücreler üzerinde baskılayıcı etki yaratan korteksin temel hücresi olan GABAerjik Purkinje hücreleri (PC) bulunmaktadır. En üst katman ise neokortekse benzer biçimde moleküler katman ismini alır. Bu katmanda baskılayıcı ara-nöronların yanı sıra birbirine paralel biçimde dizilmiş PC dendritleri ile sinaps yapan GrC aksonları yer alır. Bu ilginç dizilimlerinden ötürü bu aksonlar paralel lif (pf) ismini alır (Şekil 1.5).

Serebellum korteksi iki ana girdi alır: yosunsu lifler (MF) ve tırmanıcı lifler (CF). Yosunsu lifler üzerinden sensör bilgileri ya da omurgaya doğru giden (efferent) bilginin kopyası GrC dendritlerine ulaşırken, tırmanıcı liflerin motor davranış özelinde hata bilgisini ya da öğretici bilgiyi taşıdığı düşünülmektedir.

Serebellum üzerine motor öğrenmeye dair hipotezlerin 1960 ve 80'li yıllarda Ito ile birlikte Marr-Albus modelleri ile başladığı söylenebilir (Albus, 1971; Ito, 1970; Marr & Thach, 1991). Bazı farklılıklar içerse de bu modellerde CF girdilerinin, paralel liflerin bağlantısallığını etkileyerek Purkinje hücrelerin, granül hücreler üzerinden gelen yosunsu lif girdilerine karşı gerekli cevabın üretilmesini sağladığı ileri sürülmüştür. Bu modeller serebellum mikro-devresinin çalışma prensibine yönelik ipuçları vermesi nedeniyle sonraki çalışmalara öncülük etmişlerdir. Bunun yanında, tek bir tür plastisiteye sahip olmaları (PF-PC sinaptik bağlantısında) ve statik giriş

çıkış örüntüleri üzerine kurulu modeller olmalarından ötürü biyo-gerçeklikten uzaktır ve motor kontrol görevlerine uygulanması zordur. Örneğin Marr ve Thach (1991) çalışmasında, serebellum mikro-devresinden esinlenerek tasarlanan çağrışımlı hafıza (associative memory) modeli özünde giriş, çıkış ve sinaptik bağlantıların ikili sistemde değer aldığı bir LUT (look up table) yapısıydı.

Marr'ın serebellar kortekste önerdiği çağrışımlı hafıza modelinin ardından, serebellumda duyu-motor öğrenme için farklı hesaplamalı çerçeveler önerilmiştir (Kawato ve diğ. 2021). Bu motor öğrenme çerçevelerinde serebellum genellikle bir ileri (forward) ya da ters (inverse) iç model olarak karakterize edilir (Ito, 2013; Kawato & Gomi, 1992). Serebellumun, bir iç model olarak tahmin ürettiği bakış açısı kullanılarak, optokinetik göz hareketi tepkisi (Kawato & Gomi, 1992), vestibülo-oküler refleks (Naveros ve diğ. 2019) ve sakkadik göz hareketi adaptasyonu (Kalidindi ve diğ. 2020) üzerindeki etkileri yaygın bir biçimde araştırılmıştır.

Ayrıca serebellumun, saniye-altı zaman tespiti ve tepkilerinde de rol oynadığı önerilmektedir. Gecikmeli göz kırpma koşullama yanıtı (delayed eye-blink conditioning response) görevi için bir serebellum hesaplamalı modeli kullanılmıştır (Medina ve diğ. 2000). Serebellumdaki zamansal süreci taklit etmek için gecikme hattı (Moore & Choi, 1997) ve spektral zamanlama modelleri (Bullock ve diğ. 1994) önerilmiştir. Dean ve diğ. (2010), serebellum mikrodevresinin, yosun lifleri ve paralel liflerdeki tekrarlı bağlantılar tarafından desteklenen uyarlanabilir bir filtre gibi bilgi işlediğini belirtmektedir.

Serebelluma atfedilen denetimli öğrenme mekanizmasında gerekli olan öğretici sinyalleri sağladığı düşünülen inferior olive (IO) hücreleri de ayrıca araştırma konusu olmuştur (Schweighofer ve diğ. 2004). Tırmanan lifler üzerinden PCleri uyaran IO hücreleri bu hücelere gönderdikleri öğretici sinyaller dışında serebellumun çekirdek hücrelerinden de girdi almaktadır. Oldukça düşük frekanslarda vuru üreten bu hücrelerin nasıl olup da motor davranışa ait hızlı değişim gösteren hata sinyallerini kodlayabildiği bir tartışma konusudur (Schweighofer ve diğ. 2004), (Tokuda ve diğ. 2010, 2013) çalışmalarında birbirleriyle oluklu bağlantıyla (gap junction) etkileşim halinde bulunan IO hücrelerinin hata bilgisini popülasyon kodlaması ile ilettiğini ileri

sürülmüştür. Aynı zamanda Tokuda ve diğ. (2013) çalışması serebellum çekirdek hücrelerinin IO hücrelerine etkiyerek hata sinyali modüle ettiğini ifade etmektedir.

Son olarak, Marr-Albus-Ito üçlüsünün çalışmalarından başlayarak serebellum mikro-devresinin öğrenmesinde rol oynayan PF-PC plastisitesi dışında başka hücre türleri arasında da sinaptik plastisiteler tespit edilmiştir. Henüz fonksiyonları üzerinde uzlaşa sağlanmasa da PF-MLI (moleküler katman ara-nöronları), MF-DCN (derin serebellum çekirdekleri) , PC-DCN ve MF-GrC ile birlikte 15 farklı plastisiteye ait çalışma ortaya konmuştur (Gao ve diğ. 2012).

Motor öğrenmede rol oynadığı düşünülen bir diğer bölge Bazal Gangliyonların davranışa etkisi SNr/GPi çıkış çekirdeklerinden talamus yoluyla kortekse geri dönüş sağlamasıyla oluşan kortiko-basal ganglia-talamo-kortikal (CBGTC) döngüleri ile gerçekleşir. Alexander ve diğ. (1986) ve Alexander ve Crutcher (1990a), çalışmalarında motor, okülomotor, prefrontal ve limbik devreler olmak üzere birbirinden bağımsız ve fonksiyonel olarak ayrık CBGTC döngülerini fikrini ortaya atmıştır. Daha sonra striato-nigro-striatal (SNS) bağlantılar ile bu döngülerin spiral bir yapı içerisinde dorsal yönde birbirlerini etkilediği dolayısıyla da bu döngülerin tamamen birbirinden bağımsız olmadığı yönünde sağlam kanıtlar gösterilmiştir (Haber ve diğ. 2000; Haber, 2003, 2022).

BG devrelerinde pekiştirmeli öğrenme dopamin hücrelerinin kortiko-striatal yolların bağlantısallığına etkisiyle gerçekleşmektedir. Dopamin hücreleri, temelde SNc (Substantia Nigra pars compacta) ve VTA (Ventral Tegmental Area) çekirdeklerinde konumlanmıştır. VTA nöronları daha çok ventral striatum bölgesine projekte ederken, SNc hücreleri ise dorsal kısım ile bağlanır (Haber, 2014). Dopamin nöronlar, sırasıyla D1 ve D2 alıcılara sahip doğrudan ve dolaylı yolaktaki MSN'lerde ters etki yaratır. Ödülün beklenenden yüksek olması durumunda artan dopamin sinyali dMSN hücrelerinin sinaptik bağlantılarının artmasına imkan verirken, tam tersi durumda bu sinyallerin azalması iMSN hücre sinaptik bağlantıların ağırlıklarını artırarak davranışın baskılanmasını kolaylaştırır (Bromberg-Martin ve diğ. 2010; Hong & Hikosaka, 2011).

Denetimsiz öğrenme ile ilişkilendirilen motor korteks ise oldukça yoğun yinelemeli (recurrent) bağlantısallığa sahip bir yapıdır. İnici motor yolağın parçası olarak bu yapı onun motor örüntüleri üretebilmesini sağlamaktadır. M1 bölgesinde, bir motor becerinin öğrenilmesi sürecinde lokal devreler arası sinaptik bağlantıların değiştiği, devre içerisindeki bağlantısallığın güçlendiği ve ilgili kaslara ait temsilin arttığı yönünde bulgulara rastlanmıştır (Papale & Hooks, 2018). M1 devresindeki bu değişikliklerin vuru zamanına bağlı plastisite (STDP) ya da Hebbian kuralı ile ilişkilendiren bir denetimsiz öğrenme mekanizması ile gerçekleştiği düşünülmektedir. Tekrarlayan motor davranışlar süresince birbirlerini tetikleyen sinir hücreleri arasındaki bağlantıların güçlenmesi, diğer bağlantıların ise zayıflaması ile gerçekleşen bu süreç korteksin de motor öğrenme sürecinde yer almasını sağlamaktadır (Doya, 1999). Doya (2000) ve Doyon ve diğ. (2003) çalışmalarında M1'deki öğrenmenin BG ve serebellum göre daha yavaş olmasının sebebini de denetimsiz öğrenme mekanizmasının pekiştirmeli ya da denetimli öğrenmeye göre daha uzun sürede gerçekleşmesi ile ilişkilendirmiştir. BG ve serebellum kısa sürede pekiştirmeli ve denetimli öğrenme mekanizması ile motor davranışı otomatize ederken kortekste öğrenme ile motor davranışın konsolide edildiği düşünülmektedir (Doyon ve diğ. 2003).

Motor öğrenme paradigmaları yaygın olarak ardışıl motor öğrenme ve motor adaptasyon olmak üzere iki alt başlıkta incelenmektedir (Doya, 2000; Doyon ve diğ. 2003). Ardışıl motor öğrenme, repertuvarda bulunan motor hareketlerin zincirleme bir şekilde gerçekleştirilmesinin sıra ve zamanının öğrenilmesi olarak tanımlanabilir. Bir müzisyenin bir eseri çalması ya da dansçının ardışıl figürler sergileyebilmesinde ardışıl motor öğrenme önemlidir. Ancak bu davranışların salt ardışıl öğrenmeden ibaret olduğunu iddia etmek de doğru değildir. Dolayısıyla ardışıl motor öğrenmeye dair deneysel paradigmlar seri reaksiyon zamanlama görevi (serial reaction timing test, SRTT) gibi daha basitleştirilmiş görevlerden oluşur. SRTT deneylerinde insan, kemirgen ya da primat vb deneklerin yinelemeli biçimde farklı parmaklarla ya da farklı zamanlarda butona basılması beklenir (Kawai ve diğ. 2015). Yukarıda anatomi ve fonksiyonlarından bahsedilen bölgelerden BG'nin ardışıl motor öğrenmede rolünün bulunduğu düşünülmektedir (Penhune & Steele, 2012). Serebellumun ardışıl motor

öğrenmede aldığı görev net olarak belirtilememekle birlikte özellikle zamanlama konusunda bu bölgenin BG ve motor kortekse katkı sağladığı düşünülmektedir (Medina ve diğ. 2000).

Motor öğrenmenin bir diğer alt başlığı olan motor adaptasyon, sensör bilgileriyle desteklenen iç ya da dış sebeplerle değişen koşullar sonucunda bozulmuş bir motor hareket uygulamasındaki hatanın, bu değişen koşullara uygun bir biçimde giderilmesi olarak tanımlanabilir. Motor adaptasyona dair deneylerde kullanılan paradigmaların birçoğunda da ya sistem normal koşullarından saptırılır ya da deneğe ulaşan sensör bilgisi bilinçli bir şekilde bozulur. Bu örneklerden biri olan sakkadik göz hareketlerinde normalde öğrenilmiş davranışta hata oluşması için deneğe görsel bilgiyi bozacak bir gözlük taktırılır ve bu gözlüğün, ışığın kırılmasını sağlayarak görsel bilgiyi değiştirmesi beklenir. Denek de bu görsel bilgiye alışık olmadığı için göz hareketlerinde ulaşmak istediği hedeften sapar (Kalidindi ve diğ. 2019, 2020). İkinci bir örnekte de kol uzanma görevlerinde, deneğin koluna fazladan ağırlıklar bindirilerek kaslara uygulanması gereken kuvvetin ve kola ait proprioseptif bilgilerin değişmesi sağlanır (C.-S. R. Li ve diğ. 2001).

Yukarıdaki tanım, aslında motor adaptasyona dair öğrenme için bir hata bilgisinin gerekliliğini de beraberinde getirmektedir. Bundan ötürü motor adaptasyonda etkin olan bölgenin de hata bilgisini kullandığı düşünülen serebellum olması akla yatkındır. Gerçekten de sakkadik göz hareketleri, kuvvet alanları ve vestibulo-oküler refleks üzerine yapılan çalışmalar motor adaptasyonda serebellumun etkin olduğunu desteklemektedir. Korteks ve BG bölgelerinin ise motor adaptasyon sürecine katkısı üzerine çok fazla bulgu bulunmamakla birlikte bu bölgelerin davranışın kalıcılığı için önemli olduğu düşünülmektedir (Doyon & Benali, 2005).

Bu ikili motor öğrenme bakış açısına Doyon ve diğ. (2003) zamansal bir boyut eklemiştir. Doyon, çalışmasında öğrenmeyi hızlı ve yavaş öğrenme olarak iki farklı zamansal parçada değerlendirmiştir. Gerek motor adaptasyon gerek ardışıl motor öğrenmede, hızlı öğrenme aşamasında serebellum ve striatumun, ikisinin de aktivite gösterdiğini, yavaş öğrenme döneminde ise ardışıl motor öğrenmede serebellumun adaptasyonda ise striatumun aktivitesinin yavaşladığını ileri sürmüştür. Motor

davranışa ait temsilin korunumunda ise ek olarak korteksin rol aldığı söylenmiştir. Penhune ve Steele (2012) de çalışmalarında ardışıl motor öğrenme için benzer biçimde zamansal bir bakış açısı ortaya koymuş, öğrenmenin başında hata düzeltimine dayalı bir serebellum, ödül tabanlı öğrenmeye dayalı bir striatum aktivitesini, kümeleme işlemi yapan bir BG, dahili modelleri temsil eden bir serebellum ve uzun-dönem temsili sağlayan bir frontal korteks aktivitesinden bahsedilmiştir.

Klasik olarak kortiko-basal ganglia-talamus ve kortiko-serebellum-talamus döngüleri ayrı olarak incelenirse de son yıllarda BG ve Serebellum arasında korteks döngüleri üzerinden olmayan doğrudan bir iletişimin bulunduğu yönünde çalışmalar görülmektedir (Bostan & Strick, 2010, 2018). Bu çalışmalarda, serebellum çekirdeğinin striatuma talamus üzerinden etkisi gözlemlenmiş, benzer şekilde Subtalamik Çekirdeğin (STN) de serebellar kortekse pons üzerinden ters yönde bir etki yarattığı yönünde bulgular ortaya konmuştur. Ek olarak Watabe-Uchida ve arkadaşlarının (2012) çalışmalarındaki serebellumun VTA bölgesindeki dopamin hücrelerine etkisi üzerine bulgular, serebellumun ödül beklentisindeki hatayı modüle ettiği üzerine hipotezleri beraberinde getirmiştir (Wagner ve diğ. 2017). Bütün bu çalışmalar, beyindeki denetimli, denetimsiz ve pekiştirmeli öğrenme süreçlerinin birbirini etkilediğini ve motor öğrenmenin bu üç sürecin etkileşiminin bir sonucu olduğu görüşlerini öne çıkarmıştır (Caligiore ve diğ. 2017, 2019).

Yukarıda bahsedildiği üzere korteksin ilgili motor örüntüleri üretme mekanizmalarına yönelik bakış açısı son yıllarda tekil nöronların veri temsilinden popülasyon dinamiğine dayalı bir kodlama bakış açısına dönüşmüştür (Vyas ve diğ. 2020). Bu durum motor öğrenmeye ve motor öğrenmede görev alan bazal gangliyonlar ve serebelluma dair sorularımızı da güncellememizi gerektirmektedir. Bazal gangliyonlara ait kanallar motor kontrole dair hangi veriyi kodlamaktadır? Serebellum hazırlık aktivitesine mi yoksa davranışın icrasına mı müdahil oluyor?

Bu çalışmanın ilk bölümünde, motor kontrole dair klasik bir *Go/No Go* görevini gerçekleştiren bazal gangliyon modeli nöromorfik devrede ateşleyen sinir hücreleri ile nöromorfik bir devre üzerinde gerçekleşmiştir. Daha sonra popülasyon dinamiği bakış açısıyla bazal gangliyon yapısı tekrar değerlendirilerek motor korteks-bazal

ganglia-talamus döngü modelinin benzetimi gerçekleştirilmiştir. Bazal ganglia yapısının hareketin başlangıcı için motor korteks örüntülerinin kuvvetlendirdiği hipotezi sınanmıştır. Çalışmanın son bölümünde ise kortiko-serebellum modeli ile serebellumun duyu-motor öğrenme sonucunda motor davranışa ait hazırlık aktivitesinin iyileştirilmesi sağlanmıştır.

Çalışma kapsamında, biyolojik gerçekliğe sahip bir nöron modelinin Alan Programlanabilir Kapı Dizileri (FPGA) üzerinde verimli kaynak kullanımı ile gerçekleştirildiği bir çalışma *A Folded Architecture for Hardware Implementation of a Neural Structure Using Izhikevich Model* başlığı altında *International Conference on Artificial Neural Networks* etkinliğinde sunulmuştur (Çağdaş & Şengör, 2022). Benzer biçimde Loihi donanımı üzerinde farklı nöron modellerinden oluşan farklı ölçeklerdeki ağların enerji verimliliğini inceleyen *Exploring Scaling Efficiency of Intel Loihi Neuromorphic Processor* çalışması *30th IEEE International Conference on Electronics, Circuits and Systems (ICECS)* etkinliğinde sunulmuştur (Uludağ ve diğ. 2024). Çalışmanın devamında motor kontrole dair klasik bir *Go/No Go* görevini gerçekleştiren bazal gangliyon modelinin nöromorfik devrede gerçekleştirilmesini konu alan *Bio-realistic neural network implementation on Loihi 2 with Izhikevich neurons* çalışması *Neuromorphic Computing and Engineering* dergisinde yayınlanmıştır (Uludağ ve diğ. 2024). Popülasyon dinamiklerine dayalı kortiko-bazal ganglia-talamus devresi için bir motor kontrol paradigma önerisini içeren *Basal Ganglia: An Amplifier for Preparatory Activity in Motor Control* çalışması *Biological Cybernetics* dergisinde makale olarak sunulmuştur (Çağdaş & Şengör, 2025). Son olarak serebellum yapısı ile popülasyon dinamiğine dayalı denetimli bir motor öğrenme modeli de bir makale çalışmasına dönüştürülme aşamasındadır. Çalışma kapsamında gerçekleştirilen benzetimlere ait kod ve veri setlerine <https://github.com/serhatCagdas> bağlantısından ulaşılabilir.



2. BIO-GERÇEKÇİ BİR BAZAL GANGLİA MODELİNİN NÖROMORFİK DEVRE ÜZERİNDE GERÇEKLENMESİ

Bazal ganglionlar, motor sistemin önemli yapılarından olup en temel işlevlerinden biri, birbirleriyle yarışan motor programlar arasında seçim yapmaktır (Mink, 1996, 2003). Bazal ganglia'nın Gpi ve SNr çekirdekleri ile motor birimleri tonik bir biçimde bastırdığı düşünülmektedir. Motor davranışlarının kontrolü BG'da dolaylı ve dolaysız yollarla yardımıyla, bu baskılamanın azaltılması (disinhibition) ya da artırılması yoluyla gerçekleştirilir (Alexander & Crutcher, 1990b). Korteksten gelen uyarıcı (glutamaterjik) girdiler dolaylı yolağın girişini oluşturan orta dikensi sinir hücrelerine (dSPN) ulaşır ve Striatum-GPi/SNr arasındaki GABAerjik beyin sapı ya da talamustaki baskılamanın kalkmasını (disinhibition) sağlar. Dolaylı yolağın girişine (iSPN) gelen girdiler ise GPe (Globus Pallidus external) çekirdeğinden geçerek GPi/SNr üzerindeki baskılamayı azaltır ve bu da talamusun daha fazla baskılanmasını sağlar. Karar verme süreçleri açısından bakıldığında “Go” – “No-Go” yolları olarak da adlandırılan bu ikili yapı bazal çekirdek devresinin fonksiyonunun temelini oluşturmaktadır (Rubin ve diğ. 2021).

Bu çalışmada, öncelikle Izhikevich nöron modelleri mikrokodlardan faydalanılarak Loihi 2 nöromorfik donanımı üzerinde gerçekleştirilmiştir. Daha farklı nöron ateşleme örüntülerini taklit edebilen Izhikevich nöron modeli Alan Programlanabilir Kapı Dizileri (FPGA) üzerinde simüle edilmiş ve basit bir serebellum ağı benzetimi yapılabilmisti (Ek A). Bu çalışmada ise Izhikevich nöronları ile oluşturulan ateşleyen sinir hücre ağı aracılığıyla bazal ganglionların benzetimi de yine bu donanımda gerçekleştirilmiş ve bu yapı, basit bir go/No-go görevi ile test edilmiştir.

2.1 Ateşleyen Sinir Hücre Ağları ve Nöromorfik Devreler

Yapay sinir ağlarında kullanılan perceptron yapılarının aksine ateşleyen sinir hücreleri seyrek biçimde aksiyon potansiyeller üreterek bilginin zamansal düzlemde kodlanmasına da fırsat verir. Ateşleyen sinir hücre modelleri, nöronların aksiyon

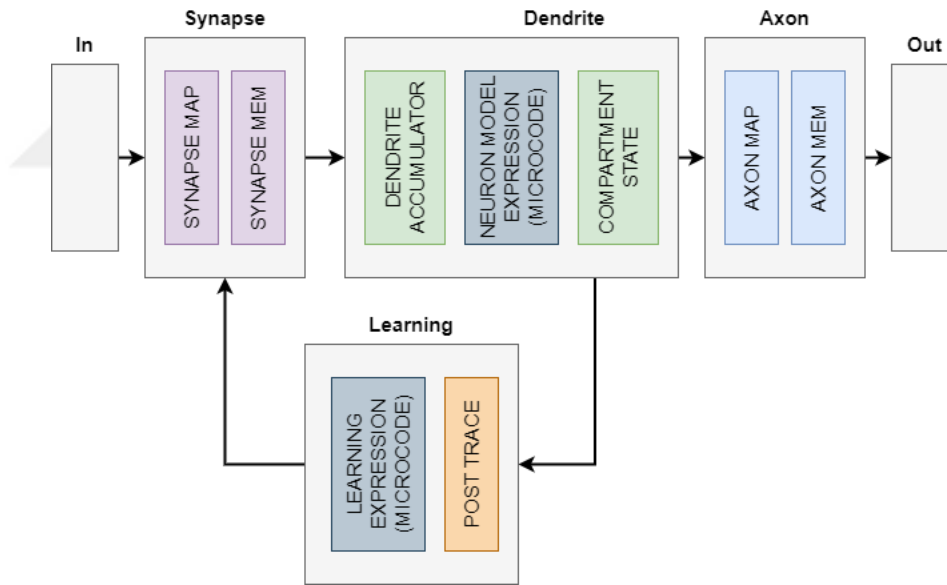
potansiyeli düzeyindeki elektro-dinamik özelliklerini taklit eder. Bu modeller, hesaplama yükü ve biyolojik uygunluk açısından değerlendirilebilir. Örneğin, Hodgkin-Huxley (HH) modelleri hücrelerin birçok özelliğini gösterebilse de, hesaplama yükü nedeniyle büyük ölçekli ağların benzetiminde kullanılamazlar. Öte yandan, Topla-ve-Ateşle (Integrate and Fire - IF) nöron modelleri donanım üzerinde kolayca uygulanabilir ve ateşleyen sinir hücre ağlarının (SNN) oluşturulmasında yaygın olarak kullanılmaktadır (Huynh ve diğ. 2022); ancak bu modeller de, alt eşik salınımları ve geri tepme (rebound) ile gerçekleşen ateşleme üretimi gibi hücre davranışlarını taklit etmede yetersiz kalmaktadır. Benzetimin amacı ve SNN modelinin genişliğine bağlı olarak Izhikevich modeli, Adaptif-üstel IF modeli gibi ara çözümler de izlenebilmektedir (Izhikevich, 2007a; Rice ve diğ. 2009). Izhikevich nöron modeli, basit bir yapıya sahip olmasına rağmen, nöron davranışlarının dinamik özelliklerini taklit edebilme yeteneğine sahiptir. Bu yüzden bu çalışmada bazal ganglia modeli için de tercih edilmiştir.

SNN'ler yapay sinir ağlarına göre biyolojik açıdan daha gerçekçi olduğundan beyindeki süreçlerin anlaşılabilmesi ve taklit edilebilmesi adına daha çok tercih edilmektedir (Medina ve diğ. 2000; Naveros ve diğ. 2019). Bilginin seyrek ateşlemeler üzerinden kodlanmasından dolayı bu yapı hem sinir sisteminde hem de nöromorfik devrelerde enerji verimliliği sağlamaktadır (Davies ve diğ. 2018). Nöral devrelerden esinlenerek tasarlanan nöromorfik devrelerin isim sahibi mikroelettronik öncülerinden Carver Mead'dir (Mead, 1990). Bu devreler, sinir hücre ağları gibi dağıtık bir hesaplama yapısına sahiptir. Paralel çalışma özelliği gösterirler, Von Neumann mimarilerine göre daha düşük güç tüketirler ve fiziksel hasarlara rağmen işlevlerini sürebilme ihtimalleri vardır (Nawrocki ve diğ. 2016). Esinlendikleri sinir hücrelerine benzer biçimde hesaplamaları analog, iletimi dijital biçimde gerçekleştiren hücrelerden oluşabildikleri gibi tamamen dijital yapılardan oluşan nöromorfik devreler de mevcuttur. Son yıllarda Stanford Üniversitesi'nde üretilen Neurogrid devresi (Benjamin ve diğ. 2014) ve Manchester Üniversitesi'nin Spinnaker kartı (Painkras et al. 2013) dışında IBM (Truenorth kartı), Intel (Loihi) gibi şirketler de nöromorfik çalışmalara ağırlık vermişlerdir (Akopyan ve diğ. 2015; Davies ve diğ. 2018). Truenorth devresinin, 1 milyon sinir hücresi benzetimini yaklaşık

60 W'lık bir güç tüketimi ile gerçekleştirebilmesi dikkate değerdir. Bu çalışmada da bazal çekirdeklerin benzetimi için Intel'in Loihi 2 Nöromorfik İşlemcisi kullanılmıştır. Esnek mimarisinden faydalanılarak, Loihi 2 donanımı üzerinde Izhikevich nöronları gerçekleştirilerek bir SNN yapısı oluşturulmuştur.

2.2 Intel Loihi 2 Nöromorfik Donanım Mimarisi

Intel'in Loihi 2 nöromorfik işlemcisi, biyolojik nöronlar ve sinapsların işleyiş prensiplerinden ilham alarak yüksek verimlilik ve paralel işlemeye yönelik tasarlanmıştır, son teknoloji ürünü çok çekirdekli bir dijital hesaplama platformudur. Loihi 2, Lakemont x86 işlem birimlerine ek olarak, nöroçekirdek (neurocore) olarak adlandırılan 128 özel nöromorfik çekirdekten oluşan bir dizilim içermektedir. Loihi 2'nin dikkat çeken özelliklerinden biri de, birden fazla çip arasında ölçeklenebilirliği kolaylaştırarak hesaplama kapasitesini artıran yonga dışı (off-chip) iletişim arabirimidir Orchard ve diğ. 2021.



Şekil 2.1: Loihi 2 çekirdeğine ait basitleştirilmiş blok diyagram (Uludağ ve diğ. 2024).

Tamamen dijital bir mimariden oluşan Loihi kartı sürekli zamanlı dinamiklere, sabit, ayrık zaman adımlarında hesaplama yöntemiyle yakınsamaktadır. Burada sabit zaman adımından kasıt donanımsal hesaplama zamanı değil algoritmik bir zamandır. Donanım, 128 nöromorfik çekirdekten oluşan bir ağ yapısı ile birlikte üç adet

Lakemont x86 mimarisine sahip CPU barındırmaktadır. Hücreler-arası haberleşme mimarisi oluşturulurken hücrelerin seyrek ateşleme özelliği dikkate alınmıştır. Buna göre her bir hücre yukarıda bahsedilen her bir algoritmik t zamanında ateşleme yapmaz. Bu sebepten hücrelerarası haberleşmede sürekli darbe üretici kullanmak yerine karşılıklı anlaşmaya bağlı (handshaking) paketler aracılığıyla asenkron bir bilgi iletimi ile enerji tasarrufu yoluna gidilmiştir. Saat darbeleri yerine "barrier" senkronizasyon mesajları kullanılmıştır. Bu algoritma herhangi bir programda sonraki aşamaya geçmek için paralel süreçlerin belirlenen aşamaya ulaşmasını bekler. Loihi kartında "barrier" senkronizasyon mesajlarıyla ancak bütün sinaptik iletim tamamlandığında algoritmik zamanda $t + 1$ anına geçilmesi sağlanmaktadır.

Loihi 2 mimarisi, SNN'lerin silikon üzerinde uygulanmasını kolaylaştırmak amacıyla hiyerarşik bağlantılar, dendritik bölmeler, sinaptik gecikmeler ve sinaptik öğrenme kurallarını bünyesinde barındırmaktadır. Bu nöroçekirdekler, bariyer senkronizasyon mesajları aracılığıyla iletişim kurmaktadır (Davies ve diğ. 2018). Her bir nöroçekirdek; sinaps, dendrit, akson ve öğrenme bloklarına sahiptir ve bu yapı Şekil 2.1'da gösterilmektedir.

Sinaps Bloğu: Bir sinaps bloğu, önceki bölmeden veya nörondan gelen tüm ateşlemeleri işler ve bellekte depolanan sinaptik ağırlıkları kullanır.

Dendrit Bloğu: Blok içerisindeki *dendrit toplayıcılar* (DA), sinaptik girdileri biriktirir. *Kompartman durumları* (Cx State) ise, zamanla değişebilen nörona özgü durum bilgilerini tutar. Toplanan bu girdiler, dinamik durum değişkenlerinin güncellenmesinde kullanılır. Dendrit bloğu ayrıca, derlenmiş mikro kodu işleyerek programlanabilir nöronların etkinleşmesini sağlayan ve paralel çalışan dört iş parçacığını (thread) da barındırır. Cx State, mikro kod içinde kullanılan bilgileri saklar. Tüm Cx state birimleri 64 bit genişliğindedir ve iç yapıları 8-, 16- veya 24-bitlik değişkenler içerecek şekilde esnek biçimde yapılandırılabilir.

Akson Bloğu: Ateşleme mesajlarını üretir ve bu mesajları ilgili tüm hedef çekirdeklere (fan-out cores) iletir. Ayrıca, Loihi 2'de dereceli (graded) ateşleme üretimini de desteklenmektedir.

Öğrenme Bloğu: Belirli öğrenme kurallarına göre sinaptik ağırlıkları güncellemekten sorumlu temel bir bileşendir¹. İlk Loihi işlemcisi Davies ve diğ. 2018, standart Zamanlama Bağımlı Sinaptik Plastisite (STDP) ve ödül tabanlı bir öğrenme mekanizması yoluyla çevrimiçi öğrenmeyi destekleyen bir öğrenme bloğu içermektedir. Bu özellikler, ateşleme zamanlamasına ve önceden tanımlanmış ödüllere dayanarak sinaptik bağlantıların gücünün ayarlanmasını sağlayarak, biyolojik sinir sistemlerinde gözlemlenen öğrenme biçimlerinin bir benzerini sunmaktadır. Loihi 2 ise, ek olarak üç faktörlü öğrenme kurallarını da desteklemektedir. Böylece, tekil postsinaptik nöronlar dopamin gibi nöromodulatorleri kullanabilmekte ve işlemcinin daha karmaşık öğrenme kurallarını benzetimini gerçekleştirebilmektedir. Ayrıca, Loihi 2 mikro kod tabanlı özel öğrenme kuralları kullanarak yonga üzerinde doğrudan öğrenmeyi (custom on-chip learning) desteklemektedir. Bu kurallar her nöroçekirdek tarafından doğrudan çalıştırılabilir ve çok çeşitli öğrenme algoritmalarının esnek bir şekilde işlemci üzerinde uygulanmasına imkân tanır.

Her nöroçekirdek, kendi SRAM bellek bloğuna sahip olup, bu bellek hem yapılandırma ayarlarını hem de nöroçekirdeğin çalışması için kritik olan iç durumları depolar. Bu SRAM, her nöroçekirdeğin mikrodevrelerine haritalanmış olup, her bir nöroçekirdek parçasının gerekli verilere verimli bir şekilde erişmesini sağlar. Bu mimaride anahtar bileşen, nörona özgü yapılandırma değişkenlerini ve bireysel nöron durumlarını yöneten dendrit mikrodevresidir. *Neurocore* içerisinde, assembly kodunun çalıştığı blok, Intel firması tarafından kısıtlı bir biçimde aktarılmış olsa da bu yapının, kodu içinde barındıran bir *ProgramMemory*, sinaptik girdileri tutan 32 bitlik *DEND ACCUM*, kompartmana özel verileri tutan *CxSTATE*, bir zaman girişi ve bir rastgele sayı girişine sahip olduğu bilinmektedir. Bu yapılara ait veriler herbiri 64 bit boyutunda olan **mem,temp, r** ve **s** kaydedicilerinde tutulur. **mem** kaydedicisi *CxSTATE* bilgisini tutarken **temp**, *DEND ACCUM*, zaman ve rastgele sayı bilgisini saklar. Assembly kodları 15 komut işleyebilen çevirimler (*pass*) halinde işlenir. Kod içerisinde de her bir *pass* içerisinde yapılacak işlemler bu kısıta uyacak biçimde yazılmalıdır.

¹Bu çalışmada özel bir öğrenme kuralı uygulanmamıştır.

Nöroçekirdeklerin programlanmasını ve Loihi 2’de SNN’lerin uygulanmasını kolaylaştırmak için Lava yazılımı kullanılmaktadır “Lava: A software framework for neuromorphic computing”, 2021. Lava, mikro kodlanmış nöron modellerini gerçekleştirmek için bir platform sağlar ve farklı nöron modelleri kullanan SNN’lerin geliştirilmesine olanak tanır. Benzetimlerin kapasitesini etkileyen kritik bir faktör, nöroçekirdeklerin bellek kapasitesidir. Bu kapasite, temel olarak bir nöroçekirdek içerisinde simüle edilebilecek maksimum nöron sayısını belirler. Nöron modelini oluşturan durum değişkeni ya da bu durum değişkenlerine ait bit hassasiyeti arttıkça nöroçekirdeğin nöron kapasitesi düşer. Bu durum, gerçekçi sinir ağı benzetimleri elde etmek için nöron modellerinin ve benzetim parametrelerinin optimize edilmesini gerektirir.

2.3 Izhikevich Nöron Modelinin Loihi 2 Donanımı Üzerinde Gerçeklenmesi

Loihi entegresinin ilk versiyonu, yalnızca donanımsal LIF (Sızdıran Topla ve Ateşle) nöron birimlerini barındırıyordu. LIF nöronları, uygulanması görece basit ve hesaplama açısından düşük maliyetli olsa da, sinir ağlarında gözlemlenen biyolojik olarak gerçekçi karmaşık dinamikleri yeterince yansıtamayabilir. Bu tür ağların, biyolojik süreçleri doğru şekilde benzetimini elde edebilmek için hem daha gelişmiş hem de hesaplama açısından verimli nöron modellerine ihtiyaç duyulmaktadır (Beeler ve diğ. 2010; Gerstner & Kistler, 2002; Schultz, 2007).

İlk sürümdeki bu sınırlamaları aşmak amacıyla, Loihi 2 programlanabilir nöron modellerine destek sunmuştur. Bu gelişme, donanıma mikro kod aracılığıyla esnek modelleme yeteneği kazandırmıştır. Mikro kod, bit düzeyinde işlemler, matematiksel işlemler ve koşullu işlemler gibi çeşitli işlemlerin yürütülmesine olanak tanır. Bu esneklik sayesinde, nöron modellerine ait değişkenler, parametreler ve genel davranışlar, özel olarak tanımlanmış bir komut dizisi üzerinden belirlenebilir (Orchard ve diğ. 2021).

Bu çalışmada, LIF nöronlarıyla ilişkili kısıtlamalar göz önünde bulundurularak, Izhikevich nöron modeli tercih edilmiştir (Izhikevich, 2003). Izhikevich modeli, biyolojik gerçekçiliği ve hesaplama verimliliğini dengelemesi sayesinde, karmaşık sinirsel dinamiklerin benzetimi için uygun bir yapı sunmaktadır. Loihi 2’nin

geliştirilmiş yeteneklerinden yararlanarak, hızlı ve yavaş dinamik değişkenlere sahip Izhikevich nöron modelini aşağıda gösterildiği şekilde uyguladık:

$$\frac{dv}{dt} = 0.04v^2 + 5v + 140 - u + I, \quad (2.1)$$

$$\frac{du}{dt} = a(bv - u), \quad (2.2)$$

$$\text{if } v \geq v_p \text{ mV, then } \begin{cases} v \leftarrow c, \\ u \leftarrow u + d. \end{cases} \quad (2.3)$$

Burada v , modelin hızlı değişkeni olan zar potansiyelini; u ise yavaş değişken olan toparlanma (recovery) değişkenini temsil eder. v_p , v_{thr} eşik değeriyle ilişkili olarak tanımlanan tepe potansiyel değeridir (Izhikevich, 2007b). v 'nin başlangıç değeri ve v_p değeri biyolojik olarak tanımlanmış tek parametrelerdir. Nöronun davranışı, a , b , c ve d parametrelerinin ayarlanmasıyla şekillendirilebilir. Toplam akım, I , dış uyarım terimi I_{const} ile sinaptik aktiviteyi tanımlayan akım terimi I_{syn} 'in toplamından oluşur:

$$I = I_{const} + I_{syn}(1 + \beta \Delta dop) \quad (2.4)$$

Sinaptik akım, bazal düzeye göre dopamin seviyesindeki değişimi ifade eden Δdop ile modüle edilir. Dopamin modülasyonu, presinaptik ve postsinaptik nöronlar arasındaki sinaptik iletimi düzenleyen β duyarlılık faktörü aracılığıyla gerçekleştirilir (Chersi ve diğ. 2013). Eğer β pozitif bir değer alıyorsa, bu durum dopamin seviyesinin bazal düzeyin üzerinde olduğunu gösterir ve postsinaptik nöronların uyarılabilirliğini artırır. Öte yandan, β negatif bir değere sahipse, bu durum postsinaptik nöronlar üzerinde zıt yönde bir etki oluşturur.

I_{const} sabit bir terim iken, Denklem 2.4 ile ifade edilen I_{syn} , Sengupta ve diğ. (2016) çalışmasında verilen modele benzer şekilde üstel olarak azalan bir davranış sergiler:

$$\frac{dI_{syn}}{dt} = -\frac{I_{syn}}{\tau_{syn}} + \sum (w_{ij} \delta(t - t_f^{(i)})) \quad (2.5)$$

I_{syn} 'in zamana bağlı değişim oranı iki bileşen tarafından belirlenir: İlk terim, sinaptik zaman sabiti τ_{syn} (çalışmamızda 15 ms olarak belirlenmiştir) üzerinden I_{syn} 'in üstel olarak azalmasını temsil eder ve yeni bir ateşleme girişi olmadığında akımın kademeli olarak sönümlenmesini sağlar. İkinci terim ise presinaptik nöronlardan gelen ateşlemelerin postsinaptik nöron üzerindeki etkisini tanımlar. Burada w_{ij} , i numaralı presinaptik nöron ile j numaralı postsinaptik nöron arasındaki sinaptik ağırlığı; $\delta(t - t_f^{(i)})$ ise i numaralı presinaptik nörondan gelen ateşlemelerin $t_f^{(i)}$ zamanlarında oluştuğunu belirten Dirac delta fonksiyonudur.

Bu sinaptik akım modeli, presinaptik nöronlardan gelen ateşlemeler sonucunda postsinaptik nöron potansiyelinde değişim olmasını sağlar. I_{syn} için bu özel modelin seçilmesinin nedeni, sadeliği sayesinde nöromorfik donanımlarda uygulanabilirliğinin yüksek olmasıdır.

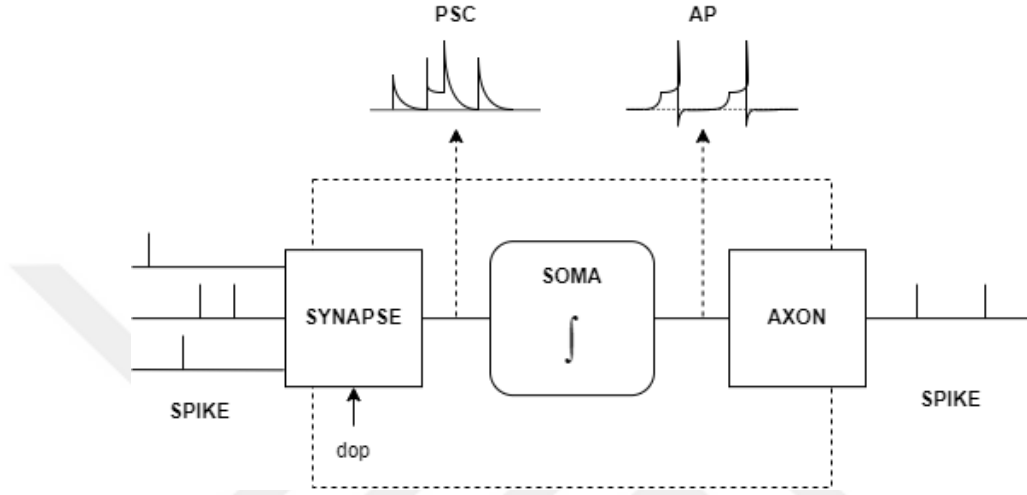
Loihi 2, nöral model dinamiklerin benzetimi için sabit boyutlu ayrık zaman adımı kullanır. Bu durum, sürekli denklemlerin bu ayrık yapıya uyumlu bir formata dönüştürülmesini gerekli kılar. Bu amaçla, Denklem 2.1-2.3'de verilen formülleri Loihi 2 üzerinde uygulayabilmek için Euler yönteminin ayrıklaştırılmış bir versiyonunu kullanıyoruz (Denklem 2.6). Bu yöntemde, herbir algoritmik zaman adımı aynı zamanda hesaplama zaman adımına karşılık gelmektedir. Bu sebeple, *algoritmik zaman* olarak adlandırılan, algoritmanın izlediği adım dizisi; donanımın gerçek çalışma zamanı (real time) ile doğrudan örtüşmeyebilir. Gerçek çalışma süresi, donanımın verimliliği ve işlem yükü gibi çeşitli faktörlere bağlı olarak değişiklik gösterebilir (Dey & Dimitrov, 2022).

$$\begin{aligned} v[t + \Delta t] &= v[t] + (0.04v[t]^2 + 5v[t] - u[t] + I)\Delta t \\ u[t + \Delta t] &= u[t] + a(bv[t] - u)\Delta t \\ v[t] > v_p &\Rightarrow v[t + \Delta t] = c, u[t + \Delta t] = u[t] + d \end{aligned} \quad (2.6)$$

Benzer şekilde, akım denklemi de Denklem 2.5'in ayrıklaştırılmış (discrete) formuna dönüştürülmüştür:

$$I_{syn}[t + \Delta t] = \alpha I_{syn}[t] + \sum (w_{ij}f_i(t)) \quad (2.7)$$

Bu denklemdeki $\alpha = 1 - \Delta t / \tau_{syn}$ parametresi, üstel zaman sabiti ile zaman adımı süresi Δt 'nin bir fonksiyonudur ve Δt değeri 1/8 ms olarak belirlenmiştir. $f_i(t)$, eğer i numaralı nöron t zaman adımında ateşleme 1, aksi takdirde 0 olarak tanımlanır (Rice ve diğ. 2009). Şekil 2.2, yukarıda verilen formülasyon doğrultusunda, nöron modeline girişlerin nasıl işlendiğini ve postsinaptik ateşlemelerin nasıl üretildiğini gösteren bloklar arasındaki ilişkiyi göstermektedir.

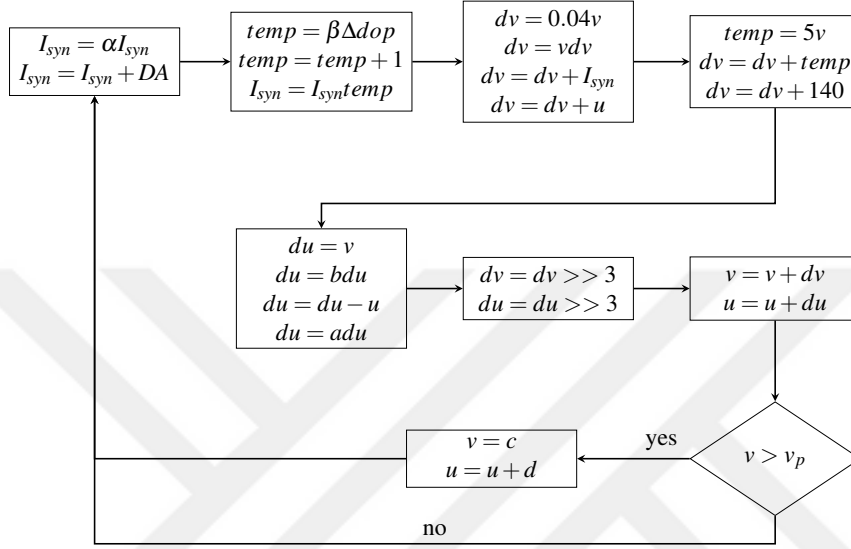


Şekil 2.2: Denklem 2.6 ve Denklem 2.7 ile ifade edilen Izhikevich nöron modelinin tek nokta nöron diyagramı. Postsinaptik akım (PSC), spike girişleri kullanılarak hesaplanır. PSC, postsinaptik potansiyel ve somada oluşan aksiyon potansiyeline (AP) neden olur; bu da Denklem 2.6 kullanılarak hesaplanır. Son olarak, aksiyon potansiyelleri ateşlemelere dönüştürülür ve akson aracılığıyla diğer nöronlara iletilir. (Uludağ ve diğ. 2024).

Izhikevich modelinin ayrıklaştırılmış formunu Loihi 2 üzerinde uygulayabilmek için, sayısal çözümü oluşturan gerekli aritmetik ve mantıksal işlemler, mikro kod talimatları kullanılarak sırasıyla gerçekleştirilir. Bu işlemleri adım adım gösteren bir akış diyagramı Şekil 2.3'da sunulmuştur. Zaman adımı Δt değeri 1/8 ms olarak belirlendiğinden, bölme işlemleri yerine üç bitlik sağa kaydırma işlemleri kullanılmaktadır. Bu yöntem, hesaplama maliyetini en aza indirirken doğruluktan ödün vermez.

Nöron modelinin hesaplaması, değişkenlerin ve nörona özgü parametrelerin *Cx State* içerisinde saklandığı neurocore'un dendrit bloğu içerisinde gerçekleşir. Gerçeklemede tüm durum değişkenleri (v, u, I_{syn}), sabit terimler (I_{const}) ve model parametreleri (a, b, c ve d) *Cx State* içerisinde yer almaktadır. Değişkenlerin 8, 16 veya 24

bitlik veriler halinde temsil edilebileceği ve her *Cx State*'in 64 bitlik bir kayıt kapasitesine sahip olduğu dikkate alınmalıdır. Bu tasarım tercihi, (Izhikevich, 2003) çalışmasında belirtilen parametre değer aralıklarının yeterince desteklenmesini sağlamak amacıyla yapılmıştır. Böylece, mevcut kısıtlar dahilinde karmaşık nöronal dinamiklerin üretilmesi mümkün hale gelir. Modeldeki her bir değişkene atanan özel bit genişlikleri Tablo 2.1'de detaylandırılmıştır.

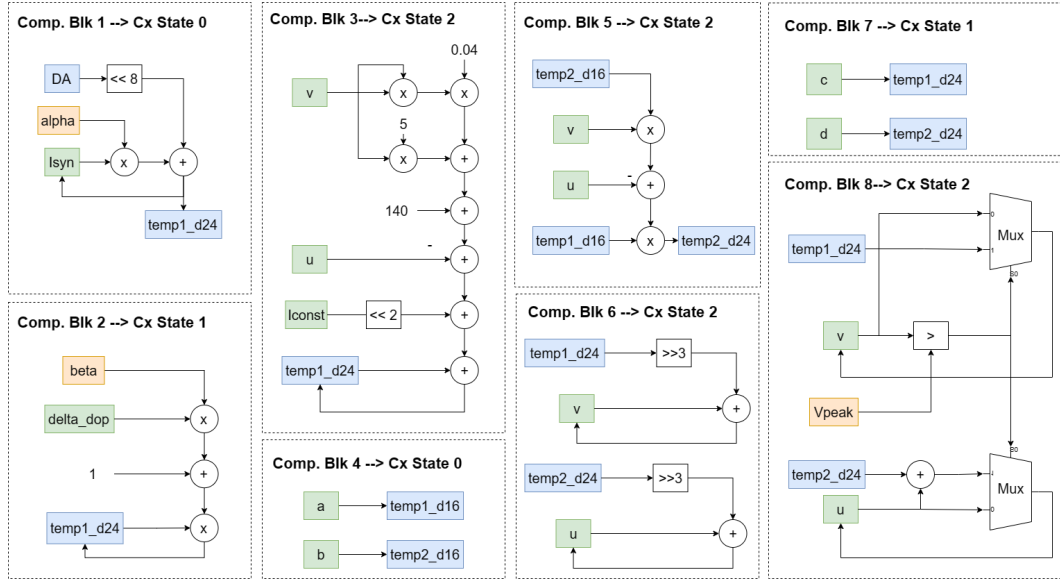


Şekil 2.3: İzhikevich modelinin ayırık (discrete) formunu uygulamak için gerekli işlemlerin akış diyagramı. Her bir temel işlem (örneğin, toplama, çarpma ve sağa kaydırma) mikro kod içerisinde karşılık gelen komut ile gerçekleştirilir (Uludağ ve diğ. 2024).

Çizelge 2.1: Model parametrelerinin *Cx State* bellek tahsisi.

Değişken	Boyut (bit)	Cx State Indeks	Değişken	Boyut (bit)	Cx State Indeks
a	16	0	v	24	2
b	16	0	u	24	2
c	24	1	I_{syn}	24	0
d	24	1	I_{const}	16	2
Δ_{dop}	16	1			

Şekil 2.4'de gösterilen donanım uygulama detayları, Şekil 2.3'de özetlenen işlemsel akışı tamamlayıcı niteliktedir. Bu iki şekil arasındaki temel fark, odaklandıkları alanlardadır: Şekil 2.3, mikro kod uygulamasının getirdiği kısıtlamalara odaklanarak işlem sırasını ve uygulanan mantığı gösterirken; Şekil 2.4, donanım-tabanlı sınırlamalara odaklanmakta ve tasarımın bu kısıtlamalara nasıl uyum sağladığını



Şekil 2.4: Loihi 2 üzerinde Izhikevich nöronunun ayrık hesaplamasına ait akış diyagramı. Her hesaplama bloğu sınırlı sayıda komut çalıştırır ve tek bir *Cx State*'e erişir. Hesaplama blokları sırasıyla, Comp. Blk 1'den 8'e kadar ardışık olarak yürütülür. Yeşil kutulardaki değişkenler *Cx State* içerisinde saklanır, mavi kutular kaydedici (register) tahsisini temsil eder ve turuncu kutulardaki değişkenler sabitlerdir. Aynı sabit değer, belirli bir nöron grubundaki tüm nöronlar tarafından kullanılır. (Uludağ ve diğ. 2024).

göstermektedir. Şekil 2.4'de, mikro kod komutları ayrık hesaplama blokları içinde yürütülmektedir ve her blok yalnızca bir *CX State*'e erişim hakkına sahiptir. Sekiz hesaplama bloğu tarafından kullanılan tüm gerekli değişkenleri barındırmak amacıyla toplam üç *CX State* tahsis edilmiştir. Sınırlı durum erişim kısıtını aşmak için, duruma ilişkin veriler gerektiğinde geçici olarak kaydedici (register) içinde saklanır. Bu yaklaşım, farklı hesaplama blokları arasında veri aktarımını mümkün kılar. Özellikle, Şekil 2.4'deki hesaplama blokları 4 ve 7, büyük ölçüde bu tür veri aktarımını sağlamak amacıyla işlev görmektedir: *CX State* 0'daki *a* ve *b* değişkenleri register'a kopyalanır ve ardından hesaplama bloğu 5'te kullanılır; benzer şekilde, *CX State* 1'deki *c* ve *d* değişkenleri register'a kopyalanır ve hesaplama bloğu 8'de kullanılarak gerekli bilgilerin gerektiği yerde ve zamanda hazır bulunması sağlanır.

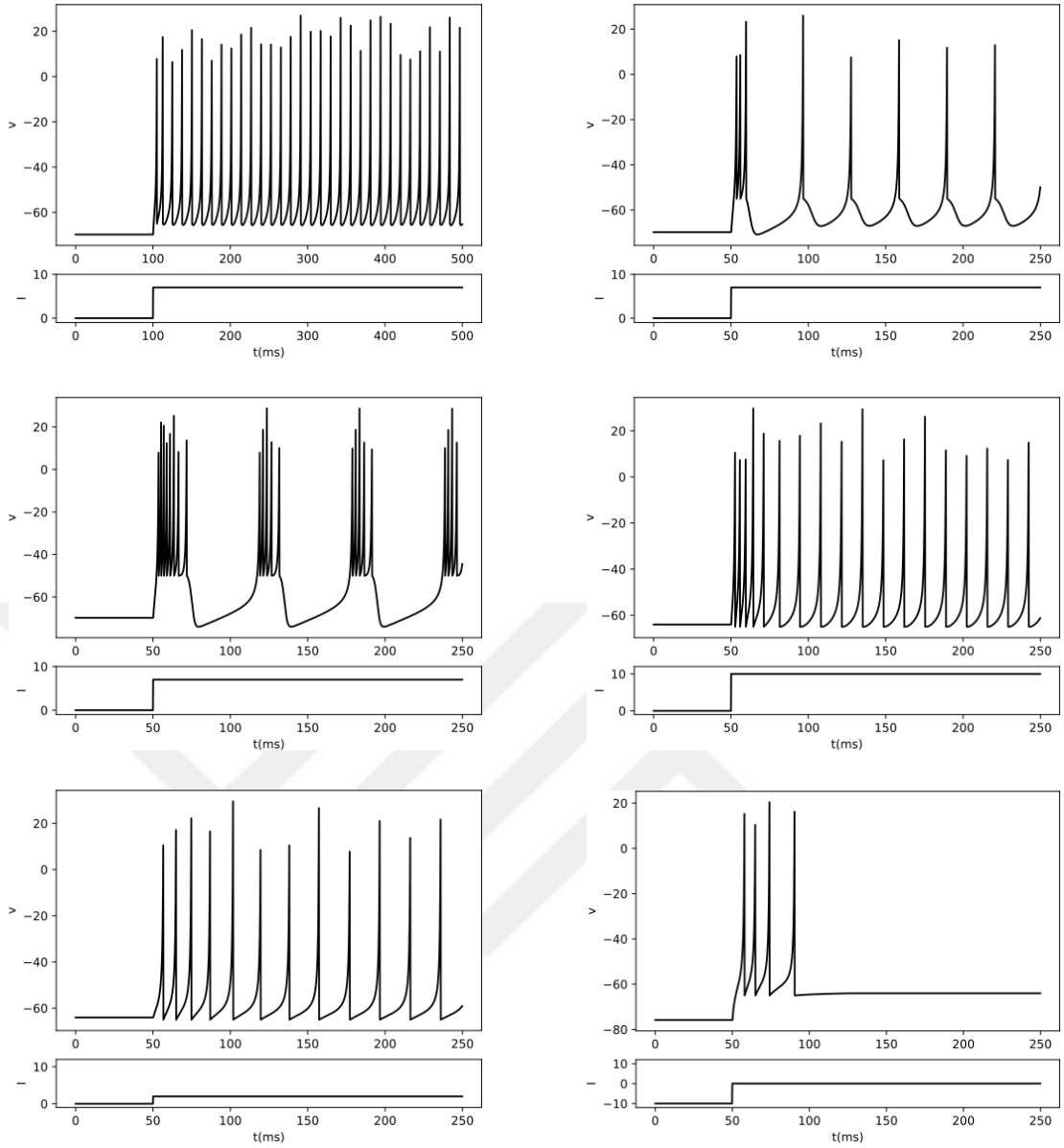
Blok diyagramındaki anahtar bileşenlerden biri, Şekil 2.4'de gösterilen *Dendrite Accumulator* (DA)'dır. Her bir zaman adımında DA, presinaptik nöronların ateşlemelerinin ağırlıklı toplamını alır. Bu işlem, Denklem 2.7'deki $\sum(w_{ij}\delta(t-t_f^{(i)}))$ terimine karşılık gelmekte olup, sinaptik girdinin nöron üzerindeki etkisini etkili

bir şekilde karşılar. DA'da işlenenler dışındaki tüm değişkenlerde, veri temsili 12 bit'lik bir kesir (fraction) verisine sahiptir. Bu hesaplamalardaki hassasiyetin ve tutarlılığın korunması amacıyla DA çıktısındaki kesirli bit sayısı, sinaptik ağırlıklar için kullanılan kesirli bit sayısı ile eşlenmiştir. Loihi 2'de sinaptik ağırlıklar 8 bit ile temsil edilmektedir. Bu 8 bitlik sınır içinde ağırlıkların dinamik aralığını ve hassasiyetini optimize edebilmek için, bu bitlerin dört tanesi kesirli kısmı temsil etmek üzere ayrılmıştır. Dolayısıyla DA da sinaptik girdinin nöronun durumu ile doğru şekilde entegre edilmesini sağlamak amacıyla kesirli kısım için dört bit kullanır. Voltajı temsil eden değişken (v), kesirli kısım için 12 bit kullanır. Bu nedenle DA çıktısı bu formatla uyumlu olacak şekilde sekiz bit sola kaydırılır. Ayrıca, sabit akım girdisi (I_{const}), istenen hassasiyet düzeyine ulaşmak için 10 kesirli bit ile tanımlanmıştır. Kesirli gösterimlerin tutarlılığını sağlamak amacıyla I_{const} iki bit sola kaydırılır. Bu ayarlama, sistemdeki farklı değişkenler arasında kesirli kısmın temsili açısından birlik sağlamak açısından kritik öneme sahiptir.

2.3.1 Donanımsal gerçeklemenin doğruluk ve duyarlılık analizi

Izhikevich nöron modelinin Loihi 2 üzerinde uygulanmasının ardından, modelin çeşitli ateşleme örüntülerini üretebilme yeteneğini değerlendirmek için testler yapıldı. Şekil 2.5'de gösterildiği gibi, sonuçlar, her biri farklı parametre değerleri ile yapılandırılmış nöronların Loihi 2 platformunda düzenli ateşleme, hızlı ateşleme, çatırdama, düşük eşikli ateşleme, tonik ve geriden yansıma dahil olmak üzere geniş bir ateşleme örüntü yelpazesini sergileyebileceğini göstermektedir.

Ateşleme davranışlarının bu çeşitliliği, (Izhikevich, 2003)'da bildirilen bulgularla tutarlıdır; bu da Loihi 2'deki gerçeklemenin Izhikevich modelinin hücre aktivitesinin karmaşık dinamiklerini doğru bir şekilde yakaladığını gösterir. Bu kadar geniş bir nöral davranış spektrumunu benzetim yeteneği, beyin benzeri bilgi işlem sistemlerinin incelenmesi için çok önemlidir. Bu şekilde, Loihi 2 çipinin mikro-kodlu özel nöron modellerini kullanarak biyolojik nöronların işlevlerini taklit etmedeki esnekliği ve hesaplama gücü de ortaya konmuştur.



Şekil 2.5: Loihi 2’de çalışan Izhikevich nöron modelinin gösterdiği farklı ateşleme davranışları. Yukarıda: Hızlı ateşleme, kendiliğinden patlayan. Orta: çatırdayan, düşük eşikli ateşleme. aşağı : tonik, geriden yansıma (talamo-kortikal) ateşleme (Uludağ ve diğ. 2024).

Ayrıca sayı gösteriminin (sabit nokta ya da kayan noktalı temsil), özellikle Loihi 2’de gerçekleşmesinde, Izhikevich nöron benzetiminin doğruluğu üzerindeki etkisini değerlendirmek için bir duyarlılık analizi gerçekleştirildi. Bu, modelin Loihi 2’de çalışırken davranışını, bir CPU üzerinde çalışırken benzetimiyle karşılaştırmayı içermektedir. Bu tür karşılaştırmalı analizler, önceki çalışmalarda vurgulandığı gibi

nöron modellerini doğrulamak için önemlidir (Dey & Dimitrov, 2023; Gerkin ve diğ. 2019; Gutzen ve diğ. 2018; Trensch ve diğ. 2018).

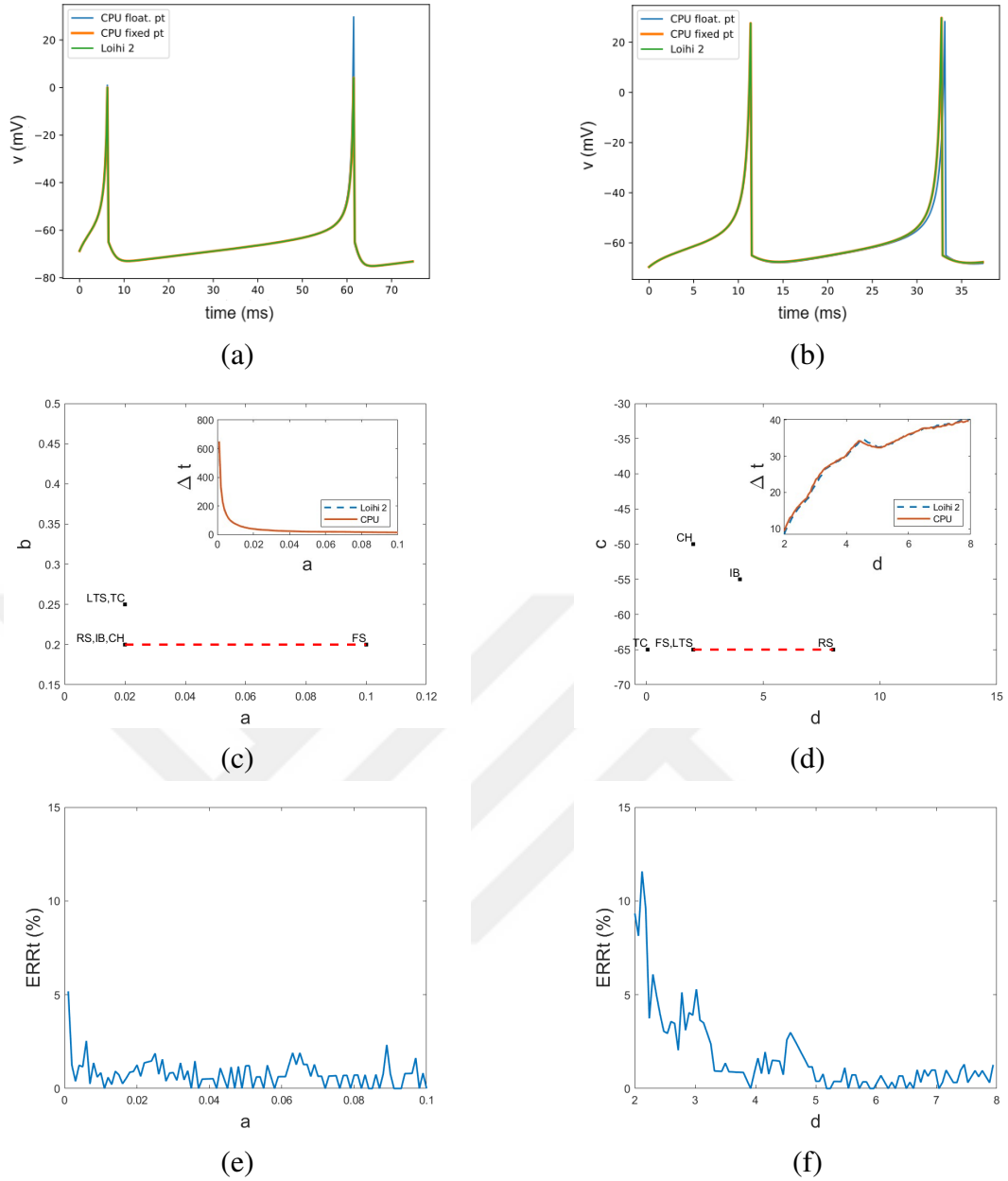
Dey ve Dimitrov (2023), nokta model gerçeklemelerinin parametre değişimlerine karşı duyarlılığına odaklanmış ve değerlendirme için zar potansiyelindeki sapmalara dayanan bir maliyet fonksiyonu kullanmışlardır. Ancak, küçük zamanlama sapmalarının bile ateşleme zamanlamasında önemli farklara yol açabilme olasılığı nedeniyle, biz doğruluğu analiz etmek için *ERRt* adı verilen bir yöntem tercih ettik. Bu yöntem, özgün CPU-tabanlı model ile nöromorfik donanım uygulaması (bizim durumumuzda Loihi 2) arasında ateşleme zamanlamasındaki değişim oranını ölçerek doğruluğu nicelendirir. Ölçüm, ardışıl nöron ateşlemeleri arasındaki zaman farkına göre normalize edilir (Heidarpour ve diğ. 2016; Heidarpour ve diğ. 2019).

ERRt değerini hesaplamak için öncelikle her iki simülasyonda da ilk ateşlemeler hizalanır; bu işlem Şekil 2.6(A-B)'de gösterilmiştir. Daha sonra doğruluk, her bir benzetimdeki ikinci ateşlemeler arasındaki zaman farkının, bir nöronun ardışık iki ateşlemesi arasındaki zamana oranı alınarak belirlenir. Bu ölçüm, farklı sayı temsilleri altında nöral spike davranışını taklit etme açısından modelin doğruluğunu değerlendirmek için uygun bir yöntem sunar.

$$ERRt = \left| \frac{\Delta t_x - \Delta t_{fl}}{\Delta t_{fl}} \right| \times 100 \quad (2.8)$$
$$\Delta t_x = t_{s2}^{(x)} - t_{s1}^{(x)}$$

Denklem (2.8)'de, $t_{s1}^{(x)}$ ve $t_{s2}^{(x)}$ sırasıyla platform x (burada x CPU veya Loihi 2 olabilir) üzerinde benzetimi gerçekleştirilen bir nöronun birinci ve ikinci ateşleme zamanlarını temsil eder. Δt_x bu iki ateşleme arasındaki zaman farkını gösterir. Öte yandan, kayan noktalı (floating-point) simülasyondan elde edilen zaman aralığı (Δt_{fl}) ise referans (karşılaştırma) olarak kullanılır.

Şekil 2.6(a-b)'de gösterildiği üzere, düzenli ateşleme (RS) ve hızlı ateşleme (FS) davranışlarını incelemek üzere iki ayrı analiz gerçekleştirdik. Her analiz için elde edilen *ERRt* değerleri Tablo 2.2'de sunulmuştur. RS davranışı için, kayan noktalı, sabit noktalı CPU ve sabit noktalı Loihi 2 uygulamaları arasındaki ateşleme zamanlamaları



Şekil 2.6: CPU donanımındaki kayan ve sabit noktalı temsil ile Loihi donanımına ait düzenli ateşleme (a) ve hızlı ateşleme (b) davranışları gösterilmiştir. Parametreye bağlı ERR_t analizi için (b, c) parametreleri sabit iken, (a, d) parametreleri RS ve FS davranışları arasında çeşitlenecek şekilde kırmızı çizgili doğrular üzerinde değiştirilmiştir (c-d). (c) ve (d) grafiklerindeki içsel şekiller parametreye bağlı ateşleme aralıklarının iki gerçekleştirilmede tutarlı biçimde değişimini göstermektedir. ERR_t değerinin a, d parametrelerine bağlı değişimi sırasıyla (e) ve (f) şekillerinde verilmiştir. (Uludağ ve diğ. 2024).

birebir örtüşmektedir. Ancak, FS davranışı için kayan noktalı uygulama ile diğerleri arasında farklılıklar gözlemlenmiştir. Ancak, sabit noktalı CPU ve Loihi 2 üzerindeki

uygulamalar tutarlı sonuçlar vermiştir; bu durum, Loihi 2 üzerinde gerçekleştirilen nöromorfik simülasyon sonuçlarının güvenilirliğini doğrulamaktadır.

Çizelge 2.2: Sabit noktalı ve kayan noktalı model gerçeklemeleri için *ERRt* doğruluk analizi.

	düzenli ateşleme	hızlı ateşleme
CPU kayan-nokta vs CPU sabit-nokta	%0	%1.724
CPU kayan-nokta vs Loihi 2 sabit-nokta	%0	%1.724

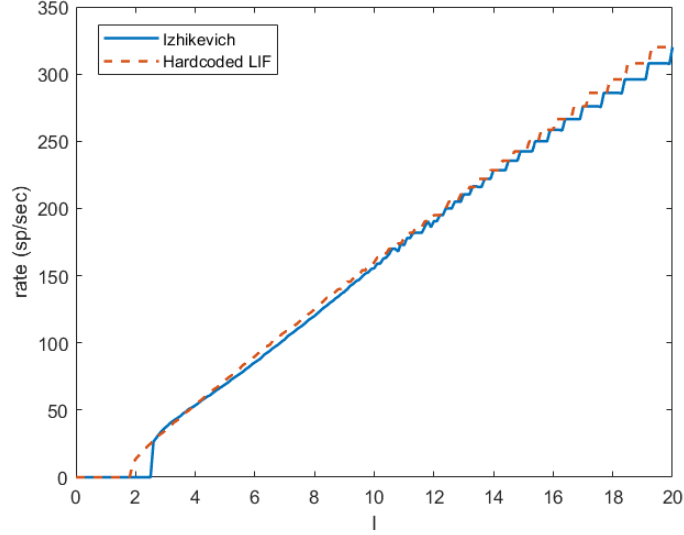
Ayrıca, Dey ve Dimitrov (2023) çalışmasında bildirilen bulgulara benzer şekilde, Loihi 2 üzerindeki uygulamanın doğruluğu, belirli model parametrelerine bağlılık göstermektedir. *ERRt* metriği bilgilendirici olsa da, patlamalı (bursting) ve çatırdayan (chattering) ateşleme örüntülerini değerlendirmek için tamamen güvenilir olmayabilir. Bu yüzden, RS ve FS arasındaki davranış skalası üzerinde analizi gerçekleştirmek üzere b ve c parametreleri sabit iken yalnızca a ve d değiştirilmiş ve her birim parametre versiyonu için ERRT hesaplanmıştır (Şekil 2.6(c-d)).

Şekil 2.6(e-f)’de gösterilen daha ileri analiz, hatanın tüm parametre ayarlarında %12’nin altında kaldığını ortaya koymaktadır. *ERRt* metriğinin, yüksek frekanslı ateşlemelerde ateşleme zamanları arası kısaldığından daha yüksek değerler vermeye meyilli olduğu fark edilmektedir. Dolayısıyla, özellikle d parametresinin düşük değerlerinde hatanın yükseldiği görülmektedir.

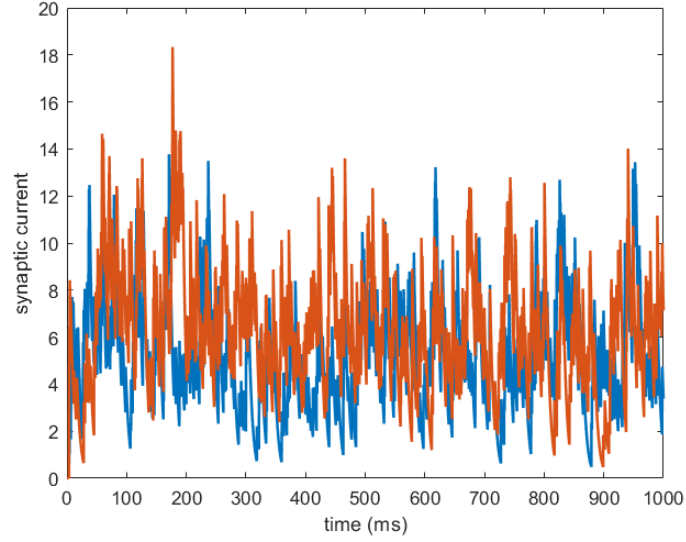
2.4 Izhikevich ve Loihi Donanımsal LIF Nöron Modellerinin Karşılaştırılması

Loihi 2 üzerindeki Izhikevich nöron modelinin performansını, Loihi 2’de donanımsal olarak hazır bulunan LIF nöronları ile karşılaştırarak analiz ettik. Bu karşılaştırma, güç tüketimi, hesaplama hızı ve kaynak kullanımı (kullanılan nöroçekirdek sayısı vb.) gibi temel performans metriklerine dayanmaktadır. Bu analizi gerçekleştirmek için, farklı nöron modelleri içeren, ancak aynı sayıda nörondan oluşan iki sinir ağı oluşturduk.

Adil bir karşılaştırma sağlamak adına, öncelikle Izhikevich modelinin parametreleri $a = 0.12, b = 0.22; c = -65, d = 2$ şeklinde ayarlanarak LIF nöronlarının ateşleme davranışı taklit edilmeye çalışılmıştır. Buna karşılık, LIF modelinin parametreleri de Izhikevich nöronunun Frekans-Akım (F-I) karakteristiklerini eşleştirmek amacıyla



(a)



(b)

Şekil 2.7: (a) Düzenli ateşleme üreten Izhikevich ve LIF nöronlarının Frekans-Akım (F-I) karakteristikleri (b) ikinci katmandan rastgele seçilmiş LIF ve Izhikevich nöronlarının presinaptik akım karşılaştırması (Uludağ ve diğ. 2024).

sinaptik zaman sabiti $\tau = 30\text{ ms}$ ve eşik voltajı $v_t = 55\text{ mV}$ olacak şekilde ayarlanmıştır. Her iki yapıda da sinaptik zaman sabiti $\tau_{syn} = 6\text{ ms}$ alınmıştır.

Her bir benzetim, iki katmandan oluşan ağı kapsamaktadır: ilk katman, 10 sp/s ateşleme frekansına sahip 200 Poisson ateşleme üretici içerirken; ikinci katman, bir ağda 50.000 LIF nöronu ve diğerinde 50.000 Izhikevich nöronu içermektedir. İkinci katmandaki nöronlar, $p = 0.25$ olasılığı ile bağlanmıştır ve sinaptik ağırlıklar

(1,3) aralığında uniform olarak dağılmıştır. Bu yapı, Şekil 2.7(a)'da gösterildiği üzere yaklaşık 90 sp/s 'lik bir ateşleme oranı ve Şekil 2.7(b)'de gösterildiği üzere ikinci katmandaki spike üreticilerinden toplam ortalama 6 birimlik giriş akımı ile sonuçlanmaktadır.

100.000 adımlık bir simülasyon sonucunda ($\Delta t = 1/8 \text{ ms}$), Izhikevich nöronlarına dayalı ağ, LIF nöronlarına dayalı ağa kıyasla daha düşük dinamik güç tüketimi göstermiştir. Ancak, Izhikevich modelinin simülasyon süresi önemli ölçüde daha uzundur (LIF modeline göre yaklaşık 9.25 kat daha fazla), bu da aynı adım sayısı için toplam enerji tüketiminin yaklaşık 9 kat daha fazla olmasına neden olmuştur.

Loihi 2 üzerinde Izhikevich ve LIF nöron modelleri arasındaki daha ileri düzeydeki karşılaştırma, modellerin donanım kaynakları üzerindeki taleplerini, özellikle kullanılan nöroçekirdek (neurocore) sayılarını incelemektedir. Izhikevich nöron modelini kullanan ağ, LIF modelini kullanan ağa kıyasla 1.5 kat daha fazla nöroçekirdek gerektirmektedir. Nöroçekirdek kullanımındaki bu artış, Izhikevich modelinin uygulanması için daha fazla $Cx \text{ State}$ gerektiren yapısal karmaşıklığından kaynaklanmaktadır (Uludağ ve diğ. 2023). Loihi 2 üzerinde Izhikevich ve LIF nöronlarını kullanan ağların genel karşılaştırması Tablo 2.3'te sunulmuştur.

Çizelge 2.3: Donanımsal LIF ve Izhikevich gerçeklemelerinden oluşan ağların performans analizi.

	Donanımsal LIF	Izhikevich
Statik Güç (W)	1.911 ± 0.058	1.897 ± 0.024
Dinamik Güç (W)	0.589 ± 0.054	0.466 ± 0.021
Toplam Güç (W)	2.500 ± 0.011	2.359 ± 0.019
Zaman Adım için Ort.		
Benzetim Süresi (us)	6.25 ± 0.008	57.958 ± 0.076
Nöroçekirdek Sayısı	49	74

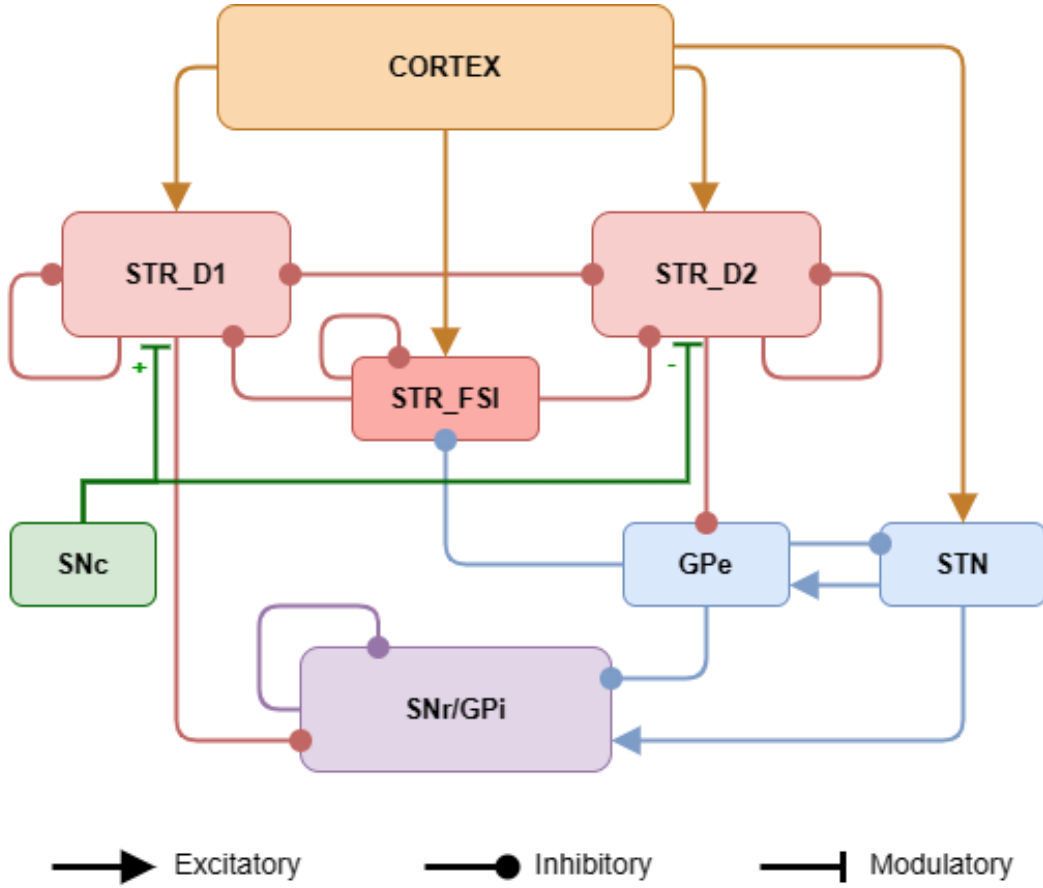
Daha yüksek enerji tüketimine rağmen, Izhikevich modelinin karmaşık sinirsel davranışları taklit edebilme kapasitesi, nöronal dinamiklerin karmaşıklığı ve zenginliğinin kritik olduğu belirli uygulamalar için önemini ortaya koymaktadır. Bu nedenle, enerji açısından verimli olan LIF modeli ile davranışsal olarak daha çeşitli olan Izhikevich modeli arasındaki seçim, ilgili uygulamanın özgün ihtiyaç ve hedeflerine bağlıdır.

Önceki çalışmalar, Izhikevich modelinin dinamik davranışından yararlanmanın çeşitli öğrenme paradigmalarını destekleme (Izhikevich, 2007b; Piette ve diğ. 2020) ve sinir ağlarının bilgi kodlama yeteneklerini artırma (Izhikevich ve diğ. 2003a; Tokuda ve diğ. 2013) açısından önemli avantajlar sunduğunu vurgulamaktadır. Bu tür avantajlar, yüksek derecede sinirsel benzetim doğruluğu ve karmaşıklığı gerektiren uygulamalarda kritik öneme sahiptir. Bu bağlamda, çalışmamızda Izhikevich modeli, bazal gangliyon ağı benzetiminde kullanılarak nöral dinamikleri doğru şekilde temsil etme yeteneğinden yararlanılmıştır. Bu benzetim özellikle, bir Git/Girme (Go/No-Go) görevi aracılığıyla aksiyon seçimi süreçlerindeki bazal gangliyonların rolünü göstermeye odaklanmaktadır. Uygulama, Izhikevich nöronlarının dopamin duyarlılığını kullanarak bazal gangliyonların işlevselliğini modellemektedir; bu özellik, motor kontrol için de kritik bir unsurdur. Dopamin duyarlılığının bu rolü ve bazal gangliyon benzetimindeki uygulaması bir sonraki bölümde ayrıntılı olarak açıklanmaktadır.

2.5 Bazal Ganglia Devresi ve Go/No-Go Görevinin Benzetimi

Bazal Gangliyonlar (BG), orta beynin üst bölgesi ile ön beynin alt kısmı arasında yer alan, çekirdeklerden oluşan karmaşık bir yapıdır. Bu yapı, başta korteks olmak üzere birçok beyin bölgesinden gelen çok sayıda aferent (gelen) bağlantı alır. Köken ve hedef bölgelerine göre sınıflandırılan, BG boyunca uzanan farklı paralel döngüler, motor kontrol ve öğrenme, göz hareketleri ile çeşitli limbik ve bilişsel davranışlarda görev almaktadır (Alexander & Crutcher, 1990b). Bu döngülerin kaynak ve hedef alanları farklılık gösterse de, BG'nin çeşitli giriş ve çıkış çekirdeklerinden geçerken ortak bir yapısal ve algoritmik çerçeveyi paylaşırlar. Şekil 2.8, kortiko-bazal gangliyon ağı içindeki başlıca yolları ve ağ içindeki bağlantıları göstermektedir.

Bazal Gangliyonlar (BG), beynin hareket kontrolü ve karar verme süreçlerinde temel bir rol üstlenen, kortikal ve subkortikal yapılarla yoğun biçimde bağlantılı bir çekirdekler topluluğudur. BG'nin başlıca giriş bölgesi olan striatum, iki temel yolak üzerinden bilgi aktarımını sağlar: doğrudan yolak (direct pathway) ve dolaylı yolak (indirect pathway). Doğrudan yolak, hareket başlatmayı kolaylaştıran sinyalleri BG'nin çıkış çekirdeklerine ileterek eylemin gerçekleşmesini teşvik eder. Buna



Şekil 2.8: Kortiko-bazal gangliyon devresinin diyagramı. STR-D1: Doğrudan striatum yolak nöronu, STR-D2: Dolaylı striatum yolak nöronu, STR-FSI: Striatum hızlı ateşleyen (fast-spiking) nöron, STN: Subtalamik çekirdek, GPe: Dış globus pallidus, SNc: Substantia nigra pars compacta, SNr/GPi: Substantia nigra pars reticulata / İç globus pallidus. (Uludağ ve diğ. 2024).

karşılık dolaylı yolak, istemsiz veya uygunsuz eylemleri baskılayan inhibitör sinyaller aracılığıyla hareketi engeller. BG ayrıca, striatumu atlayarak doğrudan subtalamik çekirdeğe (STN) sinyal ileten hiperdoğrudan yolak (hyperdirect pathway) aracılığıyla hızlı hareket baskılamasında kritik bir rol oynar. Bu üç paralel yolak, yapısal olarak farklı olsalar da, eylem seçimi ve bastırılması süreçlerinde işlevsel olarak bütünleşik bir sistem oluştururlar (Alexander & Crutcher, 1990b).

BG'nin bu çok yönlü organizasyonu, rekabet hâlindeki eylemler arasında seçim yapma gibi karmaşık karar verme süreçlerinin temelini oluşturur. Özellikle *lateral inhibisyon* mekanizması, bir eylemin seçilmesiyle birlikte alternatif seçeneklerin baskılanmasını sağlayarak karar vermeyi optimize eder. Bu bağlamda, *Go/No-Go* görevi, BG'nin karar verme ve inhibisyon süreçlerini modellemek için sıkça kullanılan bir testir. Bu

görev, bireyin bir tepkiyi bastırarak yeni bir uyarana uygun alternatif bir eylemi seçip gerçekleştirmesini gerektirir. Dolayısıyla, doğrudan ve dolaylı yollar arasındaki denge, bu görevde "Git" (Go) ve "Gitme" (No-Go) kararlarının alınmasında belirleyici olmaktadır.

Bu çalışmada, BG'nin doğrudan ve dolaylı yollar arasındaki etkileşim üzerine kurulu bir hesaplamalı model geliştirilmiştir. Model, Go/No-Go görevinin nöromorfik donanım platformlarından Loihi 2 üzerinde benzetimini amaçlamaktadır. Bu yaklaşım, yalnızca BG'nin bilişsel işlevlerini donanımsal düzeyde taklit etme potansiyelini ortaya koymakla kalmaz; aynı zamanda biyolojik sistemlerde gözlenen karmaşık karar verme mekanizmalarının yapay sistemlerde yeniden üretilebileceğini göstermesi bakımından da önemli bir adımdır.

Donanımda tercih edilen Izhikevich nöron modeli, daha fazla hesaplama gücü gerektiren karmaşık modellere kıyasla pratik bir alternatif sunar. Göreli olarak basit bir matematiksel formülasyonla geniş bir nöronal dinamik yelpazesini taklit edebilen bu modelin esnekliğinden yararlanarak, BG'nin temel işlevlerini etkili bir biçimde simüle edebiliriz. Bu şekilde sadeleştirilmiş bir model, BG ile ilişkili görevlerin ve işlevlerin araştırılmasını mümkün kılarak, eylem seçimi ve hareket kontrolünün temel mekanizmalarına dair değerli içgörüler sunar.

2.5.1 BG ağının Loihi 2 donanımında gerçekleştirilmesi

Loihi 2 üzerinde BG ağının benzetim ayrıntıları—nöron parametreleri, sayıları ve bağlantılar da dahil olmak üzere—Tablo 2.4 ve Tablo 2.5'da sunulmuştur. Bu özellikler, güç tüketiminin karşılaştırılmasını kolaylaştırmak amacıyla Sen-Bhattacharya ve diğ. (2018) çalışmasında bildirilen konfigürasyonlarla uyumlu bir şekilde belirlenmiştir. Ağ içerisindeki farklı nöron gruplarında bazal aktiviteyi sağlamak için, ilgili literatürdeki yöntemler izlenerek sabit bir akım I_{const} uygulanmıştır (Sen-Bhattacharya ve diğ. 2018; Thibeault & Srinivasa, 2013). Buna ek olarak, dopamin duyarlılığını modellemek amacıyla bir β parametresi tanımlanmıştır. Bu parametre, özellikle striatum nöronlarını etkileyerek dopaminin ağ içindeki seçici etkisini yansıtır.

Çizelge 2.4: BG devresi için Izhikevich nöron model parametreleri (Uludağ ve diğ. 2024).

Group	a	b	c	d	I_{const}	β
STR_D1	0.02	0.2	-65	8	-3.5	0.6
STR_D2	0.02	0.2	-65	8	-3.5	-0.6
STR_FSI	0.1	0.2	-65	2	-3.5	0
GPe	0.1	0.585	-65	4	7	0
STN	0.005	0.265	-65	2	5	0
GPe/SNr	0.005	0.32	-65	2	12	0

Çizelge 2.5: BG devresine ait bağlantısallık parametreleri (Uludağ ve diğ. 2024).

Presin. Grup	#Nöron	Postsin. Grup	Ağırlık	Bağ. olasılığı
STR_D1	1255	STR_D1	-0.982	0.1
		STR_D2	-0.982	0.1
		GPe/SNr	-1.500	0.15
STR_D2	1255	STR_D1	-0.982	0.1
		STR_D2	-0.982	0.1
		GPe	-1.000	0.15
STR_FSI	84	STR_D1	-0.982	0.1
		STR_D2	-0.982	0.1
		STR_FSI	-0.982	0.1
GPe	46	STR_FSI	-1.429	0.05
		GPe	-1.429	0.25
		STN	-1.429	0.25
		GPe/SNr	-1.000	0.25
STN	14	GPe	1.000	0.5
		GPe/SNr	1.000	0.5
GPe/SNr	27	GPe/SNr	-1.000	0.25

BG'ye kortikal girdinin simülasyonu, Poisson Ateşleme Üretici (PSG) aracılığıyla gerçekleştirilmiştir. Bu üretici, mikro kodlama için Loihi'nin nöroçekirdeklerinde bulunan rastgele kayıtları kullanmaktadır. İlgili parametreler, Tablo 2.6'da ayrıntılı olarak verilmiştir. SNc (Substantia Nigra pars compacta) açıkça modellenmediğinden, ağ üzerindeki dopamin etkisi, nöron modeli içinde tanımlanan Δdop değişkeniyle soyut bir şekilde temsil edilmektedir (Denklem 2.4). Δdop , Go/No-Go görevinde dopaminin rolünü göstermek açısından kritik öneme sahiptir. Farklı dopamin düzeyleri, Δdop değerleriyle temsil edilmiştir: 0 (bazal düzey), -1 (düşük dopamin düzeyi) ve +1 (yüksek dopamin düzeyi).

Çizelge 2.6: PSG grupları ve bağlantısalılık parametreleri (Uludağ ve diğ. 2024).

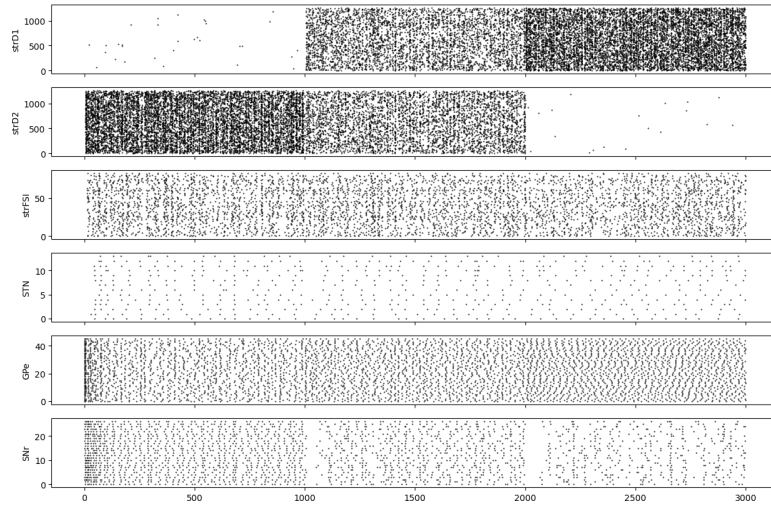
Presyn. Group	#Neuron	Postsyn. Group	Weight	Conn. Prob.	Freq. (Hz)
G_Ctx1	300	STR_D1	5	0.05	10
		STR_D2	5	0.05	
		STR_FSI	2.5	0.15	
G_Ctx2	2	STN	6	0.2	7

2.5.2 Benzetime ait platformlar-arası karşılaştırma

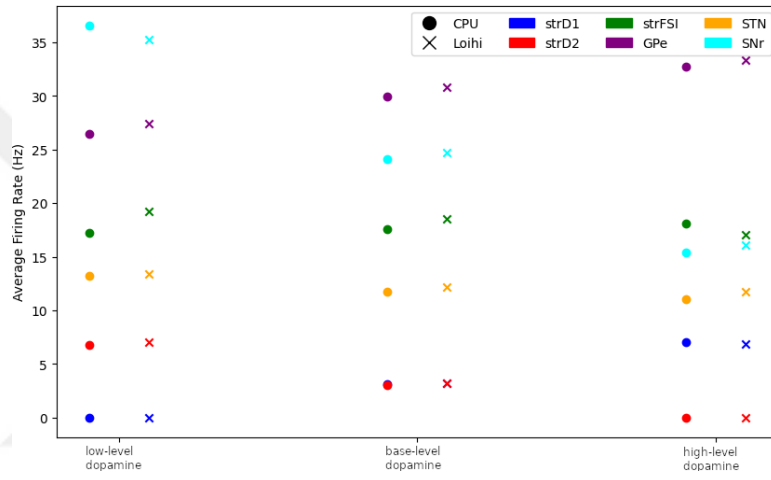
Biyolojik olarak gerçekçi davranışlar sergileyen SNN'lerin (Spiking Neural Networks) geliştirilmesini desteklemek amacıyla, Lava adlı bir yazılım çerçevesi tanıtılmıştır ("Lava: A software framework for neuromorphic computing", 2021). Bu SNN'ler, yalnızca nöromorfik donanım platformlarına değil, aynı zamanda sıradan CPU ve GPU'lar üzerinde de simülasyon için uyarlanabilmektedir. Bu çalışmada, Bazal Gangliyon (BG) ağını modelleyen bir SNN oluşturmak için Lava platformu kullanılmış ve hedef donanım olarak Loihi 2 belirlenmiştir. Ayrıca, modelin farklı koşullar altındaki doğruluğunu teyit etmek amacıyla, BG ağının benzetimi Lava üzerinden bir CPU üzerinde de gerçekleştirilmiş; özellikle farklı dopamin düzeylerindeki performans karşılaştırmalarına odaklanılmıştır. Tüm ölçümler, tek soketli bir Loihi 2 çipi içeren Oheo Gulch sistemi kullanılarak elde edilmiştir.

BG ağının davranışı, üç farklı dopamin koşulu altında analiz edilmiştir: bazal düzey, düşük düzey ve yüksek düzey dopamin. Ağın kortikal girdisi sabit tutulurken, dopamin düzeyleri yalnızca striatum nöronlarına uygulanarak bu değişkenin ağ aktivitesi üzerindeki etkileri gözlemlenmiştir.

Şekil 2.9(a), BG'nin giriş (ör. STR_D1, STR_D2, strFSI), iç (ör. GPe, STN) ve çıkış (ör. GPi/SNr) çekirdeklerinin düşük, bazal ve yüksek dopamin düzeyleri altındaki aktivite desenlerini 1000 ms'lik bir simülasyon süresi boyunca göstermektedir. Sonuçlar, özellikle striatumdaki D1-tip reseptörlerin uyarılmasıyla birlikte, yüksek dopamin düzeylerinin SNr'deki inhibitör aktiviteyi azalttığını ve bunun da eylem seçimini kolaylaştırdığını ortaya koymaktadır. Buna karşılık, düşük dopamin düzeyleri ise dolaylı yolun (indirect pathway) aktivitesini artırırken,



(a)



(b)

Şekil 2.9: (a) Loihi 2 üzerinde üç farklı dopamin düzeyi (düşük, bazal ve yüksek) altında striatum'daki nöron gruplarının (MSN D1, D2 ve str_FSI), GPe, STN ve GPi/SNr bölgelerinin aktivitesini gösteren raster grafikleri sunulmaktadır. (b) Loihi 2 ve CPU üzerindeki simülasyonlarda, farklı dopamin düzeylerine karşılık gelen nöron gruplarının ortalama ateşleme frekanslarının (firing rate) birbiriyle tutarlı şekilde değiştiğini göstermektedir. (Uludağ ve diğ. 2024).

doğrudan yolun (direct pathway) baskılanmasına neden olarak eylemin tamamen engellenmesiyle sonuçlanmaktadır. Bu dinamik, BG ağının Go/No-Go görevi bağlamındaki işlevselliğini göstermekte; ağın dopamin düzeylerine bağlı olarak eylem seçimi ve inhibisyonundaki rolünü açıkça ortaya koymaktadır.

Şekil 2.9(b), CPU ve Loihi 2 üzerindeki BG ağı simülasyon sonuçlarının karşılaştırmasını göstermekte ve her bir nöral yapının ortalama ateşleme frekanslarına odaklanmaktadır. Bulgular, her iki platformda da büyük ölçüde tutarlıdır; ancak, düşük

dopamin koşullarında GPe ve SNr yapılarında simülasyonun başlangıcındaki yüksek senkronize aktiviteye bağlı olarak bazı farklar gözlemlenmiştir.

Loihi 2 üzerinde, BG ağı implementasyonu 32 nöroçekirdek kullanarak 8381 nöron ve 252,987 sinaps içermektedir. Bazal dopamin koşulunda, tek bir zaman adımı yaklaşık $8.5 \mu s$ 'de tamamlanmakta ve bu işlem yaklaşık $5.67 \mu J$ enerji tüketmektedir (bunun $1.52 \mu J$ 'i aktif enerjiye karşılık gelmektedir). Bu, $4.8e-05 \mu Js$ 'lik bir enerji-gecikme ürünü ile sonuçlanmakta ve Loihi 2'nin karmaşık sinir ağı görevlerini minimum enerji harcamasıyla benzetim verimliliğini vurgulamaktadır.





3. POPÜLASYON DİNAMİĞİNE DAYALI MOTOR KONTROL

Eylemin, daha spesifik olarak hareket üretim sürecinin, beynin işleyişini anlamada kritik bir rolü vardır. Uzun süre boyunca bu süreç, bilgilerin ayrı ve tekil birimler olarak işlev gören sinir hücreleri tarafından işlendiğini öne süren tek-nöron doktrini ile ele alınmıştır (Yuste, 2015). Motor korteks nöronlarının kuvvet, yön, hız gibi farklı hareket özelliklerini kodladığı veya temsil ettiği öne sürülmüştür (Evarts, 1968; Moran & Schwartz, 1999; Wang ve diğ. 2007). Ancak, motor sistemin işlevi hareketi temsil etmek değil, hareketi sağlayan örüntüleri üretmektir (Cisek, 2006). Ayrıca, motor korteks oldukça yoğun bir yinelemeli ağ yapısına sahiptir. Bu karmaşık ağda, bir nöron ancak kendisini uyaran veya baskılayan presinaptik nöronlara yanıt verebilir. Nöronların ateşleme oranları ile hareket kinematiği arasında yalnızca bir korelasyon olabilir, bu da nöronal ateşleme ile motor hareketin doğrudan temsil edildiği anlamına gelmez (Hatsopoulos ve diğ. 2010).

Bu çalışmada beynin hareketi nasıl ürettiği sorusuna alternatif bir yanıt olarak, temsile yönelik aktivite yerine popülasyon kodlamasını kullanan dinamik sistem yaklaşımı benimsenmektedir (Michaels ve diğ. 2016). Bu bakış açısı, bireysel nöronlardan ziyade, kontrol teorisinden faydalanılarak nöron popülasyonlarının kolektif dinamik davranışına odaklanmaktadır (Kao & Hennequin, 2019; Vyas ve diğ. 2020). Son yıllarda elde edilen deneysel bulgular da bu yaklaşımı desteklemektedir. Uzanma hareketi sırasında motor korteksin, sürece dahil olan nöron sayısından önemli ölçüde daha düşük boyutluluğa sahip rotasyonel dinamik aktiviteler sergilediği gözlemlenmiştir (Churchland ve diğ. 2012). Ayrıca hem kortikal aktivite hem de ortaya çıkan hareket, büyük ölçüde hareket başlangıcındaki ilk duruma bağlıdır. Bu ilk durum, hareketin gerçekleşmesinden önce ortaya çıkan ve hazırlık aktivitesi olarak adlandırılan kortikal yanıt tarafından belirlenir. Rhesus maymunlarıyla yapılan başka bir uzanma deneyi, hazırlık ve hareket dönemleri sırasında popülasyon aktivitelerinin farklı ortogonal alt uzaylarda yer aldığını ortaya koymuştur (Elsayed ve diğ. 2016).

Dolayısıyla, hazırlık sürecindeki kortikal aktivite doğrudan hareket üretmez; bunun yerine, hareket alt uzayındaki aktiviteyi etkiler. Son olarak, Amyotrofik Lateral Skleroz (ALS) tanısı konmuş bireyler üzerinde yapılan çalışmalar, insan motor korteksinde benzer dinamik yapıların varlığını ortaya çıkarmıştır (Pandarinath ve diğ. 2015).

Dinamik sistemlere dayalı teorik model, kortikal motor kontrol üzerine yapılan hesaplamalı modellerle de desteklenmiştir. Motor korteksi temsil eden yinelenen sinir ağı (RNN) tabanlı bir dinamik sistem modeli, basit girdilerle karmaşık elektromiyografi (EMG) örüntülerini üretmek üzere eğitilmiştir (Sussillo ve diğ. 2015). Başka bir çalışmada, motor korteksin bir modeli olarak optimal kontrol teorisiyle kurgulanan ve baskılayıcı nöron bağlantılarının optimizasyonu ile kararlı duruma getirilen bir RNN önerilmiştir (Hennequin ve diğ. 2014). Bu devre, başlangıç aşamasının ardından iç dinamikleriyle aktiviteyi geçici olarak güçlendirerek kortikal popülasyonun davranışını taklit etmektedir.

Motor korteksin, hareket aktivitesini bir yay mekanizmasına benzer şekilde ürettiği düşünülmektedir (Elsayed ve diğ. 2016). Hazırlık girdisi sona erdiğinde ve korteks serbest bırakıldığında, motor korteks başlangıç durumuna dönmeden önce geçici olarak yarı-ritmik bir aktivite sergiler. Özellikle uzanma deneylerinde, başlama işaretinin ardından hareket başlamadan hemen önce birincil ve premotor kortekslerde nöral aktivitenin ani bir artış gösterdiği gözlemlenmiştir (Churchland ve diğ. 2012; Elsayed ve diğ. 2016). Korteks ağının iç dinamiklerinin bu güçlenmeyi kendiliğinden oluşturduğunu öne süren hesaplamalı ve teorik çalışmalar bulunmaktadır (Hennequin ve diğ. 2014). Ancak, bu sürecin altında yatan yinelemeli yapılar henüz tam olarak aydınlatılamamıştır. Tamamen rastgele, baskılayıcı ve uyarıcı nöronların dengeli girdi sağladığı ağlarda, girdiden bağımsız nöral dalgalanmalar üretmek dahi mümkün değildir (Darshan ve diğ. 2017; Pyle & Rosenbaum, 2017; Van Vreeswijk & Sompolinsky, 1996). Güvenilir ve kararlı bir güçlenme için RNN'lerin eğitilmesi ve optimize edilmesi gerekmektedir (Hennequin ve diğ. 2014; Kao ve diğ. 2021).

Ayrıca, motor korteks motor davranış için temel nöral yapı olsa da, bazal ganglionlar da dahil olmak üzere diğer yapılar motor kontrolde önemli roller

üstlenmektedir. Ganglionlar, omurgalı evriminin erken aşamalarında ortaya çıkmıştır (Cisek, 2019; Grillner & Robertson, 2016). Motor kontrole, beyin sapı aracılığıyla inen motor yollar veya talamus üzerinden motor korteks aktivitesini etkileyerek katkıda bulunurlar (Doya, 2000). Özellikle striatumun dorsal kısmı, motor talamus aracılığıyla premotor ve birincil motor kortekse etkiyerek (Bosch-Bouju ve diğ. 2013), kortiko-bazal ganglion-talamokortikal döngü içinde kendiliğinden başlatılan hareketleri kolaylaştırmaktadır (Klaus ve diğ. 2019).

Dopamin üzerine yapılan araştırmalar da motor kontrol üzerine önemli içgörüler sunmaktadır. Striatum, motor kontrol bağlamında temel giriş çekirdeği olarak işlev görür ve uyarılabilirliği büyük ölçüde orta beyinden—özellikle substantia nigra pars compacta (SNc) tarafından salınan dopamin ile düzenlenir (Haber, 2014). Deneylerde, SNc dopaminerjik nöronlarının kendiliğinden başlatılan hareketlerin hemen öncesinde daha aktif olduğu ve hareketin icrasından ziyade başlatılmasında rol oynadığı yaygın olarak gözlemlenmiştir (Coddington & Dudman, 2019; Da Silva ve diğ. 2018; Klaus ve diğ. 2019). Ayrıca, dopaminerjik nöronların kaybıyla ortaya çıkan Parkinson hastalığının temel semptomlarından biri de hareketi başlatmada yaşanan zorluktur (Jankovic, 2008; Lalonde & Botez-Marquard, 1997).

Popülasyon dinamiği perspektifine dayanan önceki modellerden birinde, ganglionlar, hem hazırlık hem de icra motifleriyle ilişkili kortikal dinamikleri değiştirmek için talamusun bir bölümünü baskılayacak şekilde modellenmiştir (Logiaco ve diğ. 2021). Başka bir çalışmada ise, çekirdekler, hazırlık zaman pencerelerinde yalnızca talamik geri bildirimi açıp kapatan bir mekanizma olarak ele alınmıştır (Kao ve diğ. 2021). Burada, hareketin başlatılmasının, hazırlık aktivitesinin sonunda fazık dopamin artışı ile tetiklenen talamokortikal yolak üzerinden motor korteks aktivitesinin güçlendirilmesi yoluyla gerçekleştiği bir kortiko-çekirdek-talamus (CBGT) modeli öneriyoruz.

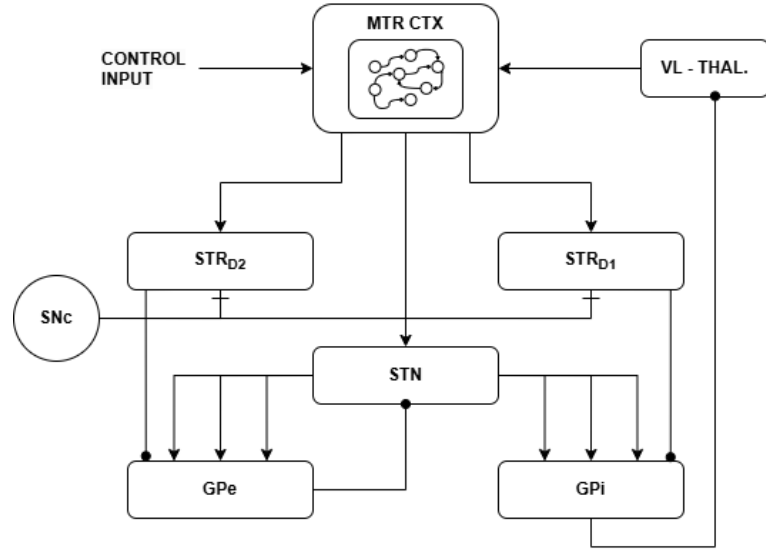
Çalışmada motor korteks, rotasyonel dinamikler sergileyebilen analitik olarak modellenmiş bir yinelen sinir ağıyla temsil edilmektedir. Dorsal gangliaonları hedef alan CBGT modeli, merkezden dışa doğru uzanma (center-out reaching task) görevine uygulanmıştır. Simülasyonlarda, hazırlık aktivitesi girdi olarak motor

kortekse dışarıdan uygulanmakta ve fazik dopamin sinyali, hareket işaretinden sonra striatuma iletilmektedir; bu da striatal birimlerin uyarılabilirliğini artırır. Sonuç olarak, korteksin hazırlık aktivitesi, ventrolateral motor talamusun (VL-THAL) disinhibisyonu ile kuvvetlendirilir. Böylece, ganglionlar hareket başlatılmasını kolaylaştırır. Modelde dopaminin kuvvetlenme üzerindeki etkisi, fazik dopamin salınımının farklı derecelerinde gösterilmiş ve kuvvetlenmenin kortikal RNN optimize edilmeden elde edilip edilemeyeceği test edilmiştir. Çalışmada popülasyon dinamiği temelli önceki modellerin aksine, ganglionlar, tek bir popülasyon olarak temsil edilmek yerine, farklı nöronal gruplarla modellenmektedir. Her ne kadar oransal (rate) nöral birimlerle soyut bir temsil kullanılsa da, bu model, globus pallidus'un dinamik örüntülerini ayrı olarak incelememize olanak tanımıştır. Ayrıca, STN'nin katkısı da diğer çekirdeklere yapılan projeksiyonlar engellenerek incelenmiştir.

Ağdaki tek ağırlık ayarı, modelin doğrusal çıkış matrisine uygulanmaktadır. Rezervuar ağ yaklaşımına benzer şekilde (Mannella & Baldassarre, 2015), CBGT modelinde, motor komut olarak korteksi temsil eden RNN birimlerini eklemlere yansıtmak için kullanılan doğrusal okuma (linear read-out) matrisi, iki eklemlilik kol modelinin uzanma davranışını taklit edip edemeyeceğini değerlendirmek amacıyla regresyon yöntemiyle ayarlanmıştır. Her ne kadar bu yöntem biyolojik gerçeklikten uzak olsa da alt motor birimlerin kasları kontrolü (Marshall ve diğ. 2022) araştırmanın kapsamı dışında olduğundan çalışmanın odak noktası açısından benzetimin biyolojik gerçekliğine zarar vermemektedir. Modelin performansı, kortikal ağın ganglionların etkisiyle ve etkisi olmadan farklı hazırlık zamanları ve bozulma seviyeleri altında karşılaştırılarak değerlendirilmiştir. Sonuçlar, ganglionların etkisiyle kortikal ağın daha sağlam (robust) bir kontrol sağladığını göstermektedir.

3.1 Frekans Dinamiğine Dayalı Ağ Modeli

Ağ modeli, çekirdekler, talamus ve motor korteks yapılarından oluşan bir döngü içermektedir (Şekil 3.1). Motor korteks, basit girdilere yanıt olarak geçici ritmik aktivite sergileyebilen yinelemeli bir ağ ile temsil edilmektedir. Ayrıca, çekirdekleri ve talamusu oluşturan her bir çekirdek, ayrı bir popülasyon olarak modellenmiştir. Popülasyon kodlaması bakış açısında bilginin popülasyonu oluşturan nöronların



Şekil 3.1: Kortiko-Ganglia-Talamus ağ modeli yapısı. Her popülasyon N nöral birimden oluşmaktadır. Motor korteks, yinelemeli bir ağ ile modellenirken, diğer tüm popülasyonlar ileri beslemeli (feedforward) bağlantılar ile birbirine bağlanmıştır. Çekirdekler, birbirleriyle birebir (one-to-one) bağlantılar kurmaktadır. Yalnızca subtalamik çekirdek (STN) nöronları, dış segment globus pallidus (GPe) ve iç segment globus pallidus (GPi) bölgelerine tümünden tüme (all-to-all) bağlantılar yapmaktadır.

ateşleme frekans uzayında izlediği yörünge dikkate alınmış ve motor kontrol, ateşleme frekans verisi ile ilişkilendirilmiştir (Churchland ve diğ. 2012; Gallego ve diğ. 2017; Vyas ve diğ. 2020). Bu yüzden, her popülasyon, ateşleme frekansına dayalı model ile ifade edilen N nöral birimden oluşmaktadır (Hennequin ve diğ. 2014; Mannella & Baldassarre, 2015):

$$\begin{aligned}\tau \frac{dx}{dt} &= -x + A + dop(W\phi(x) + u) + \zeta \\ \tau_A \frac{dA}{dt} &= -A + \alpha_A \phi(x)\end{aligned}\tag{3.1}$$

Burada, x birimlerin iç aktivasyonunu, u ise ağın harici girdisini temsil etmektedir. Yavaş değişken A , yalnızca GPe ve GPi çekirdeklerini tanımlamak için kullanılan adaptasyon bileşenidir ve geri tepme (rebound) aktivitesini taklit etmek amacıyla eklenmiştir (Benda & Herz, 2003; Gerstner ve diğ. 2014). Adaptasyon katsayısı α_A , GPe için 0.25 ve GPi için 0.50 olarak belirlenmiştir. Zaman sabiti τ , korteks için 100ms, diğer popülasyonlar için ise 5ms olarak ayarlanmıştır. Frekans oranı, x 'in

bir fonksiyonu olan $\phi(x)$ ile gösterilmektedir. Simülasyonlarda, frekans değerlerinin pozitif kalmasını sağlamak için doğrultulmuş doğrusal birim (ReLU) fonksiyonu $\phi(x) = \max(0, x)$ kullanılmıştır. W , ağ bağlantı ağırlıklarını ifade eder. dop değişkeni ise dopamin salınımının etkisini sağlamaktadır:

$$dop = \begin{cases} bl_{D1} + da_{D1} & x \in STR_1 \\ 1/(bl_{D2} + da_{D2}) & x \in STR_2 \\ 1 & otherwise \end{cases} \quad (3.2)$$

Modelde dopamin, (Mannella & Baldassarre, 2015) çalışmasında olduğu gibi doğrudan ve dolaylı striatal birimler için bazal (bl) ve fazik (da) bileşenlerden oluşmaktadır. Diğer popülasyonlar için dop 1 olarak belirlenmiştir. STR_1 popülasyonunda parametreler $bl_{D1} = 1$ ve $da_{D1} = 2$ olarak tanımlanırken, STR_2 popülasyonunda bu değerler $bl_{D2} = 1$ ve $da_{D2} = 0.25$ olarak belirlenmiştir (Tablo 3.1). Son olarak, her birim için Ornstein-Uhlenbeck süreci kullanılarak üretilen gürültü sinyali ζ eklenmiştir. Sürecin zaman sabiti $\tau_s = 50ms$ olarak alınmıştır. Sürecin varyans değerleri, kortikal birimler için $\sigma_0^2(150ms + \tau_s)/\tau_s$ ve ağın geri kalan birimleri için $\sigma_0^2(5ms + \tau_s)/\tau_s$ olarak belirlenmiştir. Parametre $\sigma_0^2 = 0.2$ değeri, (Hennequin ve diğ. 2014) çalışmasındaki değerlere dayanarak seçilmiştir.

Çizelge 3.1: Benzetimde kullanılan model parametreleri.

Parametre	Değer	Tanım
N	100	Neural unit number of each group
τ	150 ms	Time constant of cortical units
	5 ms	Time constant of other population units
τ_A	100 ms	Time constant of adaptation variable
τ_s	50 ms	Time constant of noise process
σ_0^2	0.2	Variance of the noise
bl_{D1}	1	Basal dopamine value of STR_1
bl_{D2}	1	Basal dopamine value of STR_2
da_{D1}	2	Phasic dopamine value of STR_1
da_{D2}	0.25	Phasic dopamine value of STR_2
I_{ext}^{STN}	67	External input for STN
I_{ext}^{GPe}	38.6	External input for GPe
I_{ext}^{GPi}	74	External input for GPi
$I_{ext}^{VL-THAL}$	80	External input for $VL - THAL$

3.1.1 Korteks yinelemeli ağ mimarisi

Korteks, yüksek derecede yinelemeli yapısı ve karmaşık bağlantıları ile basit girdilere karşı zengin zamansal dinamikler sergiler. Korteksin modellenmesi sırasında, bu zamansal zenginliği elde etmek için bağlantı ağırlıkları dikkatlice ayarlanmalıdır. Tamamen rastgele ve sabit bağlantılara sahip bir yinelemeli sinir ağı aktivite örüntüsü, yalnızca ağ girdisini takip edebilir (Pyle & Rosenbaum, 2017). Ayrıca, popülasyon dinamikleri hipotezi göz önüne alındığında, korteks düşük boyutlu bir alt uzayda davranış örüntüleri üretir. Literatürde, motor eylemlerin başlatılması ve icra edilmesini sağlayan kortikal davranışı açıklayan farklı modeller bulunmaktadır. Bu modeller, kontrollü motor aksiyonları ortaya çıkaran geçici aktiviteyi yakalamayı amaçlamaktadır. Hennequin ve diğ. (2014) çalışmasında, nöral devreler kararlılık açısından optimize edilerek belirli başlangıç koşulları altında kortikal birimlerin güçlü geçici davranışlarını taklit edecek şekilde gerçekleştirilmiştir. Değinilen çalışmada, devre en büyük reel özdeğerin minimize edilmesi hedefiyle optimize edilmiştir. Kortikal popülasyon aktivitesinin geometrisini taklit etmeye yönelik başka bir yaklaşım ise düşük mertebeli bağlantı yapıları kullanmaktır (Cimeša ve diğ. 2023; Herbert & Ostojic, 2022). Başka bir sezgisel algoritma da, bağlantı matrisi, özdeğerler için istenen reel ve imajiner değer oranına sahip bir sistem oluşturmak amacıyla eğik-simetrik ve simetrik bir matrisin lineer kombinasyonu olarak belirlenmiştir (Mannella & Baldassarre, 2015).

Bu çalışmada, arzulanan enerji ve salınım özelliklerine sahip geçici aktiviteleri üretebilecek bir korteks ağı modeli yaratma hedeflenmiştir. Bunun için ilk önce en güçlü geçici tepkiyi üreten başlangıç koşulları, ağın hazırlık aktivitesinin hedefi olarak belirlenmektedir. Bir matris integrali Q kullanılarak, bir başlangıç koşulu v 'nin yanıtının enerjisi $E(v) = vQv^T$ olarak elde edilebilir.

$$Q = \frac{2}{\tau} \int_0^\infty e^{(W_{cc}^T - I)t/\tau} e^{(W_{cc} - I)t/\tau} dt \quad (3.3)$$

denklemleri ile ifade edilebilen Q simetrik, pozitif tanımlı matrisi tamamı reel özdeğerlere sahiptir ve bu özdeğerler ilgili özvektörler ile başlatılan ağın üreteceği

örüntünün enerjisine karşılık gelir. Q matrisi aynı zamanda kortiko-kortikal ağırlık matrisi W_{cc} için Lyapunov denkleminin bir çözümüdür (Hennequin ve diğ. 2014):

$$(W_{cc} - I)^T Q + Q(W_{cc} - I) = -2I \quad (3.4)$$

Çalışmada RNN'e dair bağlantı matrisi W_{cc} için integral matrisini hesaplamak yerine, kortikal iç bağlantılar istenilen özdeğerlere sahip önceden tanımlanmış bir Q matrisinden türetilmiştir. Denklem (3.4) dikkate alınarak, hedeflenen enerji profiline sahip bir ağırlık matrisi kolayca elde edilebilir:

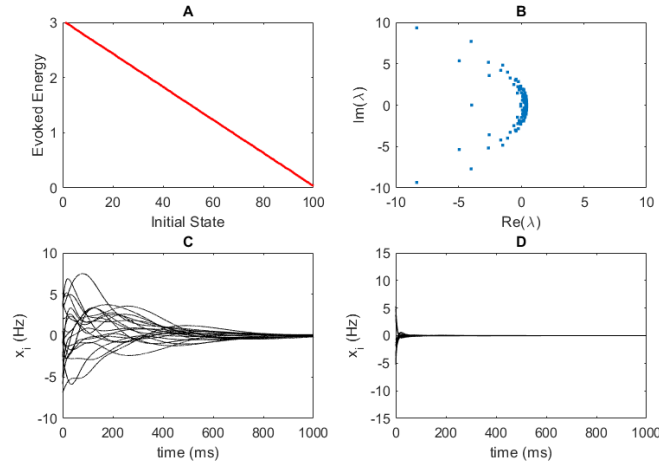
$$W_{cc} = Q^{-1}(S - I) + I \quad (3.5)$$

Burada S , herhangi bir ters-simetrik matris olabilir. Bu durumda, uygun simetrik Q ve eğik-simetrik S matrisleri seçilerek bağlantı matrisi W tanımlandığında, enerji profili ve salınım özellikleri belirlenebilir. Bu çalışmada, $Q = VDV^T$ ifadesi, rastgele bir ortonormal matris V ve elemanları

$$d_i = A \frac{i}{N} \quad (3.6)$$

şeklinde tanımlanan bir diagonal özdeğer matrisi D ile oluşturulmuştur. Burada $A = 3$ en büyük özdeğer sayısını ifade etmektedir. Öte yandan, S , normalleştirilmiş rastgele bir matris Z 'nin eğik-simetrik bileşeni olarak $(Z - Z^T)$ denklemi kullanılarak hesaplanmaktadır.

Matris Q 'nun özvektörleri, özdeğerleriyle orantılı enerji değerlerine sahip geçici tepkiler üretir. Şekil 3.2.A, kortikal ağı dinamik bir sistem olarak enerji profilini göstermektedir. Özvektörler, özdeğerlerine göre sıralandıktan sonra, en büyük enerjiye sahip geçici aktiviteyi üreten özvektör v_1 başlangıç koşulu olarak alınırken, başlangıç koşulu olarak v_N seçildiğinde geçici dinamiğin enerjisi düşük olacaktır (Şekil 3.2.C-D). Korteksin dinamik davranışı belirlendikten sonra, bazal gangliyonların genel motor aktivitedeki rolü incelenebilir.



Şekil 3.2: Motor Korteks RNN modelinin özellikleri. A. Özvektörler başlangıç koşulu olarak kullanıldığında oluşan örüntünün enerjisi. B. Doğrusal durumda ($\phi(x) = x$) özdeğerlerin durumu. $x(t=0) = v_1$ (C) ve $x(t=0) = v_N$ (D) durumunda 30 nöral birimin aktivite örüntüsü.

3.2 Kortiko- Bazal Ganglia - Talamus Ağ Modeli

Korteks, dorsal striatuma topografik bir organizasyon içerisinde bilgi iletmektedir (.) Ayrılmış ve anatomik olarak organize olmuş projeksiyon, GPe, GPi alt çekirdeklerinde ve talamusta da gözlemlenmektedir (Foster ve diğ. 2021; Lee ve diğ. 2020). Dolayısıyla, bazal gangliyonlar bu ayrılmış CBGT döngüleri aracılığıyla kendi girdilerini modüle edebilir (Arber & Costa, 2022). Şekil 3.1’de verilen ağ modelinde de bu döngü paralel kanallar halinde yapılandırılmıştır. Anatomik olarak, döngüdeki nöron sayısı korteksten GPi ve STN’ye doğru önemli ölçüde azalmaktadır (Steiner & Tseng, 2016). Ancak burada kullanılan nöral birimler tek tek nöronları değil, gruplar içindeki alt popülasyonları temsil ettiğinden, modeldeki her nöronal grup eşit sayıda birim içermektedir. Kortekste her birim, bir doğrudan ve bir dolaylı striatal birime bağlanmıştır. Ek olarak, kortikal birimler hiper-direkt yol ile aynı şekilde subtalamik çekirdeğe bağlanmıştır. Nükleuslar, STN-GPe ve STN-GPi bağlantıları dışında bire bir şekilde birbirine bağlanmıştır. Diğer yandan STN, bu nükleuslara hepsi-hepsine (all-to-all) olacak şekilde bağlanmıştır. Böylece bazal gangliyonlarda STN merkez-çevre fonksiyonu sağlamaktadır (Bonnieve & Zaghloul, 2019).

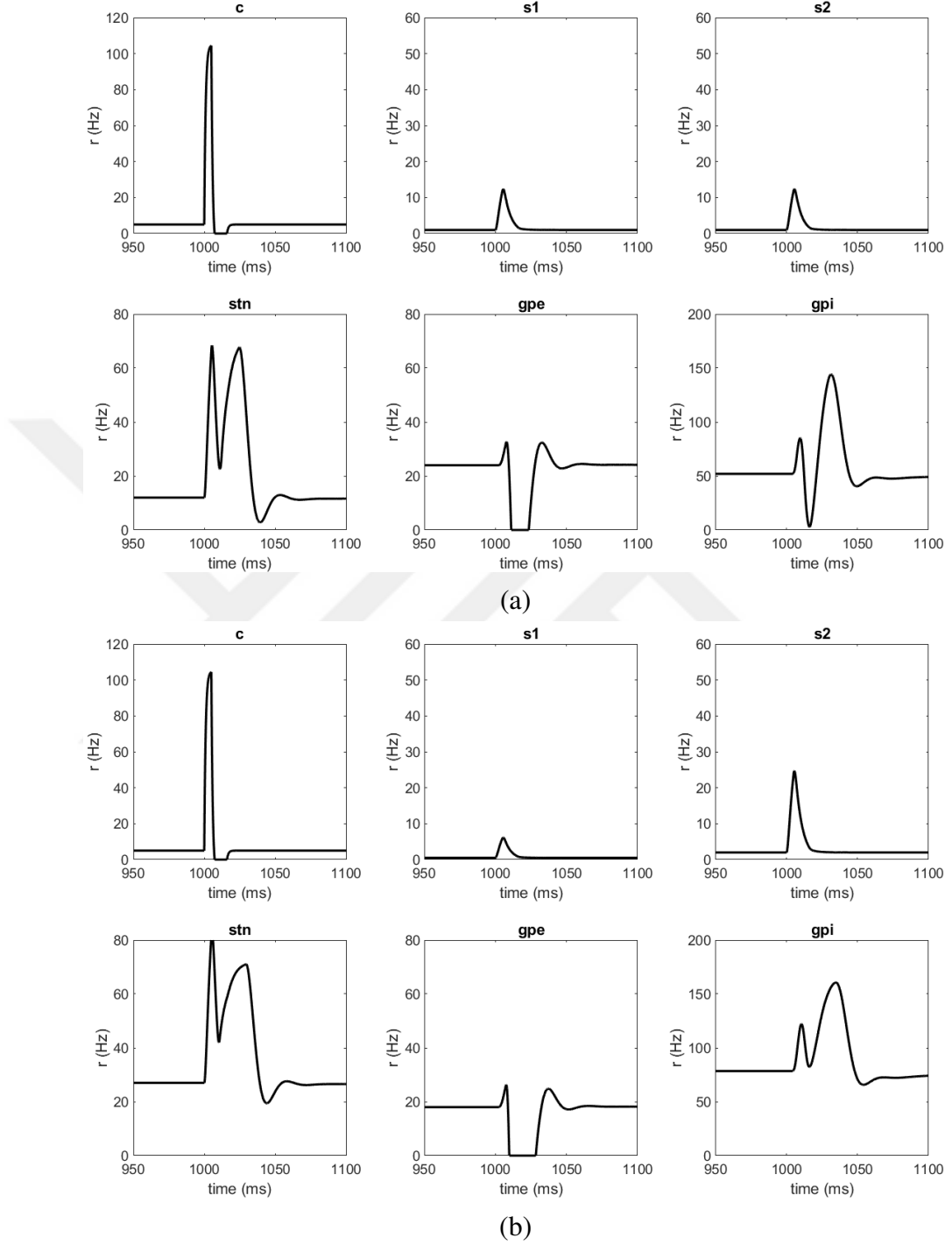
Şekil 3.1 içerisinde diyagramı gösterilen CBGT ağı için kullanılan parametre seti Tablo 3.2’de sunulmuştur. Tüm ağırlıklar, gecikme parametreleri ve bazal gangliyonların harici girdileri, normal ve Parkinson koşullarındaki striatum, STN, GPe ve GPi’nin bazal aktivitelerine göre ayarlanmıştır. Bu değerler (Chakravarty ve diğ. 2022; Jaeger & Kita, 2011; Lindahl & Hellgren Kotaleski, 2016) çalışmalarından derlenmiştir. Yalnızca, motor talamusun presinaptik ağırlıkları, uzanma görevi sırasında kuvvetlendirmenin etkisini gözlemlemek için yalnızca fazik dopaminin ortaya çıktığı süre boyunca talamus aktif olacak şekilde belirlenmiştir. Ek olarak, STN’nin diğer çekirdeklere hepsi-birbirine bağlantılar kurması nedeniyle, $W_{stn \rightarrow x}$ ağırlıkları, popülasyondaki birim sayısına göre ölçeklendirilmiştir. Modelde SNc’nin striatum üzerindeki etkisi dikkate alınmış ve dopamin salınımı, Denklem (4.1)’teki *dop* parametresi ile modellenmiştir. Böylece, SNc’nin nöral birimlerle modellenmesine gerek duyulmamıştır.

Çizelge 3.2: Kortiko-Bazal Ganglia-Talamus Modeline Ait Bağlantı Parametreleri.

Presinaptik Grp	Postsinaptik Grp	Bağlantı Gücü	Gecikme (ms)
Cortex	STR1	0.2	-
	STR2	0.2	-
	STN	1	-
STR1	GPi	-14.8	7
STR2	GPe	-13	7
STN	GPe	0.3/ <i>N</i>	2
	GPi	2/ <i>N</i>	4
GPe	STN	-2.5	1
GPe	STN	-0.25	3
GPi	Thal.	-4.5	-
Thal.	Cortex	-0.5	-

BG için frekans birimleriyle soyut bir temsil seçilmiş olmasına rağmen, model, kortikal mikrostimülasyon altındaki bazal gangliyonların deneysel sonuçları ile tutarlı olan üç fazlı yanıt yeniden üretebilmektedir (Chiken ve diğ. 2021; Wongmassang ve diğ. 2021). Kortikal mikrostimülasyon testinde, (Chakravarty ve diğ. 2022) çalışmasında olduğu gibi, kortekse 5 ms süreyle kısa bir giriş verilmiş ve ardından 10 ms boyunca baskılanmıştır. Varsayılan koşullar altında GPi’nin erken uyarım, baskılama ve geç uyarım olmak üzere üç fazlı bir yanıt gösterdiği gözlemlenmiştir (Şekil 3.3 (a)). Buna karşılık, Parkinson koşulunu taklit etmek amacıyla bazal dopamin değerleri yarıya

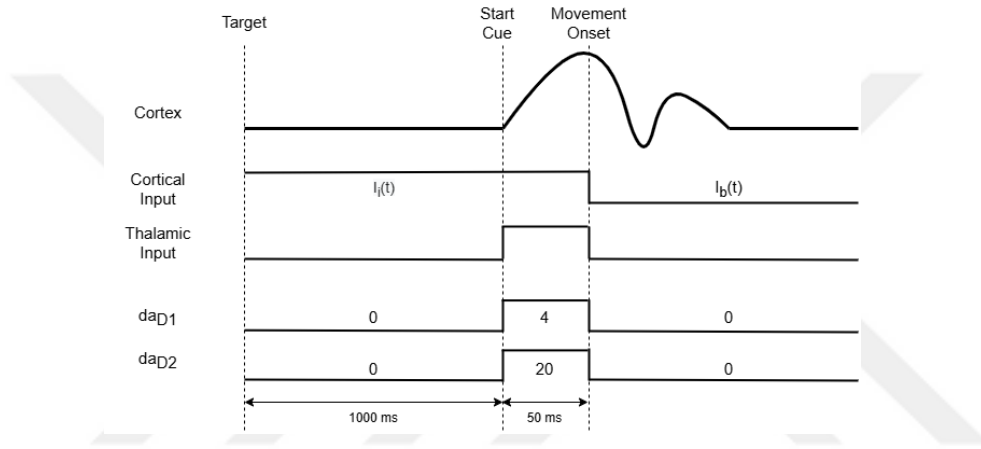
indirildiğinde baskılama bileşeni zayıflamaktadır (Şekil 3.3 (b)) (Jaeger & Kita, 2011; Nambu ve diğ. 2023).



Şekil 3.3: Kortikal mikro-uyarım altında Bazal Ganglionların (a) normal durumda (b) dopaminin azaltıldığı durumda gösterdiği aktivite (Çağdaş & Şengör, 2025).

3.3 Uzanma Görevine Ait Sonuçlar

Popülasyon dinamiği bakış açısı ile hareket üretimi yaygın olarak kullanılan merkezden dışa uzanma görevi ile test edilmiştir (Churchland ve diğ. 2012). Sekiz hedef, denek -iki eklemli bir kol (Ek B)- ile eşit uzaklıkta olacak şekilde ve her hedef arasında eşit açısal aralıklarla yerleştirilmiştir (Kao ve diğ. 2021). Deneyin başlangıcında, hedeflerden biri deneğe gösterilir. Bir gecikme süresinin ardından, hareketi tetiklemek için ikinci bir ipucu gösterilir. Başlangıç işaretinden sonra deneğin, kolunu hareket ettirerek hedefe dokunması beklenmektedir.



Şekil 3.4: Deneysel prosedürün zamansal diyagramı. Hedefin gösterilmesinden 1000 ms sonrası hazırlık aktivitesi için ayrılmıştır. Bunu bir başlangıç işareti takip eder ve fazık dopamin salınımı 50 ms sürer. Hareketin, bu sürenin sonunda başladığı varsayılmaktadır. Hedefle ilişkili kortikal giriş, hedefin gösterilmesinden hareket başlangıcına kadar uygulanır. Fazık dopamin salınımı ile birlikte talamus disinhibe edilir ve kortikal aktiviteyi kuvvetlendirir (Çağdaş & Şengör, 2025).

CBGT ağında, her bir hedefle ilgili bilgi kortekse giriş olarak sunulmuştur (Şekil 3.4). Hedefler, en büyük enerjiyi uyandıran ilk iki özdeğerin lineer birleşimiyle temsil edilmiştir:

$$u_i = c_i v_1 + (1 - c_i) v_2 \quad (3.7)$$

burada $c_i = i/8$, i indisli hedef için kullanılan katsayıdır. Korteks, her kortikal birimin frekans değerinin 5'te kalmasını sağlayan, böylece spontan kortikal aktiviteyi koruyan sürekli bir girişle uyarılır: $I_b = -W_{cc}\phi(5)$. Hedef gösterildikten sonra, kortekse $I_i(t) =$

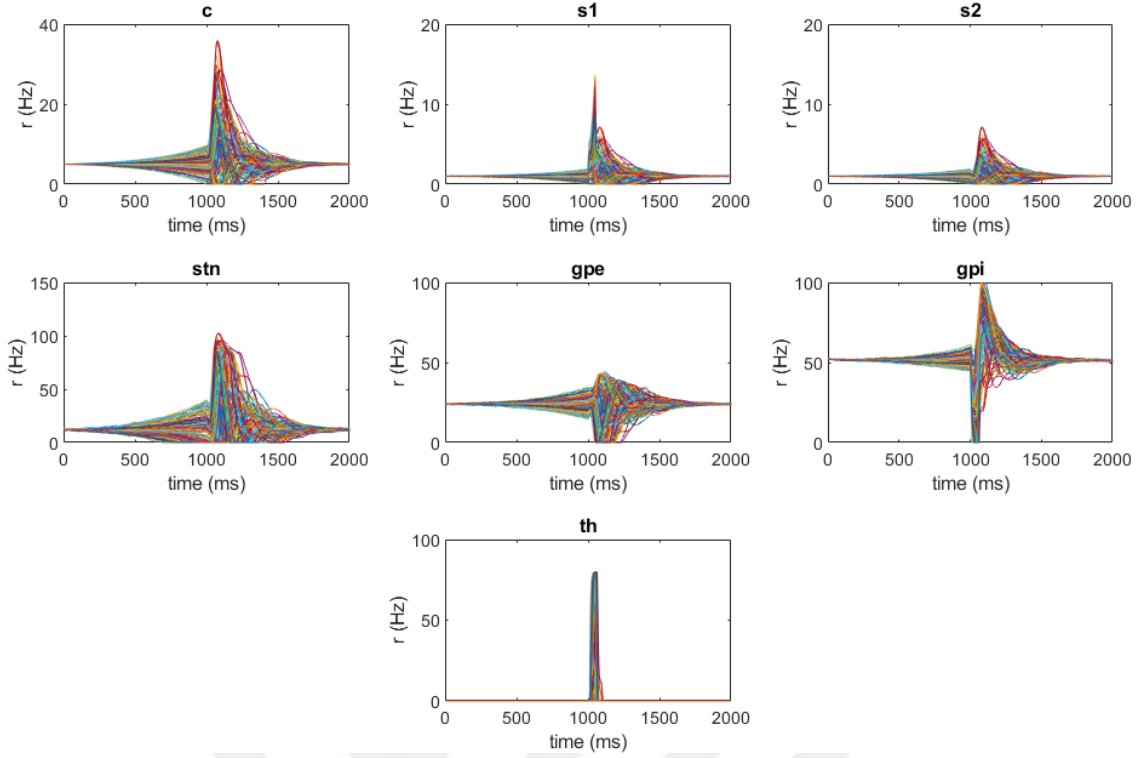
$(-2W_{cc}\phi(u_i) - I_b)\gamma(t) + I_b$ şeklinde bir giriş sunulur; $\gamma(t)$, hazırlık süresi sonunda 1 değerine ulaşan ve hareket başlangıcından sonra zaman sabiti $\tau = 2ms$ ile azalan üssel olarak artan bir parça fonksiyondur. Sonuç olarak, korteks hazırlık sürecinde bazal aktiviteden, hedefle ilişkili bir başlangıç koşuluna geçer. İkinci aşamada, striatumun fazik dopamin değerleri 50 ms süreyle artırılır. Bu dönemin sonunda da dopamin düşürülür ve kortikal hazırlık girdisi sona erdirilir.

3.3.1 Bazal ganglionlar hazırlık aktivitesini kuvvetlendirir

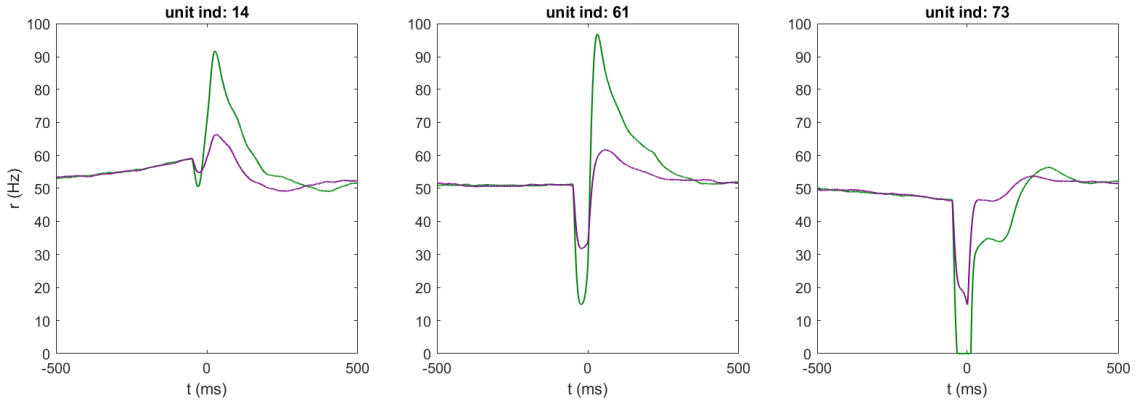
Tek bir deneme için korteks, talamus ve bazal ganglionların aktivitesi Şekil 3.5’de gösterilmiştir. Hazırlık aşamasında korteks, istenen başlangıç koşuluna yavaşça yakınsar. Başlangıç işareti ve dopaminin yükselmesinin ardından, striatum aktivitesi talamus üzerindeki baskılamayı kaldırır. Daha sonra talamus, dopamin seviyesi yüksek olduğu süreçte korteksin aktivitesini kuvvetlendirir ve STN’nin aktivitesi de korteks ile birlikte artar. Fazik dopamin aşaması sonunda, STN, GPi üzerinden talamusu tekrar baskılar. Böylece, korteksin kendi dinamikleriyle geçici aktivite örüntüleri üretmesi mümkün hale gelir.

Kortikal mikrostimülasyon testlerinden farklı olarak, uzanma görevleri ile yapılan deneysel kayıtlarda, GPi nöronları monofazik artan, azalan ve azalmayı takip eden artan aktivite (+/-) veya artış ile sonuçlanan azalan aktivite (-/+) gösteren polifazik örüntüler sergilemektedir (Schwab ve diğ. 2020). Simülasyonlarımızda da monofazik artan, azalan ve polifazik (-/+) paternler gözlemlenmiştir. Ancak hiçbir nöral birim polifazik (+/-) aktivite göstermemiştir. Üç farklı aktivite örneği Şekil 3.6’de sunulmuştur. Ayrıca, önceki bir deneysel çalışmada GPi örüntülerinin Parkinsonizm altında zayıfladığı öne sürülmüştür (Kase ve diğ. 2024). Simülasyonlarda, fazik dopamin yarıya indirildiğinde benzer bir davranış gözlemlenmiştir (Şekil 3.6).

STN-GPe ve STN-GPi bağlantıları, STN popülasyonunun rolünü anlamak amacıyla 0.1 ölçek değerine düşürülmüştür. Varsayılan ağda hareket sonunda, GPe ve GPi çekirdeklerindeki tüm nöral birimlerin, STN tarafından tümünden-tüme uyarım yoluyla bazal aktivitelere yönlendirildiği gözlemlenmiştir (Şekil 3.5). Böylece, talamusun nöral birimleri birlikte baskılanır ve korteks, sönümlü salınımlar ile bir denge noktasına yaklaşarak ritmik aktivitesini sonlandırır (Şekil 3.7 (a)). Ancak, STN’in etkisinin

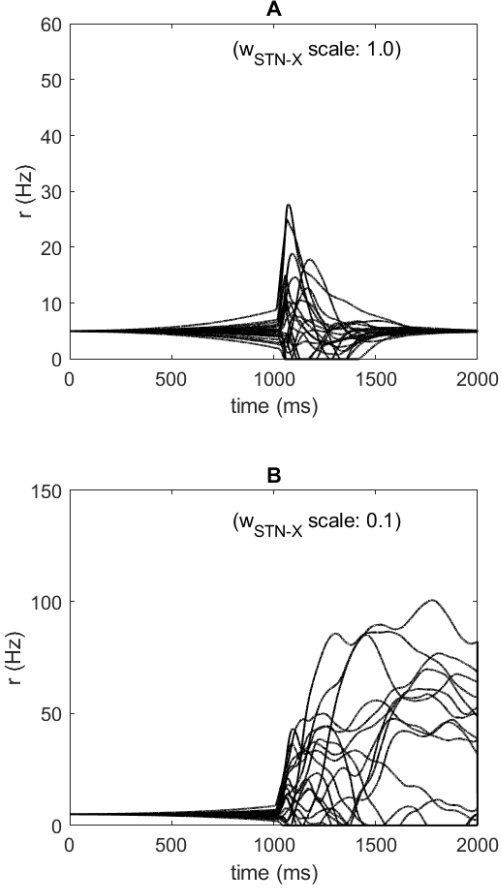


Şekil 3.5: Tek bir deneme için nöral birim aktiviteleri. Korteks, hazırlık aktivitesinin sonunda bir başlangıç durumuna yakınsar. Her popülasyonun aktivitesi, fazık yüksek dopamin salınımı ile birlikte striatumdan (s1, s2) başlayarak artar. Bu 50 ms'lik sürenin sonunda talamus tekrar baskılanır ve korteks kendi iç dinamikleriyle geçici aktivite gösterir (Çağdaş & Şengör, 2025).



Şekil 3.6: Varsayılan (yeşil) ve düşük fazık dopamin (mor) koşulları altında GPI'deki üç nöral birime ait monofazik (artan, azalan) ve polifazik (-/+) aktivite örüntüleri göstermektedir (Çağdaş & Şengör, 2025).

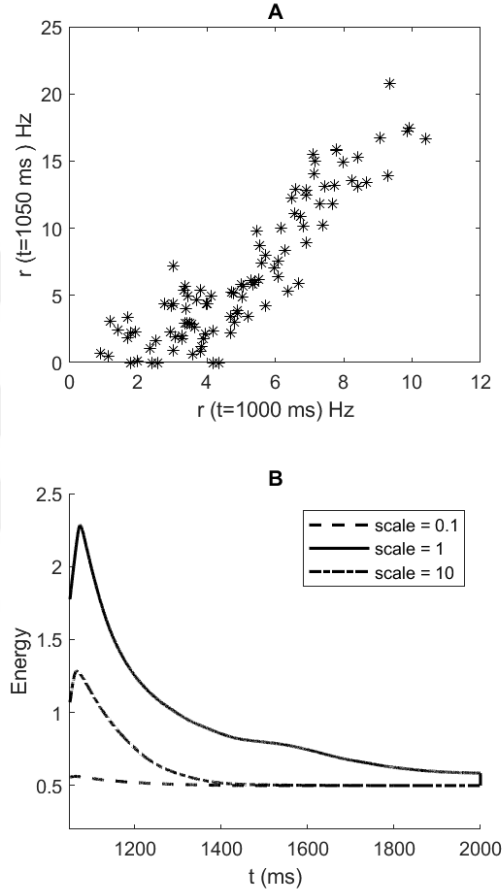
azaltıldığı durumda, GPe ve GPi'deki bazı nöral birimler, ilgili kortikal birimlerle döngü içinde salınım yapmaya devam eder. Bu durum, sürekli pozitif geri beslemeye neden olur ve korteksin aktivitesi artan genlikte salınımlar gösterir (Şekil 3.7 (b)).



Şekil 3.7: Uzanma davranışı sırasında kortikal ağdaki yirmi nöral birimin aktivitesi: (A) STN-GPe ve STN-GPi bağlantıları varsayılan güçteyken ve (B) bağlantı ağırlıkları 0.1 ölçek değeriyle azaltıldığında (Çağdaş & Şengör, 2025).

Hazırlık periyodunun sonunda ve hareket başlangıcındaki kortikal aktivite arasındaki korelasyonu hesaplanarak BG'nin sinyali doğru şekilde kuvvetlendirip kuvvetlendirdirmediği de incelenmiştir (Şekil 3.8.a). 50 ms'lik bir fazık dopamin salınımı için, iki aktivite arasındaki korelasyon ortalama olarak 0.877 ± 0.0313 değerine sahiptir. Fazık dopamin süresindeki artış, talamus korteksi uyarmaya devam ettiğinden istenen başlangıç koşulundan uzaklaşmaya neden olmaktadır.

Ayrıca, ağ üç farklı fazik dopamin miktarı altında incelenmiş ve dopamin salınımının korteks aktivite yükseltimine etkisi gözlemlenmiştir. Her dopamin değeri için, tüm birimlerin ortalama enerjisi Şekil 3.8.b’de gösterilmektedir. Ortalama aktivite enerjisi, fazik dopamin miktarına bağlıdır. Fazik dopamin salınımı arttıkça, striatumun uyarılabilirliği talamusun daha fazla disinhibe olmasına neden olur. Bu nedenle, kortikal aktivite daha fazla kuvvetlendirilir.

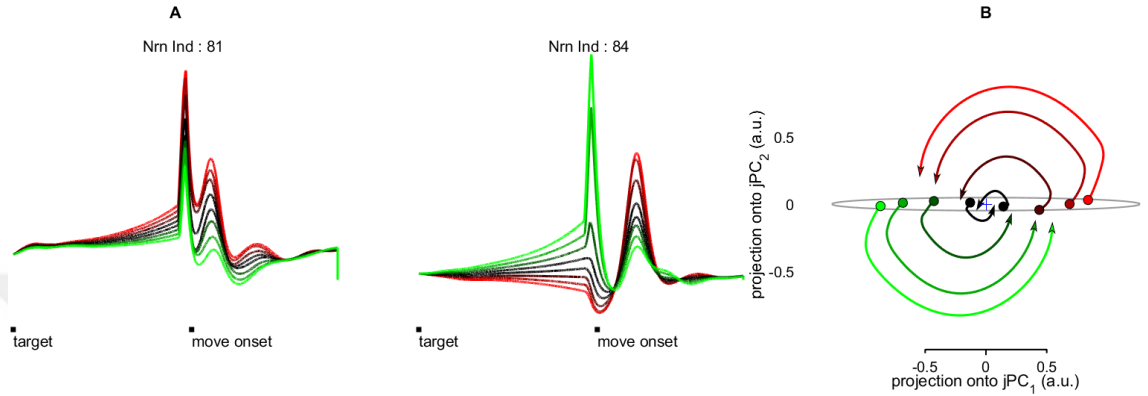


Şekil 3.8: Fazik dopamin salınımından önce ve sonunda nöral birimlerin aktivite korelasyonu (A). Farklı fazik dopamin salınım miktarlarıyla ortalama üç uyarılmış nöral birim enerjisi (B) (Çağdaş & Şengör, 2025).

3.3.2 Hazırlık aktivitesi rotasyonel bileşenlerin özelliklerine etki eder

İkinci aşamada, Churchland ve diğ. (2012) tarafından önerilen kortikal aktivitenin salımsal bileşenleri test edilmektedir. Daha önce değinilen uzanma deney prosedürü, her biri 10 denemede kullanılan 8 farklı kortikal girişle tekrar edilmiştir.

Başlangıç koşullarını tanımlamak için kullanılan Denklem (3.7) ile oluşturulan her başlangıç koşulu için ortalama kortikal aktiviteler, rastgele seçilen iki nöronal birimin gösterildiği şekilde Şekil 3.9 (a)' da sunulmuştur. Gözlemler, kortikal aktivitenin (Churchland ve diğ. 2012) de önerildiği gibi hareket boyunca osilatör bileşenlere sahip olduğunu ve bu bileşenlerin büyüklüğü ve fazının hazırlık aktivitesine bağlı olarak değiştiğini göstermektedir.



Şekil 3.9: (A) Sekiz farklı uzanma yönü için iki örnek nöronal birimin ortalama davranışı. (B) Rotasyonel aktivitenin iki jPCA boyutuna projeksiyonu, tüm aktivitenin yaklaşık %30'luk varyansını kapsamaktadır (Çağdaş & Şengör, 2025).

Churchland ve diğ. (2012)'in bir diğer önerisi, motor kontrolün kortekste çok daha küçük bir boyutta salınım aktivitesiyle üretildiğidir (Churchland ve diğ. 2012). Bunun için, önerilen boyutsal indirgeme yöntemi, jPCA kullanılarak kanıt sunulmaktadır. jPCA'de, farklı hedefler için uzanma sırasında elde edilen ortalama aktivite verisi, önce klasik temel bileşen analizi (PCA) yöntemi kullanılarak daha küçük bir boyutlu veri setine indirgenir (bu durumda altı boyutlu bir veri). Ardından, yalnızca hayali özdeğerleri olan bir doğrusal dinamik sistem oluşturularak aynı başlangıç koşullarıyla bu yeni küçük boyutlu veri setine yakınsama sağlanmaya çalışılır.

Sekiz farklı başlangıç koşulu altında elde edilen ortalama veriler, aynı jPCA yöntemiyle test edilmiştir. Sonuç olarak, jPCA uzayının ilk iki boyutuna projeksiyon yapılarak verinin yaklaşık dörtte biri kadar varyans yakalanabilmiştir. İkinci olarak, Şekil 3.9 (b), bu düşük boyutlu verilerin rotasyonel özelliklerinin de başlangıç koşullarına sıkı bir şekilde bağlı olduğunu göstermektedir.

3.3.3 Bazal ganglionlar hareket üretimini destekler ve kararlılığını artırır

Bu çalışmanın son kısmında, modelin hareket üretme doğruluğu ve dayanıklılığı test edilmiştir. Önerilen ağ, bir simülasyon ortamında merkezden dışa doğru uzanma görevinde iki eklemlili bir kolu kontrol etmektedir. Kol modeli olarak iki boyutlu bir dinamik model kullanılmıştır (W. Li & Todorov, 2004) (Ek-Appendix B). Her bir eklemlilik için $m(t)$ tork verileri, CBGT açısından doğrusal bir okuma matrisi $C \in \mathbb{R}^{N \times 2}$, nin aracılığıyla üretilir:

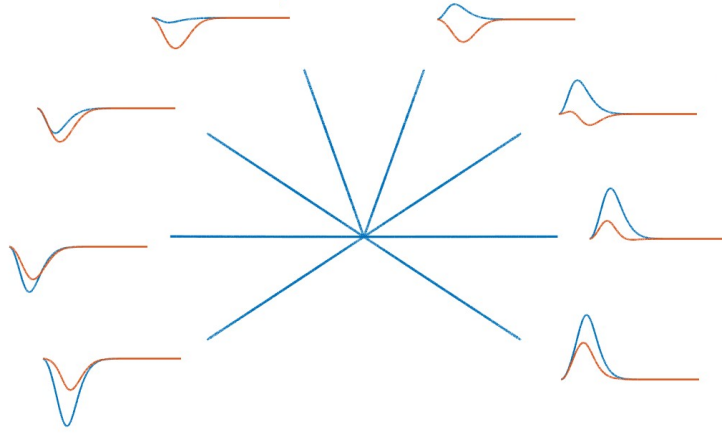
$$m(t) = Cr(t) \quad (3.8)$$

burada $r(t)$, kortikal birimlerin frekanslarını temsil etmektedir. Doğrusal okuma matrisinin optimizasyonu için Tikhonov regülarizasyon veya tepe (ridge) regresyonu kullanılır (Golub ve diğ. 1999; Mannella & Baldassarre, 2015):

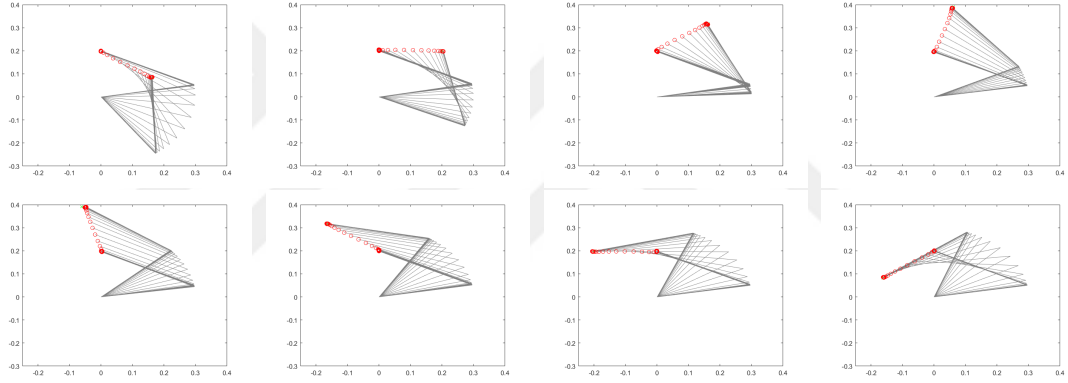
$$C = (R^T R + \lambda I)^{-1} (R^T Y) \quad (3.9)$$

Burada R , sekiz farklı hedefe ulaşma sürecinde birleştirilmiş korteks frekans bilgilerini tutan $(8T \times N)$ boyutunda bir matrisi temsil etmektedir ve Y ise hedefe ulaşmak için gereken torku içeren $(8T \times 2)$ boyutunda bir matrisi temsil etmektedir. Son olarak, I , N boyutlu birim matristir ve düzenleme terimi $\lambda = 0.1 \cdot 10^{-5}$ olarak belirlenmiştir. Regresyon için gerekli olan, hedef tork bilgisi, bir PI denetleyicisi yardımıyla elde edilmiştir (Ek 2.0.1). Şekil 3.10'ta sekiz farklı hedef için torkların ve hedef torkların sonucunda üretilen uzanma yolları gösterilmektedir.

Regresyon, 1000 ms hazırlık, 50 ms fazık dopamin ve 950 ms hareket süresi ile yapılan deneysel prosedürle gerçekleştirilmiştir (Şekil 3.11). Regresyon sonrası, hedefe ulaşma görevi hem 300 ms hem de 1000 ms hazırlık süresi ile test edilmiştir. Şekil 3.12.a'da gösterildiği gibi, 300 ms hazırlık süresi simülasyonunda kol hedefe doğru düzgün bir şekilde ulaşamamaktadır. Ancak, 1000 ms hazırlık süresi ile başarıyla görevi tamamlayabilmektedir (Şekil 3.12.b). Şekil 3.12.b'den takip edilebileceği gibi, kol preparasyon aktivitesi sırasında hareketsiz kalmaktadır. (Bkz. Ek Materyal Videoları).



Şekil 3.10: Sekiz farklı konumdaki hedeflere ulaşmak için gerekli olan hedef yollar ve bu yolları takip edebilmek için iki eklemli kolun ihtiyaç duyduğu tork sinyalleri. Her bir yolla ilgili tork verileri, üst kol bağlantısı için mavi, alt kol bağlantısı için ise kırmızı renk ile gösterilmiştir (Çağdaş & Şengör, 2025).



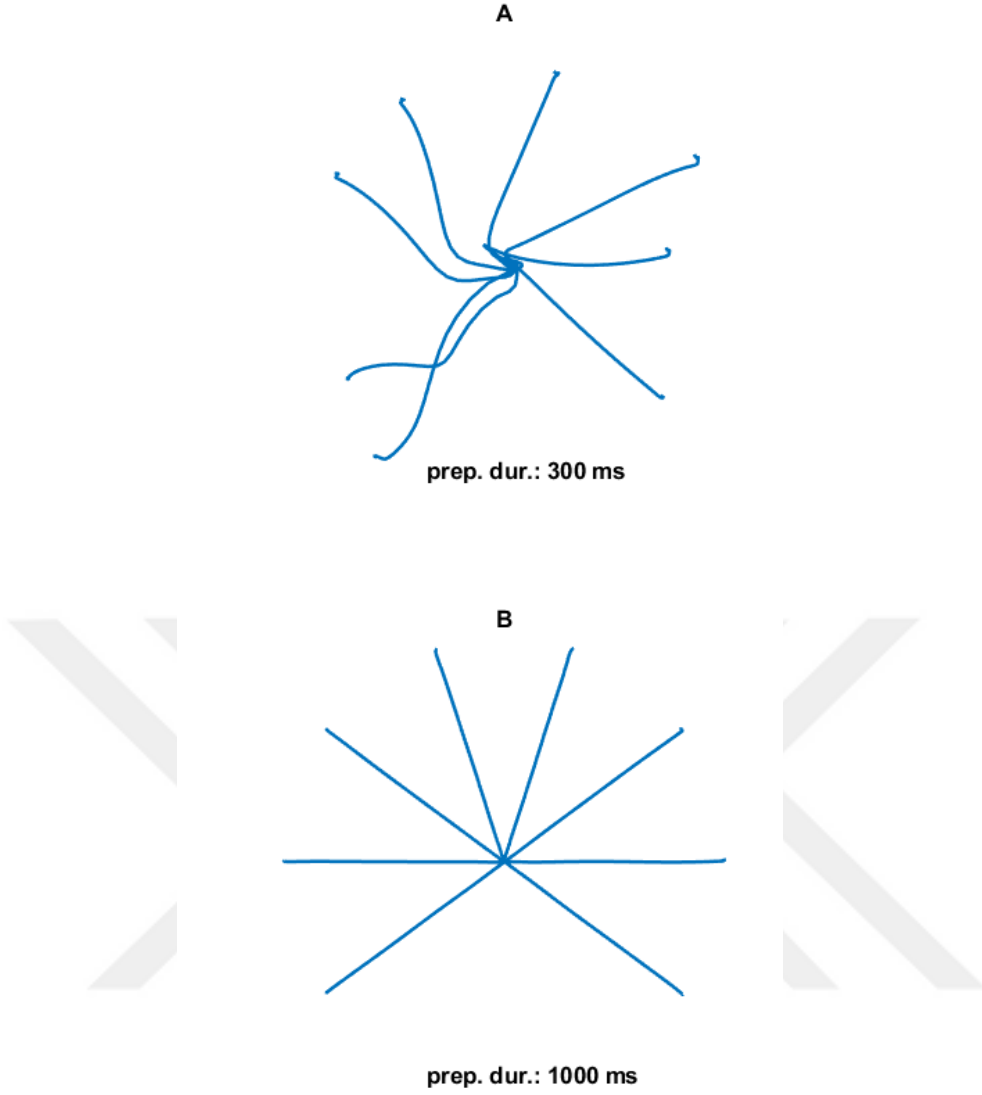
Şekil 3.11: 8 farklı hedefe uzanma eylemi için iki eklemli kolun zamansal hareket yörüngesi.

Uzanma başarımını daha fazla analiz edebilmek için bir prospektif motor hatası ölçütü kullanılmıştır:

$$\epsilon_p = \frac{\int_0^\infty \|m(t) - m_d(t)\|^2 dt}{\int_0^\infty \|m_d(t)\|^2 dt} \quad (3.10)$$

Burada, m değişkeni CBGT modelinin ürettiği tork verisini, m_d ise hedef torku temsil etmektedir. Denklem (4.15), üretilen torkun hedef torktan enerjisine oranla ne kadar saptığını ifade etmektedir.

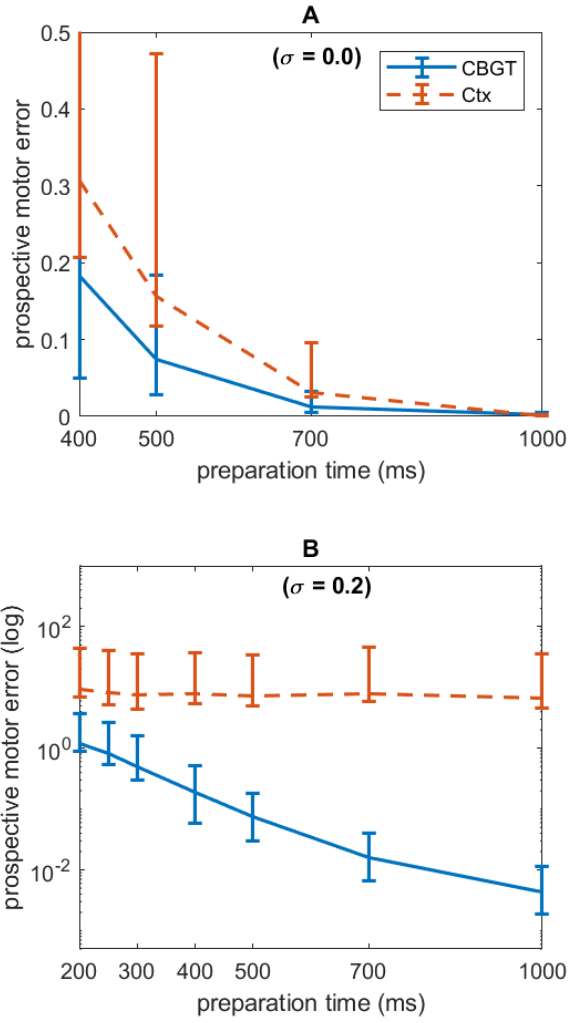
Prospektif motor hatası, farklı hazırlık aktivite süreleri ve gürültü varyans değerleri için ölçülmüştür. Aynı deneysel prosedür, bazal ganglionlar'ın katkısını incelemek



Şekil 3.12: İki eklemlili kolun, her bir hedefe ulaşmak için (A) 300 ms ve (B) 1000 ms hazırlık aktiviteleri ile izlediği yörüngeler (Çağdaş & Şengör, 2025).

amacıyla, bazal ganglionlar ve talamus ağdan çıkarılarak da tekrarlanmıştır. Her durum için 10 farklı ağ örneği oluşturulmuş ve her bir örnek için 1000 ms hazırlık süresiyle ve gürültüsüz bir senaryoda regresyonla doğrusal okuma matrisleri elde edilmiştir.

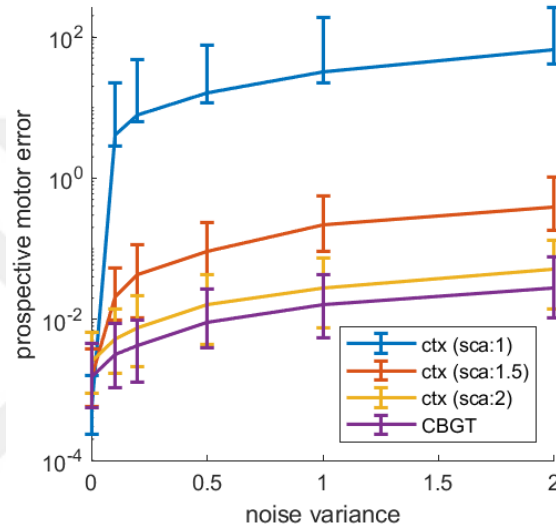
Regresyon sonrasında, her iki ağ da ilk olarak farklı hazırlık süreleri altında test edilmiştir (Şekil 3.13). Beklendiği gibi, prospektif motor hatası hazırlık süresi arttıkça azalmaktadır. Gürültüsüz bir senaryoda, hem CBGT hem de sadece korteks ağları, 1000 ms hazırlık süresi koşulunda %1'lik bir hata ile hareketi tamamlamaktadır. Hazırlık süresi azaldıkça, CBGT ağı, yalnız-korteks ağına göre daha iyi sonuçlar



Şekil 3.13: Değişken hazırlık aktivite süreleri altında on kortiko-bazal ganglia-thalamus (mavi) ve yalnızca korteks (kırmızı) ağ örneği için prospektif motor hatası. Test, [200, 300, 400, 500, 700, 1000] ms süre değeriyle tekrarlanmıştır. Yalnız-korteks ağının hatası çok büyük olduğundan, $\sigma = (0.2)$ gürültü süreci varyansı ile oluşturulan veri için ortalama, maksimum ve minimum hata değerleri logaritmik ölçekle çizilmiştir (Çağdaş & Şengör, 2025).

sergilemektedir. Ayrıca, bazal ganglionları içermeyen ağ için hata varyansı artmakta ve tutarsız sonuçlar gözlemlenmektedir (Şekil 3.13.a). Bunun yanı sıra, simülasyonun varsayılan durumu olan 0.2 varyans değeriyle zayıf gürültü (Ornstein-Uhlenbeck süreci) altında, yalnız-korteks ağı, herhangi bir hazırlık süresi durumunda doğru şekilde tork üretimi gerçekleştirememektedir. Buna karşın, CBGT ağı, gürültüsüz koşul ile benzer performans değerlerini takip etmektedir (Şekil 3.13.b).

Değişken gürültü varyansı ile sabit 1000 ms hazırlık süresi karşılaştırıldığında, CBGT ağının, varsayılan değerin 10 katı kadar büyük bir gürültü varyansı olsa bile, hata oranı 5%'in altında kalarak istenilen tork üretimine oldukça yakın bir performans sergilediği gözlemlenmiştir (Şekil 3.14). Ancak, yalnızca korteksten oluşan ağ, Şekil 3.13.b'de sunulan sonuçlarla tutarlı şekilde, tüm durumlar için doğru bir şekilde hedefe ulaşamamaktadır. Son olarak, test yalnız-korteks ağ için hazırlık girdisi ölçeklendirilerek tekrar edilmiştir ve hazırlık girdisinin büyüklüğü arttıkça doğruluğun CBGT ağı sonuçlarına yaklaştığı gözlemlenmiştir (Şekil 3.14).



Şekil 3.14: On farklı kortiko-bazal-ganglion-talamus (mor) ve yalnız-korteks ağ örneğinin, ölçeklendirilmiş başlangıç durumları altında değişken gürültü varyansı değerlerine göre ölçülen prospektif motor hatası. Başlangıç durumları yalnız-korteks ağı için 1, 1.5 ve 2 ile ölçeklendirilmiş olup, sonuçlar mavi, kırmızı ve sarı renklerle gösterilmiştir. Test, gürültü değeri [0, 0.1, 0.2, 0.5, 1, 2] seti ile tekrar edilmiştir. Ortalama, maksimum ve minimum hata değerleri logaritmik ölçekte çizilmiştir (Çağdaş & Şengör, 2025).

4. DUYU-MOTOR ÖĞRENME İLE HAZIRLIK AKTİVİTESİNİ İYİLEŞTİREN KORTİKO-SEREBELLUM AĞ MODELİ

Popülasyon dinamiği ile birlikte ortaya çıkan yeni motor kontrolü bakış açısı, motor öğrenme paradigmalarının ve bazal ganglionlar ile serebellum gibi korteks-altı bölgelerin motor öğrenmede oynadıkları rolleri de yeniden değerlendirilme gerekliliğini ortaya çıkarmaktadır (Athalye ve diğ. 2020).

Bazal ganglionların eylem seçimi ve sıralı öğrenmeye katkı sağladığına inanılmaktadır, diğer yandan serebellum, sinir sisteminin denetimli öğrenme merkezi olarak kabul edilir ve duyu-motor adaptasyonda daha önemli bir rol oynar (Doya, 2000; Doyon ve diğ. 2003). Ancak, eylem seçimi ve motor davranışın ince ayarının popülasyon dinamiği perspektifinden nasıl gerçekleştirildiği başka bir sorudur. Örneğin, (Logiaco ve diğ. 2021) hareket hazırlık ve icrası için her bir motifin sıralı bir şekilde hazırlanması ve gerçekleştirilmesinin bazal ganglionlar tarafından seçildiğini ve motiflerin bazal gangliyonlar kullanılarak bir anahtarlama mekanizması ile zincirleme olarak bağlandığı öne sürülmüştür.

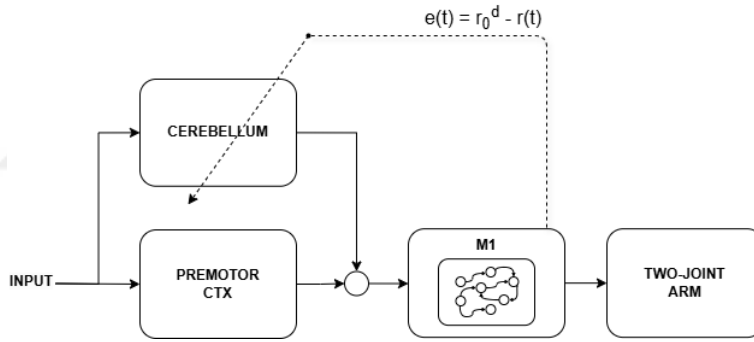
Bu çalışmada, duyu-motor öğrenmeye ve serebellum ile motor kontrol arasındaki ilişkiye odaklanıyoruz. Deneysel çalışmalarda, serebellumun motor planlama, adaptasyon ve zamanlama süreçlerine katıldıkları ve hazırlık aktivitesini etkileyerek bu süreçlere katkı sağladıkları öne sürülmektedir (Chabrol ve diğ. 2019; Israely ve diğ. 2025; Zhu ve diğ. 2023). Diğer bir çalışmada, tek-terafı serebellum kaynaklı inme geçiren hastalarda, serebellumdaki lezyonların hareket hazırlığında eksikliklere yol açabileceği önerilmektedir (Battaglia ve diğ. 2006). Bu modelde de serebellum, hazırlık aktivitesinin verimliliğini artırarak motor kontrolüne katkı sağlamaktadır.

Önceki bir modelde, uygun uzanma davranışı için gereken hazırlık aktivitesinin süresi, doğrusal kuadratik regresyon algoritması kullanılarak geri besleme girişini optimize etme yöntemi ile azaltılmıştır (Kao ve diğ. 2021). Burada, kortiko-serebellum duyu-motor öğrenmesi içeren biyo-ilhamlı (bio-inspired) bir

çözüm öneriyoruz. Çalışmada, daha önceki gibi merkezden-dışa doğru uzanma görevinde, bir kortiko-serebellum ağı ile kontrol edilen iki eklemlı kol modeli, hazırda uzun hazırlık aktivitesi süreleriyle başarıyla gerçekleştirdiği hareketi tekrar tekrar gerçekleştirmektedir. Sistemin, serebellum plastisitesi yoluyla öğrenmeye devam ettikçe, daha kısa hazırlık aktiviteleriyle hareket için gerekli kortikal koşullara yakınsaması ve kısa hazırlık aktiviteleri sonrası hedeflere başarıyla ulaşabilmesi hedeflenmiştir.

4.1 Önerilen Kortiko-Serebellum Yapısı

Bu çalışmada, serebellum içsel ters-model olarak kabul edilmiştir. Serebellum modeli duyu girdisini alıp granüler katman tarafından oluşturulan zamansal temel kümesinden yararlanarak bir yanıt üretmektedir. Serebellum, hazırlık aktivitesi süresi boyunca birincil motor korteksin istenen başlangıç koşuluna (r_0^d) daha hızlı yakınsamasına yardımcı olmak için premotor aktiviteyi modüle etmektedir (Şekil 4.1).



Şekil 4.1: Kortiko-serebellum ağ diyagramı.

Birincil motor korteks önceki çalışmaya benzer biçimde yinelemeli dinamik sistem olarak modellenmiş olup $N = 100$ frekans-tabanlı nöral birimden oluşmaktadır:

$$\tau \frac{dx}{dt} = -x + W_{m1-m1} \phi(x) + I_{sp} + I_{pm} + I_{cb} + I_{th} \quad (4.1)$$

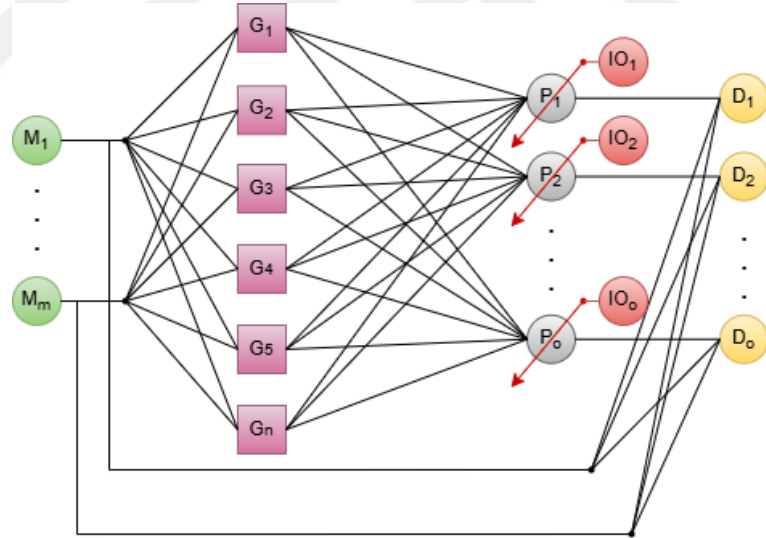
Burada x , nöral birimlerin içsel dinamiğini temsil eden değişlendir. τ , birimlerin zaman sabiti olup, tüm birincil motor korteks için 100 ms olarak belirlenmiştir. Her bir birimin frekans hızı, içsel aktivasyonunun doğrusal olmayan bir fonksiyonudur ve $r_i = \phi(x_i)$ ile temsil edilir. Bu çalışmada, $\phi(x_i) = \ln(e^{0.85x_i+5} + 1)$ olarak kullanılmıştır. Doğrusal

olmayan hız fonksiyonuna bağlı olarak, $I_{sp} = -W_{m1-m1}\phi(0)$, 5 Hz civarında spontan kortikal aktivite sağlamaktadır.

M1'in tekrarlayan yapısı, bir rastgele matrisin simetrik ve ters-simetrik bileşenlerinin doğrusal kombinasyonu olan iç bağlantısallık matrisi W ile sağlanır; burada $M_{ij} \sim \mathcal{U}(-0.5, 0.5)$ (Mannella & Baldassarre, 2015) olacak şekilde tekdüze bir dağılıma sahiptir:

$$W_{m1-m1} = 0.4((1 - \rho)M_{skew} + \rho M_{sym}) \quad (4.2)$$

Böylece, M1, basit bir girişe yanıt olarak geçici yarı-ritmik aktivite gösterebilir. Denklem (4.2)'de, $M_{skew} = (M - M^T)/2$ ve $M_{sym} = (M + M^T)/2$ sırasıyla ters-simetrik ve simetrik matrislerdir. Sabit ρ değeri 0.25 olarak belirlenmiştir. Bu nedenle, özdeğerlerin hayali kısmı, ters-simetrik bileşenin oranına göre ayarlanır ve M1 olarak kullanılan RNN modeli, dinamik bir sistem olarak geçici rotasyonel örüntüler üretebilir.



Şekil 4.2: Mossy fiber (M), Granüler (G), Purkinje (P) ve derin serebellar çekirdekler (D) katmanlarından oluşan ileri beslemeli serebellum yapısı. İnferior olive (IO) P birimlerine öğretici sinyal gönderir. M-G, G-P ve M-D bağlantıları her birime bağlanırken, P-D ve P-D bağlantıları birebir şekilde bağlanmıştır.

Son olarak, Denklem (4.1)'te I_{pm} , I_{cb} ve I_{th} , sırasıyla premotor korteks, serebellum ve talamus tarafından sağlanan girdilerdir. Talamik girdi $I_{th} = g_{bg}r(t)$, kortikal aktiviteyi

artırmak için kullanılır. Bu girdi, kortiko-basal ganglia-talamus geri beslemesinin soyut bir temsilidir; burada g_{bg} , basal ganglionları temsil eden bir tür anahtar değişkenidir ve bu çalışmada 5 veya 0 değerleri alır. Öte yandan, her bir M1 nöron birimi için premotor girdi, duyuusal girdinin doğrusal bir dönüşümü ile benzetimde basitçe ifade edilir:

$$I_{PM} = W_{s \rightarrow pm} s \quad (4.3)$$

Vektör $s \in \mathbb{R}^5$, sensörden elde edilen veriyi temsil etmektedir. $W_{s \rightarrow pm}$ için topografik olarak organize edilmiş bir bağlantı matrisi, (Darshan ve diğ. 2017) çalışmasında olduğu gibi seçilmiştir:

$$W_{s \rightarrow pm}(i, j) = \begin{cases} u_c, & 20(j-1) < i < 20j \\ u_d, & \text{otherwise} \end{cases} \quad (4.4)$$

Burada, $u_c \in U[0.5, 1.2]$ ve $u_d \in U[0, 0.2]$ tekdüze dağılıma sahip rastgele değerlerdir.

Diğer yandan, tüm serebellum (Şekil 4.2) için bir ileri beslemeli yapı kullanılmıştır. Ağın duyu girdisi, yosunsu lifler tarafından sağlanmaktadır ($MF = s \in \mathbb{R}^5$). Serebellumun çıkış katmanı olan derin serebellum çekirdekleri ($DCN \in \mathbb{R}^N$), N birimden oluşmaktadır. Bu yapı, yosunsu lifler tarafından uyarılır ve Purkinje hücreleri ($PC \in \mathbb{R}^N$) tarafından baskılanmaktadır:

$$\frac{dDCN}{dt} = -DCN + W_{mf-dcn} MF - W_{pc-dcn} PC \quad (4.5)$$

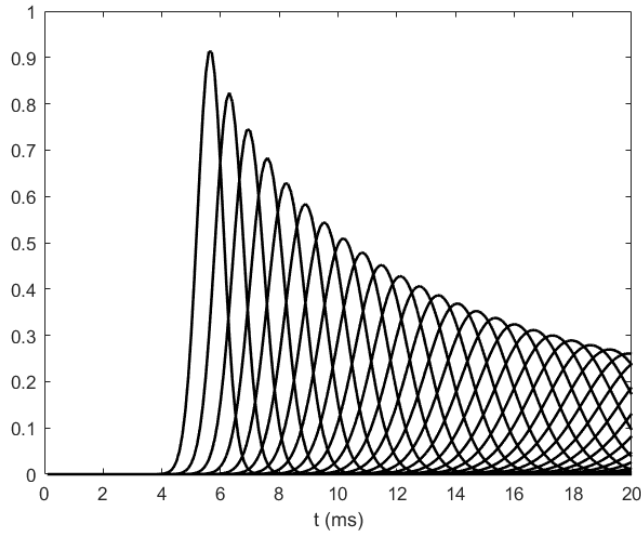
Burada, $W_{mf-dcn}(i, j) = 2 \in \mathbb{R}^{5 \times N}$ iken W_{pc-dcn} boyutu $I \in \mathbb{R}^{N \times N}$ olan birim matristir. Granüler katman, PC birimlerini uyarır ve bu da dolaylı olarak DCN'yi baskılar:

$$PC = W_{gc-pc} GC \quad (4.6)$$

Granüler katman, (Narain ve diğ. 2018)'de olduğu gibi heterojen Gauss çekirdeklerinden oluşan zamansal bir baz kümesi ile temsil edilmektedir:

$$g_i(t) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma_{basis_i}^2}} e^{\frac{-(t-t_i)^2}{2\pi\sigma_{basis_i}^2}} \quad (4.7)$$

Granüler birim GC_i 'ye ait olan kernel, zaman boyunca $g_i(t)$, hazırlık aktivitesinin başlangıcından itibaren t_i zamanında en yüksek değerine ulaşır (Şekil 4.3). Her birimin değeri, $t_i = 5 + (t_{max} - 5)(i/N_{gc})$ olarak belirlenmiştir. Burada, $t_{max} = 1300$ ms ve granüler birimlerin sayısı $N_{gc} = 2500$ 'dür. Kernel genişlikleri de birimlerin indeksine bağlı olarak $\sigma_{basis_i} = 0.2\sigma_0 t_i/t_{max}$ şeklinde belirlenir. Simülasyonlar sırasında σ_0 parametresi 500 ms olarak ayarlanmıştır.



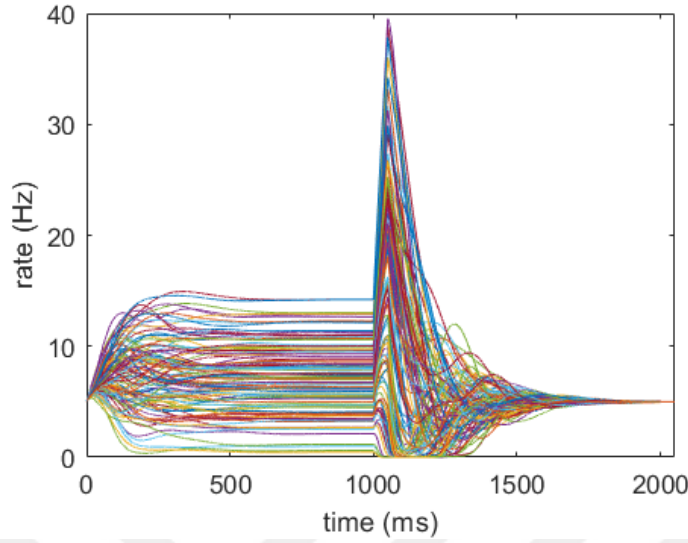
Şekil 4.3: Granüler birimlerin heterojen zamansal baz kernelleri.

Granüler katmandaki birimlerin zaman içindeki aktivitesi, çekirdek $g_i(t)$ ve yosunsu lifler (MF'ler) aracılığıyla iletilen duyuşal girdiye bağlıdır:

$$GC_i(t) = g_i(t) \sum_{j=1}^5 W_{mf-gc}(i, j) MF_j \quad (4.8)$$

Granüler katman ile Purkinje tabakası arasındaki bağlantılar plastiktir. W_{gc-pc} bağlantıları, inferior olive nöronlarından (IO) gelen yönlendirici sinyaller ve granüler nöronların aktiviteleri doğrultusunda güncellenir. IO birimleri, M1 birimlerinin hazırlık aktivitesinin istenen başlangıç koşullarından sapmasına bağlı olarak ikili hata sinyalleri üretir.

$$IO_i(t) = \begin{cases} 1 & , r_i^d - r_i(t) \\ 0 & , otherwise \end{cases} \quad (4.9)$$



Şekil 4.4: Tek deneme için 1000 ms hazırlık süresine sahip kortikal aktivite. Fazık talamus girişi 50 ms sürer ve kalan 1000 ms'lik süre hareket icra zamanı olarak sürdürülmektedir.

Bu basit plastisite kuralında, granül hücre aktiviteleri, IO aktivitesinin varlığında uzun dönem depresyona (LTD) yol açar. Buna karşılık, IO girişi olmadığında uzun dönem kuvvetlenme (LTP) gerçekleşir (Medina ve diğ. 2000; Naveros ve diğ. 2019).

$$\begin{aligned} \Delta_{LTD-W_{gc-pc}}(i, j) &= \alpha GC_i IO_j \\ \Delta_{LTP-W_{gc-pc}}(i, j) &= \beta GC_i \end{aligned} \quad (4.10)$$

$\alpha = 0.002$ parametresi, LTD için plastisite oranını ve $\beta = 0.001$ parametresi, LTP için plastisite parametresini temsil eder. LTP ve LTD güncellemelerine ek olarak, ağırlıkların yavaşça başlangıç değerlerine dönmeye yardımcı olan bir toparlanma (recovery) plastisite bileşeni de eklenmiştir:

$$\begin{aligned} \Delta_{rec-W_{gc-pc}} &= \gamma(W_{gc-pc}^{init} - W_{gc-pc}) \\ \Delta_{W_{gc-pc}} &= \Delta_{LTP-W_{gc-pc}} - \\ &\quad \Delta_{LTD-W_{gc-pc}} + \Delta_{rec-W_{gc-pc}} \end{aligned} \quad (4.11)$$

Burada, $\gamma = 10^{-6}$ parametresi toparlanma bileşeninin yakınsama oranıdır. Tüm GC-PC sinapslarının ağırlıkları başlangıçta 1 olarak atanmış ve eğitim süresince $[0, 10]$ aralığında kalmaları sağlanmıştır.

4.2 Uzanma Deneyi Prosedürü

Ağ, bir önceki çalışmada olduğu gibi merkezden dışa doğru uzanma görevi üzerinde test edilmiştir. Simülasyonlar sırasında kontrol edilen nesne olarak (W. Li & Todorov, 2004)'teki iki eklemlili kol modeli kullanılmıştır (Ek B). Her denemenin başlangıcında, iki eklemlili kol hedeflerin ortasında durmayı sağlayan eklem açısında konumlandırılmıştır ($\theta_{joint1} = 10, \theta_{joint2} = 143.54$). Beş hedef bulunmaktadır ve bu hedefler, başlangıç noktasından eşit mesafeye ($d = 0.2m$) yerleştirilmiştir. Hedef i , açı yönünde $(0.4i - 0.7)\pi$ konumundadır. Hazırlık aktivitesi sırasında hedeflerden biri gösterilmektedir. Mevcut hedefle ilgili duyuşal girdi $s(i) = 5$ olarak ayarlanmaktadır.

Hazırlık periyodunun sonunda ($t = T_{prep}$) bir başlangıç işareti gösterilir ve talamik girdi ($I_{th} = 5r(T_{prep})$) süresi 50 ms boyunca etkinleştirilir. Talamik girdiyi takiben, uzanma davranışı sonraki 1000 ms boyunca gerçekleştirilir (Şekil 4.4). Her eklem için tork verileri $m(t) \in \mathbb{R}^2$ motor yürütme sürecinde, yinelenen M1 ağının iç dinamikleri ile ortaya çıkan geçici örüntülerden üretilir:

$$m(t) = W_o r(t) \quad (4.12)$$

burada $W_o \in \mathbb{R}^{N \times 2}$, M1 popülasyonunun doğrusal okuma matrisidir.

4.2.1 Doğrusal-okuma matris optimizasyonu

Okuma matrisinin optimizasyonu için Tikhonov regülarizasyon yöntemi kullanılmıştır (Golub ve diğ. 1999; Mannella & Baldassarre, 2015):

$$W_o = (R^T R + \lambda I)^{-1} (R^T Y) \quad (4.13)$$

$R \in \mathbb{R}^{5T \times N}$, beş farklı duyuşal giriş ve uzanma denemesi altında kortikal aktivitelerden oluşan birleştirilmiş matristir. Hazırlık aktivitesi süresi 1000 ms olarak belirlenmiştir.

Bu nedenle, M1, duyuşal girdi tarafından harekete geirilen premotor alandan etkilendiėi iin denge durumuna ulařmak iin yeterli zamana sahiptir. Ayrıca, optimizasyon, serebellum aėdan ıkarıldıėında yapılan durum iin gerekleřtirilmiřtir. Bu nedenle, serebellum giriřini temsil eden $I_{cb} \in \mathbb{R}^N$, optimizasyon srecinde hazırlık aktivitesi sırasında tm bileřenleri 5 Hz olarak ayarlanmıřtır, bu sayede DCN birimlerinin ortalama bazal aktivite deėerini almıřtır.

Diėer matris $Y \in \mathbb{R}^{5T \times 2}$ ise, Denklem (4.14)'te, beř hedefe ulařmak iin istenen tork verilerinin birleřtirilmiř zaman serisidir. T , her iki matris iin de 1000 ms hazırlık sresi, 50 ms talamik girdi ve 1000 ms hareket yrtme periyodu gz nnde bulundurularak 20500 olarak belirlenmiřtir, zaman adımı $dt = 0.1$ ms olarak alınmıřtır. Uzanma aktivitesine yalnızca fazik talamus aktivitesinden sonraki zamanda izin verilir. Bu nedenle, $m(t)$, $0 < t < 1050$ ms arası iin 0'dır. Uzanma iin doėrusal kol yrngeleri hedeflenmiřtir (Kao & Hennequin, 2019) ve her hedef iin istenen tork verileri, (Tokuda ve diė. 2013)'teki parametrelerle orantı-trev (PD) geri besleme denetleyicisi kullanılarak elde edilmiřtir. (Ek 2.0.1)

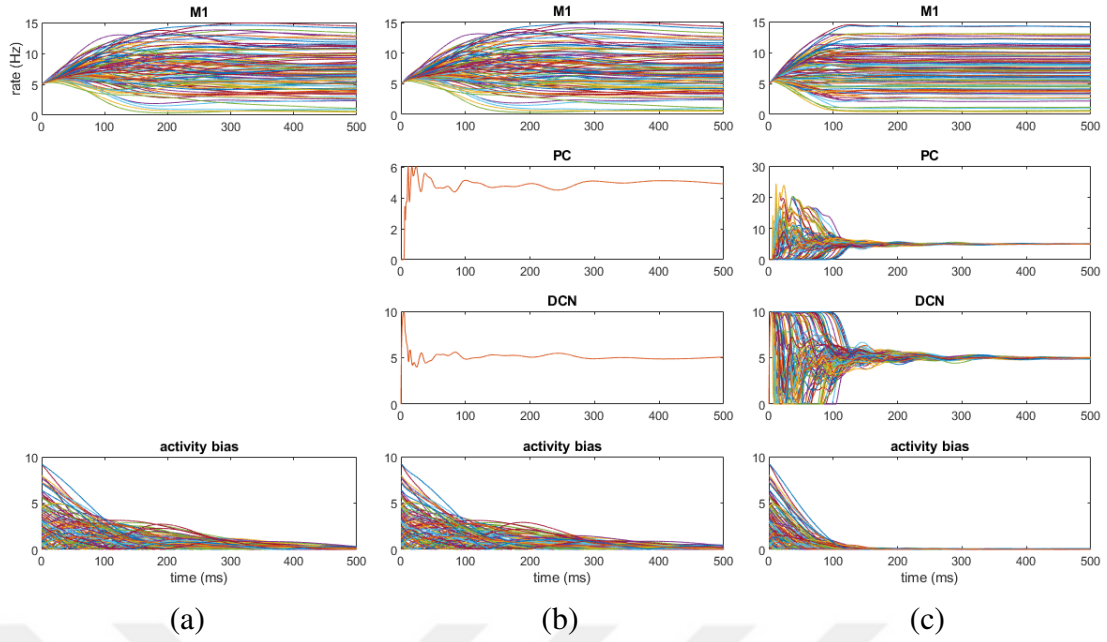
$$m_d(t) = K_p(\theta_d - \theta_s) + K_d(\dot{\theta}_d - \dot{\theta}_s) \quad (4.14)$$

θ_d ve θ_s hedef ve spontan aısal vektrlerdir. Denetleyici parametreleri $K_p = 100$ ve $K_d = 1$ 'dir.

4.3 Merkezden-Uzanma Grevi Sonuları

Serebellum olmadan okuma matrisinin regresyonu sonrasında, hazırlık periyodu konfigrasyonundaki M1'in denge durumları, farklı hedefler iin hedef bařlangı kořulları (r^d) olarak kaydedildi. Bu bařlangı kořulları, Denklem (4.9)'te olduėu gibi IO ynlendirici sinyallerini oluřturmak iin kullanıldı. Serebellum, rastgele hedef girdileri ve 1000 ms'lik bir hazırlık aktivitesi sresiyle 500 deneme boyunca eėitildi.

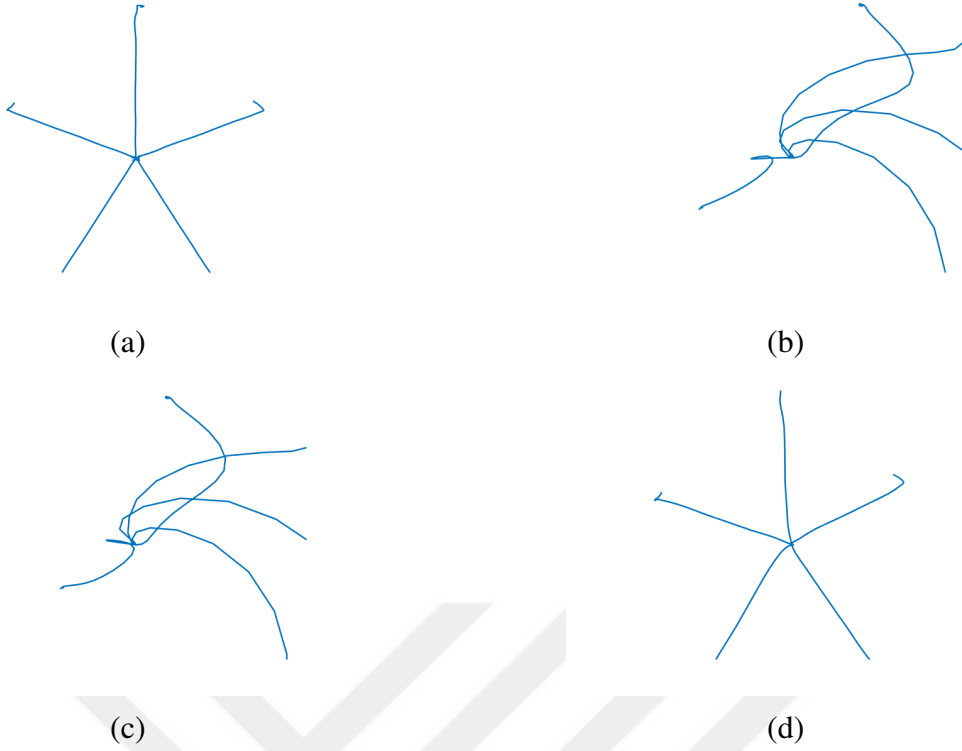
İstenen bařlangı kořulu ile M1'in spontane aktivitesi arasındaki farkın ortalama kare hatası, hazırlık aktivitesi sresi boyunca aktivite sapması olarak hesaplanmıřtır. řekil 4.5, bir deneme iin M1, PC ve DCN poplasyonlarının hazırlık aktivitesinin ilk 500 ms'sini ve M1'in aktivite sapması deėerini gstermektedir. Serebellum



Şekil 4.5: M1, PC ve DCN aktiviteleri, hazırlık aktivitesi periyodunun ilk 500 ms'si boyunca (a) lezyonlu serebellumun çıkarıldığı ağ, (b) kortiko-serebellum ağının ilk denemesi ve (c) 500. denemesi durumları için gösterilmiştir. Zaman içinde hedef korteks başlangıç koşullarından sapma değerleri altta verilmiştir.

ağdan çıkarıldığında, Şekil 4.5 (a)'da varsayılan aktivite sapması gözlemlenmektedir. Serebellum eklendikten sonra, M1 aktivite sapması değerleri hafifçe artar, çünkü PC ve DCN popülasyonları, M1'in hazırlık aktivitesine bir çeşit perturbasyon ekler (Şekil 4.5 (b)). İlk denemede oluşan bu negatif etkiye karşılık, eğitim prosedüründen sonra serebellum hazırlık aktivitesini iyileştirir ve M1'in istenen başlangıç koşuluna daha hızlı yaklaşmasına neden olur (Şekil 4.5 (c)).

Beş hedef için uzanma yörüngeleri aynı ağ konfigürasyonlarıyla gözlemlenmiştir. Yörüngede kaymayı önlemek için, hazırlık aktivitesinde $m(t)$, Kao ve diğ. (2021) çalışmasındaki gibi yapay olarak 0 olarak ayarlanmıştır. Şekil 4.6 (a), serebellum olmadığında 1000 ms hazırlık süresi ile uzanma yörüngelerini göstermektedir. Bu denemelerde kortikal aktivite tarafından üretilen veriler aynı zamanda okuma matrisinin optimizasyonu için kullanılmıştır. Uzanma görevi 300 ms hazırlık aktivitesi ile tekrarlandığında, hedeflere uzanma başarısız olmuştur (Şekil 4.6 (b)). Bunun başlıca nedeni, uzanma davranışına karşılık gelen korteks başlangıç koşuluna, Şekil 4.5'de gözlemlendiği gibi, M1 tarafından bu kadar kısa bir sürede yakınsama sağlanamamasıdır. Benzer bir başarısızlık, eğitimsiz serebellum ağı, 300 ms hazırlık



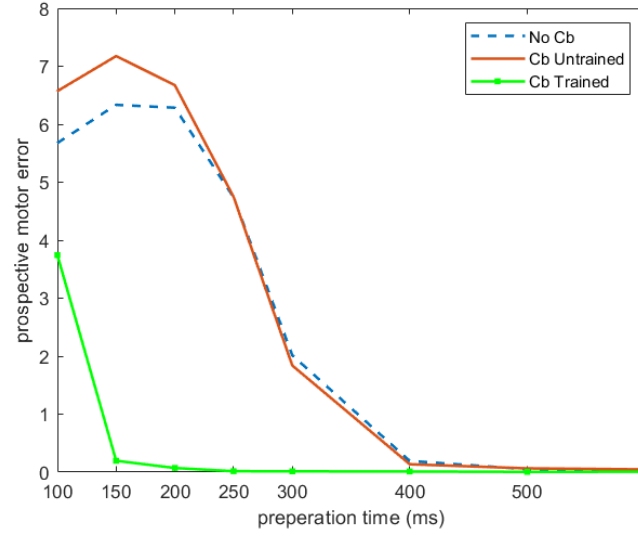
Şekil 4.6: Hazırlık periyodu (a) 1000 ms ve (b) 300 ms olarak belirlendiğinde serebellumun inaktif olduğu ağa ait uzanma denemeleri. (c) ve (d), sırasıyla kortiko-serebellum ağına ait, ilk ve 500. denemelerdeki 300 ms’lik periyotlara ait yörüngelerdir.

aktivite denemesinde de yaşanmıştır (Şekil 4.6 (c)). Ancak, eğitim tamamlandıktan sonra 300 ms’lik bir hazırlık aktivitesi, başarılı uzanma davranışları için yeterli olmuştur (Şekil 4.6 (d)).

Son olarak, görev, bir dizi hazırlık süresi için tekrar edilmiş ve prospektif motor hata değerleri (ϵ_p) daha ileri analiz için hesaplanmıştır. Hata analizi için önceki çalışmada olduğu gibi, üretilen ve istenen tork verileri arasındaki farkın enerjisinin, tork verilerinin enerjisine oranı kullanılmıştır.

$$\epsilon_p = \frac{\int_0^\infty \|m(t) - m_d(t)\|^2 dt}{\int_0^\infty \|m_d(t)\|^2 dt} \quad (4.15)$$

Şekil 4.7’deki sonuçlar, önceki testlerle tutarlıdır. Serebellumun çıkarıldığı ağ durumunda, uzanma davranışı ancak 400 ms’lik bir hazırlık süresi sonrasında makul bir şekilde gerçekleştirilebilir. Serebellum dahil olduğunda ise, DCN perturbasyonu nedeniyle varsayılan ağ sonuçlarından küçük bir sapma gözlemlenir.



Şekil 4.7: Serebellumsuz ağ (kesikli çizgi), eğitilmemiş (düz çizgi) ve eğitilmiş (noktalı çizgi) kortiko-serebellum ağları için prospektif motor hata analizi.

Eğitim sonrasında, 150 ms'den uzun hazırlık aktivite süreleriyle makul sonuçlar elde edilebilmiştir.



5. SONUÇLAR ve ÖNERİLER

Bu tez çalışması motor kontrol ve öğrenmeye dönük üç alt çalışma başlığında değerlendirilebilir. Yapılan çalışma ile Izhikevich modeli ile BG'ye ait bir SNN yapısı basit bir *Go/No-Go* görevinde kullanılmıştır. Loihi nöromorfik donanımında ilk defa karmaşık nöron davranışlarını gösterebilen bir nöron modelinin kullanılması açısından bu çalışma önem arz etmektedir. İkinci olarak yine BG'nin popülasyon dinamiğine dayalı bir motor kontrol görevinde korteks aktivitesini yükseltici görevi üzerine bir çalışma gerçekleştirilmiştir. Bu da dopaminin hareket başlangıcıyla ilişkilendirilmesi ve popülasyon dinamiği bakış açısından bir köprü kurma imkanı sunmuştur. Son olarak, popülasyon dinamiği bakış açısından motor öğrenmenin nasıl gerçekleşebileceğine dair yeni bir bakış açısı sunan kortika-sebellum ağı ile duyu-motor öğrenme modeli ile tez çalışması sonlandırılmıştır.

5.1 Genel Sonuçlar

Çalışmanın ilk kısmında, Loihi 2'nin büyük, biyolojik olarak gerçekçi sinir ağlarını çalıştırma konusundaki yeteneklerini performans ve enerji tüketimi açısından verimliliğini inceleyerek gösterdik. Loihi 2'nin esnekliği, mikro kodlar aracılığıyla çeşitli nöron modellerini desteklemesiyle öne çıkmaktadır.

Geniş dinamik davranış yelpazesi nedeniyle benzetimde Izhikevich nöron modelini kullanmayı tercih ettik. Loihi 2 donanımında bu modelin gerçekleşmesi çalışmanın yeniliklerinden biri olarak öne çıkmaktadır. Daha önce, yalnızca rezonatör davranışı üretebilen basitleştirilmiş rezonatör-ve-ateşle nöron modelleri Loihi 2 üzerinde uygulanmıştı (Frady ve diğ. 2022; Izhikevich, 2001). Bu çalışmada, patlama (bursting), çatırdama (chattering) ve geri sıçrama ile ateşleme (rebound spiking) gibi daha geniş bir hücre davranış yelpazesini destekleyen bir Izhikevich modeli versiyonu sunarak bir ilerleme ortaya konmuştur. Sabit noktalı aritmetiğin doğasında bulunan

sınırlamalara rağmen, on iki bitlik kesirli hassasiyet ile uygulamamız CPU tabanlı benzetimlere oldukça yakın sonuçlar verebilmiştir.

Enerji tüketimini karşılaştırdığımızda, Izhikevich model gerçeklemesinin dinamik güç açısından avantajlar sunduğunu, ancak LIF nöron modelinin hesaplama adımı başına daha enerji verimli olduğunu gördük. Bununla birlikte, Izhikevich modelinin çeşitli nöronal davranışları simüle edebilme yeteneği, bu tür karmaşıklığın gerektiği uygulamalar için cazip bir denge sunmaktadır. Ayrıca, donanımsal olarak hazır bulunan LIF nöronlarının aksine, Izhikevich modeli dopamin gibi nörotransmitterler tarafından dinamik olarak modüle edilebilir ve bu da esnekliğini artırmaktadır. Bu çalışmada Loihi 2 donanımı üzerinden bazal gangliyon nöral ağı kullanılarak bir Go/No-Go görevinin benzetimi de gerçekleştirilmiştir.

Gerçekleme süresince, Loihi 2 üzerindeki ağ bağlantıları ve sinaptik dinamiklerle ilgili bazı zorluklarla karşılaştık. Lava çerçevesinin ilk sürümleri, yalnızca *Dense* (yoğun) bağlantıları destekliyordu. Bu durumda var olmayan sinapsların dahi 0 ağırlık değeriyle benzetimi yapıyordu. Bu durum ayrıca ağı derlenerek donanımaya yüklenme süresini uzatmaktaydı. Daha sonraki sürümlerde *sparse* (seyrek) bağlantısalılığında desteklenmesi, derleme süresini önemli ölçüde iyileştirdi ve gereken nöroçekirdek (neurocore) sayısı açısından kaynak talebini azalttı.

İletkenlik tabanlı sinaptik dinamikleri (conductance based synaptic dynamics) donanımaya uyarlamak bir diğer zorluk oldu. Uyarıcı ve engelleyici akımlar arasındaki farkı gözeten daha ayrıntılı modellerin karmaşıklığı ve kaynak gereksinimleri nedeniyle basitleştirilmiş bir sinaptik model tercih edilmek zorunda kalındı. Sinaptik iletkenlik için, sabit kodlanmış LIF ağlarında da kullanılan basit, üstel olarak azalan dinamikleri kullandık ve benzetimde NMDA, AMPA, GABA gibi farklı reseptör türlerini göz önünde bulunduramadık (Chersi ve diğ. 2013).

Sonuç olarak, Loihi 2, biyolojik olarak gerçekçi sinir ağı uygulamalarını mümkün kılan esnek ve enerji verimli bir nöromorfik hesaplama platformu olarak öne çıkmaktadır. Lava çerçevesi gelişmeye devam ettikçe, Loihi 2'nin ileri düzey sinir ağı benzetimleri için potansiyelini daha da ortaya çıkarabileceği öngörülmektedir.

Gelecek çalışmalarda, biyolojik-esinli sinaptik dinamikleri daha derinlemesine incelemeyi ve uyarıcı ile baskılayıcı nöronların farklı rol ve davranışlarına odaklanmayı planlıyoruz. Bu farklar, biyolojik sinir ağlarının işlevsel özelliklerini yeniden oluşturmak açısından büyük önem taşımaktadır. NMDA (N-metil-D-aspartat), AMPA (α -amino-3-hidroksi-5-metil-4-izoksazolpropiyonik asit) ve GABA (Gama-aminobütirik asit) gibi çeşitli nörotransmitter reseptörlerinin etkilerinin benzetimi ile biyolojik-esinli ateşlemeli sinir ağlarının (SNN'lerin) gerçekliğini artırmayı hedefliyoruz. Bu tür ayrıntılı modellemeler, söz konusu ağların seçtiğimiz donanım platformlarında beyin benzeri özellikleri daha doğru biçimde yansıtmasını sağlayacaktır.

Ayrıca, gelecekteki çalışmalarımız, hızlı öğrenme (Piette ve diğ. 2020) ve seçici iletişim (Izhikevich ve diğ. 2003b) gibi gelişmiş sinirsel hesaplama paradigmalarını modellerimize entegre etmeyi de kapsayacaktır. Bu paradigmaların entegrasyonu, yalnızca teorik sinirbilim ile pratik uygulamalar arasında bir köprü kurmakla kalmayıp, aynı zamanda yapay zekâ, bilişsel bilim ve sinirbilim alanlarındaki karmaşık sorunlara çözüm bulmak için yeni araştırma alanları da açacaktır. Bu ileri düzey teorik kavrayışları somut hesaplamalı modeller ve simülasyonlara dönüştürerek, gerçek dünya problemlerini çözebilecek nöromorfik hesaplama teknolojilerinin geliştirilmesine katkıda bulunmayı amaçlıyoruz. Böylece yapay zekâ ve bilişsel modellemelere ait çalışmalara da yeni ufuklar açılacaktır.

Tezin ikinci alt başlığında, tekil nöron dinamiklerinden ayrılarak popülasyon kodlamasına dayalı bir bakış açısı izlenmiştir. Beyinde motor örüntülerin üretimini modelleme çabasında, motor kontrolü üzerine popülasyon dinamikleri perspektifi, büyük nöron gruplarının nasıl birlikte çalışarak koordineli hareketler ürettiğini anlamak için güçlü bir çerçeve sunmaktadır. Bu yaklaşım, odak noktasını bireysel nöronlardan nöron popülasyonlarının kolektif ve dinamik davranışlarına kaydırarak, beynin hareketi nasıl verimli ve sağlam bir şekilde kontrol ettiğine dair yeni anlayışlar sunmaktadır.

Motor kontrol, motor korteks popülasyonunun dinamikleri tarafından üretilen geçici davranışlar ile gerçekleştirilir. Popülasyon aktivitesinin yörüngesi, nöral birimlerin

sayısından çok daha düşük bir boyutta kalmaktadır. Hennequin ve diğ. (2014) çalışmasında, geçici aktivitenin yükseltilmesini sağlayacak şekilde bir kortikal ağ modeli optimize edilmiştir. Bu nedenle, uygun bir başlangıç koşuluyla hazırlık girdisi sonlandırıldıktan hemen sonra kortikal aktivite kuvvetlenir. Kao ve diğ. (2021) ve Logiaco ve diğ. (2021) çalışmalarında, talamus ve bazal gangliyonlar modellerine dahil edilmiştir. Ancak bu iki nöronal yapı, yalnızca bir açma-kapama anahtarı olarak donatılmıştır.

Bu çalışmada dikkate aldığımız ilk varsayım, korteks aktivitesinin, bazal gangliyonlar tarafından dopamin modülasyonu ile baskılanan veya disinhibe edilen talamik girişle artırıldığıdır. Önerilen görüşe göre, bazal gangliyonlar, hareket gerçekleştirme ile ilgili aktiviteyi değil, hazırlık durumundaki başlangıç koşullarıyla ilgili aktiviteyi kuvvetlendirir. Benzetimlerde ortaya konan deneysel paradigma, bu perspektife uygun olarak belirlenmiştir. Her deneme, bir hedef sunumu, bir hareket işareti (go cue) ve hareket başlangıcıyla işaretlenen üç aralığa ayrılmıştır. Fazik dopaminin hareket işaretinden hareket başlangıcına kadar salındığı varsayılmıştır. Bu şekilde, bazal gangliyonlar ve talamik aktivite, hareket sırasındaki geçici kortikal örüntüleri etkilemek yerine hazırlık aktivitesini kuvvetlendirebilir (Köhler ve diğ. 2024). Benzetimlerde, hareket başlangıcından önceki geçici kuvvetlendirme, önerilen modelle kortikal yinelenen ağ için bir optimizasyon yapılmadan gözlemlenebilmektedir (Şekil 3.5 ve Şekil 3.8.a). Ayrıca, fazik dopamin seviyelerindeki değişiklik, hareket başlangıcında kortikal aktiviteyi etkilemektedir. Bu paradigmada, dopamin hareket başlangıcından önce striatumun uyarılabilirliğini modüle ederek popülasyon aktivitesinde bir artışa neden olur (Şekil 3.9). Deneysel sonuçlar da bu varsayıma dair bazı kanıtlar sunmaktadır. Churchland ve diğ. (2012) 200 ms'lik jPCA analiz penceresini hareket başlangıcından 50 ms önce başlayan aralıkta belirlemişlerdir. Ayrıca, çoğu durumda, ölçülen kortikal aktiviteler hareket başlamadan önce başlarken, hareket başlangıcına kadar maksimum değerine de ulaşmaktadır. Bu görüş, Parkinson hastalığının bir belirtisi olan hareket başlatma zorluğu ile dopaminin motor aktiviteyi başlatmadaki rolü arasındaki bağlantıyı popülasyon dinamikleri perspektifinden ortaya koyabilir (Cavallo & Neumann, 2024). Dopamin seviyesinin azaldığı durumda

gözlemlenen monofazik ve polifazik aktivite azalması da bu iddiayı desteklemektedir (Şekil 3.6).

İkinci olarak, bu çalışma, çekirdeklerin farklı nöronal gruplarla modellenmiş olması nedeniyle önceki popülasyon dinamikleri modellerinden farklıdır. Önceki örneklerde, bu subkortikal sinir yapısı, talamus için basit bir anahtar gibi işlev gören tek bir birleşik nöron birimi grubu olarak modellenmiştir. Ancak, bu ağda Mannella ve Baldassarre (2015) çalışmasında olduğu gibi bütün çekirdeklerin bağlantı yapısı ayrı ayrı dahil edilmiştir. Burada, bazal gangliyonların, doğrudan ve dolaylı yollarla gerçekleşen itme-çekme mekanizmasının, korteksi istenen harekete ilişkin başlangıç koşuluna daha kolay ve sağlam bir şekilde ulaşması için denetim sağlamakta faydalı olabileceğini gösteriyoruz. Bu sebeple modelimizi, değişken hazırlık aktivite süresi ve gürültü miktarı altında bir uzanma görevinde test ettik. Bazal gangliyonlar ağdan çıkarıldığında ve daha kısa bir hazırlık süresi dikkate alındığında yüksek değişkenlik ve tutarsız uzanma başarımları gözlemledik (Şekil 3.13.a). Ayrıca, bazal gangliyonlar çıkarıldığında ağ, varsayılan gürültü koşulunda doğru uzanma davranışını gerçekleştirememektedir (Şekil 3.13.b). Ancak, CBGT ağının uzanma başarımı, gürültü varyansı önemli ölçüde arttığında bile tutarlı kalabilmektedir (Şekil 3.14). Son olarak, sadece-korteks ağı için daha yüksek genlikte hazırlık aktivitesi ile uzanma görevini tekrar ettik. Hazırlık aktivitesi arttıkça doğruluğun iyileştiğini gözlemledik. Öte yandan, CBGT ağı, daha zayıf hazırlık aktivitesiyle bile hareket aktivitesini daha doğru bir şekilde üretebilmektedir (Şekil 3.14). Ayrıca, motor öğrenme ile kortikostriyal plastisitenin ilişkisini göz önünde bulundurarak Doya, 2000; Doyon ve diğ. 2003, hareketi otomatikleştirmek, güvenilir bir hazırlık aktivitesi ile mümkün olabilir. Bu gelecek araştırma planları arasında yer almakla birlikte bu çalışmada böyle bir benzetime yer verilmemiştir.

Dikkate alınması gereken bir diğer nokta ise STN ve hiperdoğrudan yolağın motor kontrol üzerindeki etkisidir. Önerilen çalışmanın paradigmasında, fazik dopamin, striatonigral yol üzerinden talamusun disinhibisyonuna neden olur. Talamus korteksi uyarır ve korteks, kortiko-striatal bağlantılar üzerinden striatumda daha fazla uyarılmaya neden olur. Dopamin salınımı sonlandırıldığında, talamus aktivitesinin azalması ve korteksin yalnızca kendi dinamiklerine göre davranması beklenir. Ancak,

kortiko-striatal bağlantılardaki pozitif geri besleme nedeniyle, ağ, bir şelale gibi artış gösteren aktivite ortaya koyabilir. Modelde, talamusun yeniden baskılanmasının STN ile sağlandığını gözlemledik. Korteks, hiperdoğrudan yol aracılığıyla STN'yi uyarır ve STN, SNr'yi uyararak, fazik dopamin salınımı ve hareket başlangıcı sonrasında talamusu tekrar baskılar. Kortikal popülasyon dinamiklerinin yay dinamiği analojisini göz önünde bulundurarak (Michaels ve diğ. 2016), yay (korteks) üzerinde uygulanan kuvvetin (talamus), bir menteşe ile yerinde tutulan bir yay kutusuna (SNr) benzediğini söyleyebiliriz. Menteşe bir darbe ile serbest bırakıldığında (fazik dopamin salınımı) kuvvet serbest kalır ve yayı çeker. Ardından, kuvvet ile yay arasındaki bağlantı bir makasla kesilir (STN) ve yay kendi başına salınmaya başlar.

Bu modelin, çoğunlukla birincil motor korteksini etkileyen dorsal bazal gangliyonlara odaklandığına dikkat edilmelidir. Premotor korteksin hazırlık aktivitesiyle ilişkili olduğu, birincil motor alanın ise motor davranışın icrasında rol oynadığı yaygın olarak kabul edilmektedir (Churchland ve diğ. 2006; Cisek ve diğ. 2003; Perich ve diğ. 2018). Sonuç olarak, bazal gangliyonlar, diğer paralel döngülerde hazırlık aktivitesinin oluşumunda rol oynayabilir.

Ayrıca, bu çalışma, çoğunlukla dorsal striatuma projeksiyon yapan SNc kaynaklı fazik dopaminle ilgili hipotezi sunmaktadır. Motor davranışların alışkanlığa dönüştürülmesi veya ardışıl icrası, bazal gangliyonlarda pekiştirmeli öğrenme ile ele alındığında, Ventral Tegmental Area (VTA) tarafından salınan ve bazal gangliyonların ilişkisel ve limbik bölgelerine projekte olan dopaminin de SNc'ye ek olarak çerçeveye dahil edilmesi gerekir (Leemburg ve diğ. 2018). VTA, esasen ödül sunumu veya ödül beklentisi ile aktive olmaktadır (Howe & Dombeck, 2016). Her halükarda, popülasyon dinamikleri yaklaşımı, bazal gangliyonların karar verme ve ödül tabanlı öğrenme gibi farklı süreçlerdeki rolünü anlamaya yardımcı olacaktır.

Tezin son alt başlığında, popülasyon dinamikleri bakış açısıyla uyumlu bir kortikoserbellar ağa yönelik bir duyumotor öğrenme paradigması sunuyoruz. Burada serebellum, optimal kontrol teorisi çerçevesinde, hazırlık aşamasındaki aktiviteyi iyileştirmeyi öğrenerek, motor korteksin hareket için gereken başlangıç koşullarına daha kısa sürede ulaşmasını sağlamaktadır.

Çalışmada kullanılan ağın motor korteksin birincil kısmını temsile eden bir yinelemeli sinir ağı (RNN) ve serebellumu temsil eden ileri beslemeli bir yapı olmak üzere iki ana bileşeni bulunmaktadır. Dinamik bir sistem olarak RNN, hazırlık aşamasında soyut bir premotor alandan ve serebellumdan gelen duyuşal verilerle ilgili girdileri alır. İstenen başlangıç koşuluna ulaşıldıktan sonra, yürütme aşamasında iç dinamikleri aracılığıyla harekete ilişkin sönümlenen salınımsal bir örüntü üretmektedir.

İlerleyen aşamalarda, serebellum, istenen başlangıç koşuluna yönelik kortikal aktivite sapmasını öğretici bir sinyal olarak inferior olive (IO) grubu aracılığıyla alır. Hatayı en aza indirmek için paralel life ait sinapslar güncellenir. Bu noktada, granüler tabakadaki temel çekirdekler (basis kernels), zamansal bir öğrenmeyi mümkün kılmaktadır.

Dikkat edilmelidir ki, bu duyu-motor öğrenme süreci yeni bir motor beceri kazanmaktan ziyade, hazırlık aktivitesi için gereken süreyi azaltarak davranışı kolaylaştırır. Bu tür bir öğrenme, hâlihazırda gerçekleştirilebilen davranışların otomatikleşmesiyle daha yakından ilişkilidir. Bu tür bir otomatikleşme, içsel motivasyonla yönlendirilen tekrarlar yoluyla sağlanabilir. Klavyede yazı yazmak, böyle bir otomatikleşmeye basit bir örnek olabilir. Öte yandan, hareketi sağlayan örüntüler arasındaki hazırlık sürelerinin daha kısa olması gerektiğinden bu süreç aynı zamanda ardışıl (sequence) öğrenmeye de katkı sağlayabilir (Logiaco ve diğ. 2021). Çalışmada, benzetim süresi göz önünde bulundurularak granüler tabaka birimlerinin sayısı 2500 ile sınırlandırılmıştır. Ancak, prospektif motor hatanın granüler hücre sayısı ile yakından ilişkili olduğu gözlemlenmiştir. Mevcut yapılandırma, 150 ms'den uzun hazırlık süresine sahip denemelerde başarılı erişim sonuçları verse de, hedef sayısının artırılması durumunda öğrenme başarısı azalabilir. Bu durumda, daha büyük bir granüler tabaka kullanmak sorunu çözebilir.

İkinci olarak, granüler birimleri temsil eden zamansal baz kerneller, ağın performansını etkileyebilir. Bu çalışmada, basitlik adına, hazırlık süresince DCN ortalama aktivitesinin durağan kalmasını sağlayacak şekilde bir kernel seti seçilmiştir. Ancak Narain ve diğ. (2018), bir zamanlama görevi kapsamında Gauss çekirdeğinin farklı

parametrelerini incelemiş ve bu parametrelerin ağın performansını etkilediği sonucuna varmışlardır.

Ayrıca, bu çalışmada ağın tek plastik sinapsları granül hücre (GC) ile Purkinje hücresi (PC) arasındaki bağlantılardır. Ancak serebellum kaynaklı öğrenmeye katkıda bulunan başka plastik bağlantıların da var olduğu bilinmektedir (Antonietti ve diğ. 2018). Naveros ve diğ. (2019), vestibulo-oküler refleks (VOR) adaptasyonunun pekiştirilmesinde mossy fiber (MF) ile derin çekirdek nöronları bağlantısındaki plastisiteyi çalışmalarına dahil etmişlerdir. Bu tür bir plastisite, Medina ve diğ. (2000) çalışmasında öne sürüldüğü gibi, bu çalışmada erken hazırlık aktivitesi için kısa gecikmeli bir yanıt sağlayabilir.

Ağda, serebellumun tek dinamik bileşeni derin serebellum çekirdekleridir (DCN). Bu yapının zaman sabiti oldukça küçük olduğundan, serebral kortekse neredeyse gecikmesiz bir şekilde katkıda bulunur. Ancak gecikme koşulları altında iyileştirmenin başarısı, ağ için hala açık bir sorudur ve daha ayrıntılı olarak analiz edilmelidir. Çalışmanın bir diğer yönü de, duyu-sal-hareket ilişkisinde bir değişiklik olması durumunda yeniden adaptasyon görevlerinde ağın performansını artırmak olabilir (Smith ve diğ. 2006).

Son olarak, yukarıda da belirtildiği gibi, bu çalışma hâlihazırda repertuarda bulunan becerilerin iyileştirilmesi ile ilgilenmektedir. Bu nedenle, birincil motor korteksin çıkış (read-out) matrisinin optimizasyonu duyu-motor öğrenmenin bir parçası olarak ele alınmamıştır. Ayrıca, çevresel sinir sistemi ve kas-iskelet sistemi de bu çalışmanın kapsamı dışında bırakılmıştır.

Bu çalışma, genel olarak tersine mühendisliğe dayanan nöral birim ve mikro devre modellerinin oluşturulması ile beyni anlama çabasını içermektedir. Diğer yandan, beyin ve sinir sistemine daha geniş bağlantısallık bakış açısıyla yaklaşan sanal beyin modelleri de tamamlayıcı bir rol üstlenir. Olağan Durum Ağı'nın (Default Mode Network) karşıtı olarak Aksiyon Durum Ağı (Action Mode Network) perspektifini öneren Dosenbach ve diğ. (2025) çalışması bunun en güncel ve güzel örneklerinden biridir. Dosenbach ve diğ. (2025), bu çalışmada sunulan kortiko-bazal ganglia ve kortiko-serebellum devrelerinin evrimsel olarak aksiyonu önceleyen beynin aksiyon

durum ağının bir alt bileşeni olduğunu ileri sürmektedir. Böyle bir bakış açısı önceki bölümlerde gönüllü hareketin başlatılabilmesi için hazırlık aktivitesi süresince ağa sunulan yapay kortikal girdinin kaynağının anlaşılabilir bir şekilde gerçekleştirilmesini sağlayabilir. Bunun yanında, bazal gangliyonların ventral bölgesi ile bütüncül bir hedefe yönelik davranış modellenmesinde ödül merkezi olarak görülen ventral tegmental bölgeyi harekete geçiren yapıyı da anlamak aksiyon durum ağı ile mümkün olabilir.

Memelilerin ve daha özelinde insanların gelişimsel evrelerinin araştırılması, popülasyon dinamiği bakış açısı ile uyumlu olabilecek motor öğrenme paradigmalarının ilerletilebilmesi için önemli fikirler sunabilir. Bu kapsamda, rastgele motor davranışlardan hedefe yönelik ve otomatikleştirilmiş davranışlara evrilen motor öğrenme süreci için ventrodorsal bir kortiko-bazal ganglia-talamus döngü modeli önerisi ileriye dönük bir araştırma konusu olarak önerilmiştir.

5.2 Rastgele Davranışlara Dayalı Bir Motor Öğrenme Modeli Önerisi

Motor öğrenmeye ilişkin teorik ve deneysel çalışmalarda yaygın olarak kullanılan görevlerde performansı ölçülen uzanma ve tutma gibi yetilerin birçoğu insanların henüz ilk yıllarında kazanılmaktadır. Bu sebeple hem sinirbilim modellemelerinde hem de robotik çalışmalarında yeni doğmuş bebeklerin duyu-motor evrelerinden sıkça esinlenilmektedir (Caligiore ve diğ. 2008; He & Ogmen, 2021; Houbre ve diğ. 2021). Piaget'nin, birincil dairesel reaksiyonlar (primary circular reactions) hipotezine göre yeni doğan bir bebek emme, tutma, yönelme (rooting) gibi bazı reflekslerle dünyaya gelir. Bu davranışlar farklı canlılar için genelde beslenme ve/veya hayatta kalma işlevini minimal düzeyde yerine getirebilecek şekilde farklılık gösterebilir. Örneğin yeni doğmuş yavru kuşlar için bu refleksif hareket ağızlarını açarak yukarı kaldırma eylemidir. Böylece anneleri topladıkları böcekleri ağızlarına koyarak onların beslenmesini sağlayabilir. Reflekslerin dışında yeni bir motor davranışın repertuvara katılabilmesi için canlı önce bir hedef gözetmeksizin rastgele motor davranışlar (motor babbling) göstererek bunların etkileri ile aksiyonları ilişkilendirmeye başlar. Caligiore ve diğerleri, çalışmalarındaki bu evreyi aşağıdaki adımlarla açıklar (Caligiore ve diğ. 2008):

1. Henüz yapılandırılmamış rastgelelik içeren motor örüntüler üretilir.
2. Hebbian – öğrenme aracılığıyla aksiyonlar ve algılanan sonuçlar ilişkilendirilir.
3. Sonuçlara ait dahili temsiller dış etkilerin de yardımıyla (daha önceden tutulmuş bir nesnenin görseli) kısmen de olsa tekrar aktif hale getirilir ve arzulanan sonuçlara dönüştürülür ki buna artık hedef denilebilir.
4. Önceden “aksiyon-etki” sıralaması ile gerçekleşen bu ilişkisellik arzulanan sonuçların aktif hale gelmesiyle gerçekleşen aksiyon ile birlikte “etki-aksiyon” sıralamasına evrilir.

Yukarıdaki anlatımla paralel olarak öğrenmenin farklı fazlarında striatumun davranışını yorumladıkları çalışmalarında Cataldi ve diğerleri, motor öğrenmeyi dört fazda incelemiştir (Cataldi ve diğ. 2022):

1. Bir hedef içermeyen motivasyon ile yönetilen rastgele davranışlar evresi.
2. Motor aksiyonun bir hedef ile ilişkilendirildiği sezgisel davranışlar dönemi.
3. Hedef çıktıya göre motor davranışın optimize edildiği evre.
4. Davranışın hedefe-yönelik aksiyondan alışkanlığa ya da yeteneğe dönüştüğü evre.

Beklendiği üzere ilk fazda davranışlar oldukça fazla çeşitlilik gösterir ve var olan davranışlardan faydalanmaktansa (exploitation) yeni davranışlar keşfedilir (exploration). Dördüncü faza yaklaştıkça davranışlar daha kesinlik kazanır ve son evrede ödül politikası değişse de davranış değişikliğinin gerçekleşmesi daha zordur. Fazlar arasında bir başka farklılık striatum üzerinden ifade edilmiştir. İlk fazda motivasyon ile yönetilen rastgele motor davranışlar evresinde striatumun ventral bölgesi daha fazla aktivite gösterirken davranışın bir alışkanlığa dönüşme sürecinde kontrol giderek dorsal striatum bölgesine kaymaktadır. Öncelikle bu anlatı önceki çalışmalarda ileri sürülen paralel kortiko-striatal döngüler açısından tutarlıdır (Alexander ve diğ. 1986). Limbik döngüyü (ventral kısım) motivasyon ve duygularla ilişkilendiren çalışma anterior kısmı aksiyon-çıktı arasındaki ilişkisellikle

ve dorsal döngüyü ise duyu-motor davranışlar ve alışkanlıklarla ilişkilendirmektedir. Ventral-dorsal yönündeki bu aktivite kayması Penhune ve diğerlerinin motor ardışıl öğrenme çalışmasıyla da paralellik içermektedir (Penhune & Steele, 2012).

Motor öğrenme süreçlerinin modellenmesini hedefleyen bu öneride de yukarıda bahsedilen çalışmalara benzer biçimde gelişimsel bakış açısı ile rastgele motor davranışlardan hedefe-yönelik aksiyonların üretildiği bir öğrenme süreci hedeflenmektedir. Önerilen modelde efektörler (nöral uyarıma tepki veren organ, kas grupları vb.) örüntüleri M1 korteks üzerinden almaktadır. Yine Pmd hücreler davranışların hazırlanmasında ve rastgele davranışların üretilmesinde rol almaktadır. Bazal çekirdek devreleri ise motivasyon, aksiyon-çıktı ilişkilendirmesi ve en sonunda hedefe yönelik davranış geliştirme fazlarında kortekse etki etmektedir. Penhune ve Steele (2012) ve Cataldi ve diğ. (2022) çalışmalarına benzer biçimde bu modelde de ventral-dorsal yönde bilgi akışı içeren bir yapı hedeflenmektedir. Haber tarafından öne sürülen striatonigral yolakların spiral bağlantısallığı bu yapının oluşturulmasında görev alabilir (Haber ve diğ. 2000; Haber, 2022). Yukarıdaki anlatıya uygun olarak önerinin ilk parçasında rastgele motor davranışların üretilmesindeki zorluklardan ve bu zorlukların aşılması için önerilen yöntemlerden bahsedilmektedir. Diğer kısımda ise dopaminin aksiyona ve öğrenmeye etkileri göz önüne alınarak motor örüntüleri üreten korteks yapıları ile bazal çekirdek devrelerinin ilişkilendirildiği bir model ortaya konmuştur.

5.2.1 Motor davranış çeşitliliği için bir korteks modeli

Merkezi sinir sistemine sahip bir canlıda bir efektörün davranışındaki çeşitlilik efektöre etkiyen nöronların aktivitesindeki zamansal düzensizlik ile ilişkilendirilir (Darshan ve diğ. 2017). Bir sinir ağının dengeli uyarım-baskılama rejiminde (balanced excitation-inhibition) ve tamamen rastgele bağlantısallığa sahip bir şekilde oluşturulması, ağdaki hücrelerin bir uyarı altında düzensiz bir şekilde ateşlemesini sağlar. Ancak düzensiz ateşleyen hücreler tamamen farklı presinaptik hücre alt kümeleri tarafından uyarıldığından (ya da baskılandığından) ağdaki hücrelere ait ateşleme zamanları arasındaki ilinti oldukça zayıftır.

Rastgele bağıntısallığa sahip bir ağ içerisinde, bir efektöre ya da ileri-yolda başka bir nöron grubuna etkidiği düşünülen bir hücre alt grubunun popülasyon aktivitesi incelendiğinde büyük sayılar yasası gereği (law of large-numbers) popülasyon davranışının oldukça tekdüze ve küçük genlikli dalgalanmalara sahip olması beklenir. Büyük sayılar yasası, herhangi bir rastgele değişkene ait birbirinden bağımsız deneyler sonucu elde edilen değerlerin ortalamasının deney sayısı arttıkça değişkenin dağılımının ortalamasına yakınsayacağını söyler.

Ateşleyen hücreler birbirlerinden bağımsız olmasa da bağlantısallıktaki rastgelelikten ötürü ateşleme zamanlarında ortaya çıkan ilintisizlik geniş ölçekli bu ağlarda büyük-sayılar yasasının etkisinin ortaya çıkmasına sebep olur. Bu da ağın dışarıdan bir etki olmadıkça ya da bağlantısallıktaki simetri bozulmadıkça, davranışın çeşitlenmesinin mümkün olmayacağını gösterir (Pyle & Rosenbaum, 2017). Daha basit bir bakış açısıyla popülasyon davranışının daha yüksek genlikli dalgalanmalar gösterebilmesi için efektöre ya da diğer popülasyonlara etkiyen hücrelerin ilintili biçimde ateşlenmesi sağlanmalıdır (Darshan ve diğ. 2017). Hücrelerin belirli bir frekansta osilasyon gösteren girdiler altında senkronize olması bu ilintiyi sağlamanın yollarından biri olabilir (Kohn ve diğ. 2020; Tiesinga ve diğ. 2008).

Hücreler arası ilintiyi kurmanın diğer bir yolu ise ağı oluştururken uzaklığa bağlı (distance-dependent) bir bağlantısallık yöntemi tercih etmektir. Bu ağ modellerinde hücreler bir doğru, bir düzlem ya da üç boyutlu bir uzayda konumlandırılırlar. Uzamsal olarak konumlandırılan hücrelerden birbirlerine yakın olanların bağlantı kurma olasılıkları daha yüksek iken uzak olanların bağlanma ihtimalleri düşüktür. Böylece birbirlerine yakın hücreler düzensiz aktivite gösterebilirler de birlikte ateşleme olasılıkları fazla olur ve ateşleme zamanlarındaki ilintiler daha güçlüdür. Böylece Erdős-Renyi bağlantısallığına sahip hücrelere göre dalgalanmaların genlikleri artar ve daha güvenilir örüntüler üretirler (Pyle & Rosenbaum, 2017). Darshan ve diğerleri çalışmalarında, aynı efektöre etkiyen hücrelerin uzamsal olarak birbirine yakın olsalar da ateşleme zamanlarındaki ilintinin güçlü olabilmesi için aynı zamanda benzer uyaranlar tarafından uyarılmaları gerektiğini ileri sürmüşlerdir (Darshan ve diğ. 2017). Çalışmalarında aynı efektöre etkiyen M1 korteks hücrelerinin belirli oranda premotor korteksin ortak hücrelerinden girdi almasıyla motor davranışta yüksek

genlikli dalgalanmalar elde edilebileceğini göstermiş, dolayısıyla kuş cıvıltılarının üretilmesinde ya da bebeklerdeki motor mırıldanması (motor babbling) için bu topografik organizasyon gerekliliğini öne sürmüşlerdir. İleriye yönelik araştırmalarda da (Darshan ve diğ. 2017; Pyle & Rosenbaum, 2017) çalışmalarında olduğu gibi motor davranış çeşitliliğinin gösterilebilmesi için oluşturulacak ağın sahip olması gereken üç özellik belirlenmiştir:

- Ağ düzensiz nöron ateşlemelerinin gerçekleşebilmesi için dengeli uyarım-baskılama rejimine sahip olmalı.
- M1 korteksine ait bağlantısallık Erdős-Renyi türünde değil uzaklığa bağımlı biçimde gerçekleştirilmeli.
- Sistemde topografik organizasyon korunmalı, dolayısıyla aynı efektöre etkiyen hücreler ileri yol üzerinde ortak girdilere sahip olmalı.

Bu kapsamda motor çeşitliliğin gözlemlenebilmesi adına (Darshan ve diğ. 2017; Pyle & Rosenbaum, 2017) çalışmasındaki Pmd ve M1 yapılarını içeren bir korteks modeli kullanılabilir.

5.2.2 Bazal ganlia devreleri ile motor rastgeleliğinin ilişkisi

Rastgele davranışların hedefe-yönelik ve otomatize davranışlara dönüştürülmesi sürecinde korteks, bazal gangliyonlar ve serebellumun katkısı bulunmaktadır (Bostan & Strick, 2018; Doya, 2000; Doyon ve diğ. 2003). Ancak bunların etkisi birbirinden oldukça farklıdır. Yavru kuşlarda LMAN bölgesindeki (memelilerde Pmd bölgesinin homologue) lezyonlar olgunlaşmamış cıvıltı ses stereotiplerine sebebiyet verirken, Area X (bazal gangliyonların homologue) lezyonları ise cıvıldaama değişkenliğinin zaman içerisinde azalmasını ve otomatize cıvıldamaların ortaya çıkmasını önlemektedir (Woolley & Kao, 2015). Bu açıdan, yukarıda bahsedilen Pmd-M1 modeli de dikkate alındığında premotor korteksin özellikle yaşamın ilk yıllarında davranışın çeşitlendirilmesinde rol oynadığı söylenebilir. Ancak bazal çekirdek devrelerinin etkisi ile alakalı fikir yürütmek o kadar da kolay değildir. Bu öneride striatumun ventral ve dorsal bölge aktivitelerinin davranış çeşitliliğine farklı etkilerde bulunduğunu

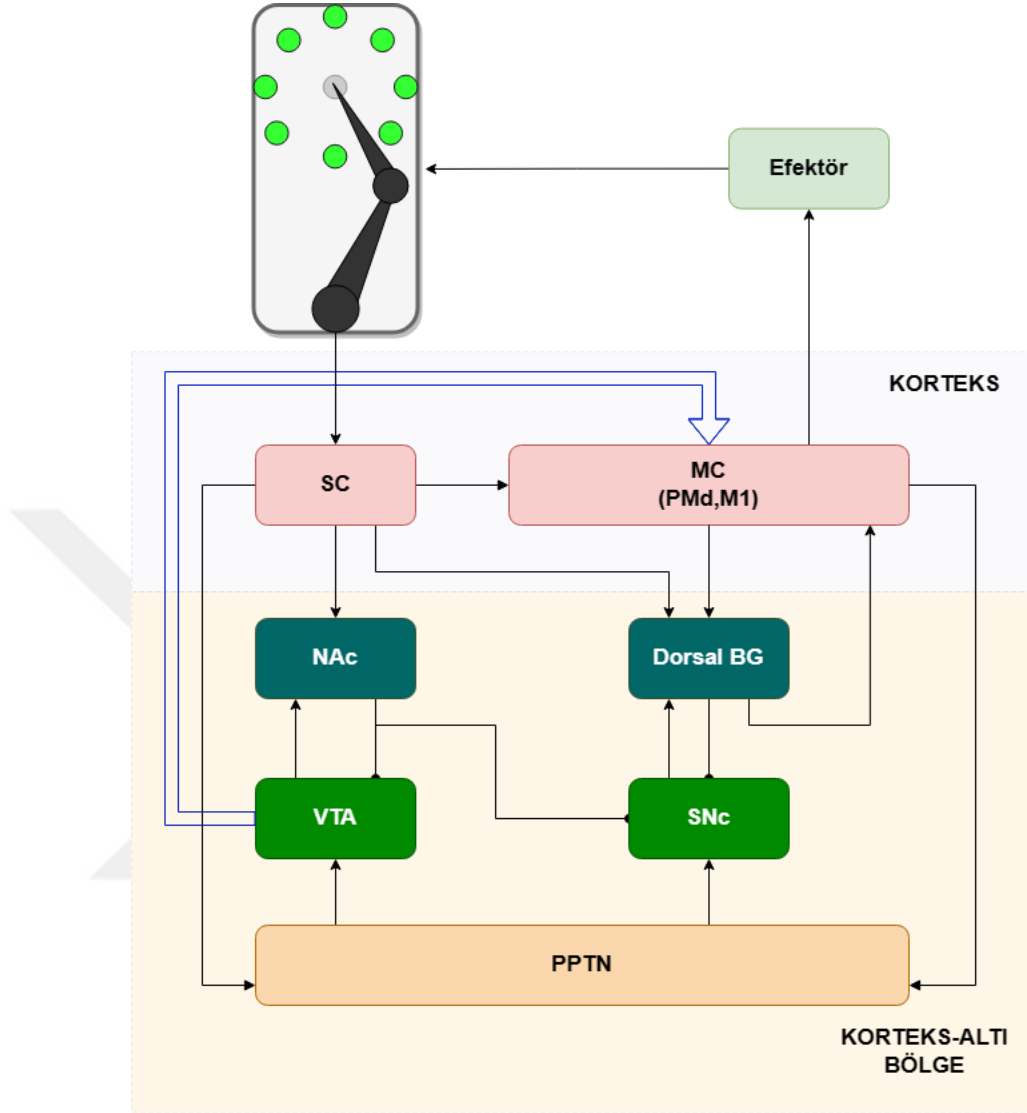
düşüncesiyle bir hipotez ortaya koyulmaktadır. Bunun için paralel kortiko-bazal ganglia devreleri ile birlikte bazal gangliyonlara aktör-kritik bakış açısı ve dopaminin davranış çeşitliliğine etkisi göz önüne alınarak yeni bir bakış açısı geliştirilebilir.

Alexander ve diğ. (1986) ve Macpherson ve diğ. (2021), kortiko-bazal ganglia devrelerini basit bir şekilde ventral-dorsal yönde limbik, ilişkisel ve motor döngülere ayırmıştır. Limbik döngü duygularla birlikte özellikle davranışsal motivasyon ile ilişkilendirilmiştir. Dorsal bölgeye doğru ise duyu-motor ilişkilerin kurulması, davranışın otomatize edilmesi, ardışıl motor hareketlerin öğrenilmesi ve alışkanlıkların oluşturulması ile ilişkilendirilmiştir. Bu açıdan striatumun dorsal kısmının hareketlerin otomatikleştirilerek rastgelelikten uzaklaşmasına sebebiyet verdiği düşünülebilir.

Aktör-kritik bakış açısıyla bakıldığında ise motor öğrenmede motor davranışın otomatize edildiği aktör olarak adlandırılan yer dorsal striatum, davranışın çeşitlendirildiği ya da davranışa değer atanan yer yani kritik kısmı ise ventral striatumdur (Takahashi ve diğ. 2008). Davranışın değerini ya da ödülü kodladığı düşünülen başlıca nörotransmitter ise dopamindir. Dopamin doğrudan hücrelerin ateşlemesini sağlamasa da sinir hücrelerindeki reseptörlere göre hücre aktivitesini modüle eder. Striatumda da D1 reseptörüne sahip hücrelerin uyarılabilirliğini artırırken, D2 reseptörüne sahip hücrelerde uyarılabilirliği azaltır. Dopaminin davranışa etkisi konusunda farklı bakış açıları bulunmaktadır (Alm, 2021). Dopaminin etkisini evrimsel süreç içerisinde değerlendiren Cisek (2019), açlık gibi bir dürtünün sonunda yemeğin bulunması durumunda ortaya çıkan dopaminin faydalanma, dopamin eksikliğinin ise arayışa yönelttiğini öne sürer.

Bu bakış açısına paralel olarak Leblois ve diğ. (2010) ve Woolley ve Kao (2015) çalışmaları dopamindeki azalış miktarının BG çıkışındaki değişkenliği artırdığını belirtiyor. Woolley ve Kao (2015) dopaminin arttığı durumda uyarana bağlı olarak striatumda aynı GPi hücrelere etkiyen dikensi hücrelerin ateşleme oranlarında farklılık olacağını ve buna bağlı olarak GPi hücrelerinin ortalama baskılanma miktarının denemeler içinde aynı kalacağını ve davranışta değişiklik gerçekleşmeyeceğini belirtmişlerdir. Dopaminin az olduğu durumda ise dikensi hücrelerin aktivitelerinin

daha ilintili olacağını ve bu korelasyon sonucunda denemeler arası değişkenliğin ortaya çıkacağını öne sürmüşlerdir.



Şekil 5.1: İki farklı paralel kortiko-bazal çekirdek döngüsü içeren bir motor öğrenme devresi. Ok ile biten bağlantılar uyaran, yuvarlak şekilde biten baskılayıcı bağlantılardır. Mavi ok da VTA tarafından kortekse gelen dopamin salgısını temsil etmektedir. SC: duysal korteks, MC: motor korteks, PMd: premotor korteks, M1: Birincil Motor Korteks, NAc: Nucleus Accumbens, BG: Bazal Ganglia, VTA: Ventral Tegmental Area, SNc: Substantia Nigra Pars Compacta, PPTN: Pedunculopontine Nucleus.

Memeli beyinde VTA ve SNc olmak üzere iki farklı dopamin salgılayan bölge bulunur. VTA daha çok ventral striatum ile birlikte bütün bir frontal bölgeye dopamin salgısı gerçekleştirirken, SNc daha çok dorsal striatum kısmı ile bağlantı içerisinde. Bu geniş etki alanından ötürü, Berke (2018), dopaminin davranış üzerindeki etkisinin

hangi bölgeye etki ettiğine bağlı olarak değişkenlik gösterdiğini ifade etmektedir. Fraser ve diğ. (2022) çalışmalarında ise dopaminin VTA ve SNc kaynaklı olmasına göre farklı etki yarattığını, Aktör-kritik bakış açısına paralel olarak VTA kaynaklı dopaminin değerlemede artışa sebep vermesiyle davranışsal değişkenliği artırırken, SNc kaynaklı dopaminin hareketlerde aksiyona özel, esnek olmayan davranışların tekrarına sebep olduğu yönünde bulgular sunmuştur.

Bu model de VTA bölgesindeki dopamin salgısındaki artışın motor davranıştaki rastgeleliği artıracığı, SNc bölgesindeki artışın ise azaltacağı hipotezi izlenmektedir. Modelde Alexander ve diğ. (1986) çalışmasına benzer biçimde ve aktör-kritik bakış açısına da uygun olarak iki paralel kortiko-bazal çekirdek devre döngüsü kullanılabilir (Şekil 5.1).

Bu çalışmanın ilk aşamasında bio-gerçekçi bir nöral yapının Intel Loihi 2 nöromorfik devresinde gerçekleştirilebileceği gösterilmiştir. İkinci aşamada ise klasik nöral temsil bakış açısından değil popülasyon dinamiği temelli motor kontrol göz önünde bulundurularak bir kortiko-bazal ganglia-talamus paradigması önerilmiştir. Popülasyon dinamiğine dayalı kontrol mekanizmaları yaygın olarak önerilse de bu bakış açısıyla motor öğrenmenin nasıl gerçekleştirilebileceği açık bir soru olarak önümüzde durmaktadır. Üçüncü çalışma böyle bir motor öğrenmenin beyinde denetimli olarak serebellumun katkısı ile nasıl gerçekleştirilebileceğini tartışmaktadır. Çalışma motor rastgeleliğe dayalı bir kontrol sistemin inşası önerisi ile sonlandırılmıştır. Sonuç olarak, diğer teknolojik gelişmelerde olduğu gibi biyolojiden fazlaca ensinlenilen sinir ağları, nöral motor kontrol ve yapay zeka konulara evrimsel ve gelişimsel bir yaklaşımla bakıldığında daha enerji verimli ve esnek yapıların ortaya çıkması mümkündür.

KAYNAKLAR

- Akopyan, F., Sawada, J., Cassidy, A., Alvarez-Icaza, R., Arthur, J., Merolla, P., Imam, N., Nakamura, Y., Datta, P., Nam, G.-J., Taba, B., Beakes, M., Brezzo, B., Kuang, J. B., Manohar, R., Risk, W. P., Jackson, B., & Modha, D. S.** (2015). TrueNorth: Design and Tool Flow of a 65 mW 1 Million Neuron Programmable Neurosynaptic Chip. *IEEE Transactions On Computer-Aided Design Of Integrated Circuits And Systems*, 34(10), 1537–1557. <https://doi.org/10.1109/TCAD.2015.2474396>
- Albus, J. S.** (1971). A theory of cerebellar function. *Mathematical Biosciences*, 10(1-2), 25–61.
- Alexander, G. E., DeLong, M. R., & Strick, P. L.** (1986). Parallel organization of functionally segregated circuits linking basal ganglia and cortex. *Annual Review Of Neuroscience*, 9(1), 357–381.
- Alexander, G. E., & Crutcher, M. D.** (1990a). Functional architecture of basal ganglia circuits: Neural substrates of parallel processing. *Trends In Neurosciences*, 13(7), 266–271.
- Alexander, G. E., & Crutcher, M. D.** (1990b). Functional architecture of basal ganglia circuits: Neural substrates of parallel processing. *Trends In Neurosciences*, 13, 266–271. [https://doi.org/10.1016/0166-2236\(90\)90107-1](https://doi.org/10.1016/0166-2236(90)90107-1)
- Alm, P. A.** (2021). The dopamine system and automatization of movement sequences: A review with relevance for speech and stuttering. *Frontiers In Human Neuroscience*.
- Antonietti, A., Monaco, J., D'Angelo, E., Pedrocchi, A., & Casellato, C.** (2018). Dynamic redistribution of plasticity in a cerebellar spiking neural network reproducing an associative learning task perturbed by tms. *International Journal Of Neural Systems*, 28(09), 1850020.
- Arber, S., & Costa, R. M.** (2022). Networking brainstem and basal ganglia circuits for movement. *Nature Reviews Neuroscience*, 23(6), 342–360.
- Athalye, V. R., Carmena, J. M., & Costa, R. M.** (2020). Neural reinforcement: Re-entering and refining neural dynamics leading to desirable outcomes. *Current Opinion In Neurobiology*, 60, 145–154.
- Bakırcı, Ç. M.** (2013). *Evrım Kuramı Ve Mekanizmaları*. Evrensel Basım Yayın.

- Battaglia, F., Quartarone, A., Ghilardi, M. F., Dattola, R., Bagnato, S., Rizzo, V., Morgante, L., & Girlanda, P.** (2006). Unilateral cerebellar stroke disrupts movement preparation and motor imagery. *Clinical Neurophysiology*, 117(5), 1009–1016.
- Beeler, J. A., Daw, N., Frazier, C. R., & Zhuang, X.** (2010). Tonic dopamine modulates exploitation of reward learning. *Frontiers In Behavioral Neuroscience*, 4, 170.
- Bell, C. C., Han, V., & Sawtell, N. B.** (2008). Cerebellum-like structures and their implications for cerebellar function. *Annu. Rev. Neurosci.*, 31(1), 1–24.
- Benda, J., & Herz, A. V.** (2003). A universal model for spike-frequency adaptation. *Neural Computation*, 15(11), 2523–2564.
- Benjamin, B. V., Gao, P., McQuinn, E., Choudhary, S., Chandrasekaran, A. R., Bussat, J.-M., Alvarez-Icaza, R., Arthur, J. V., Merolla, P. A., & Boahen, K.** (2014). Neurogrid: A mixed-analog-digital multichip system for large-scale neural simulations. *Proceedings Of The IEEE*, 102(5), 699–716.
- Berke, J. D.** (2018). What does dopamine mean? *Nature Neuroscience*, 21(6), 787–793.
- Bonnevie, T., & Zaghloul, K. A.** (2019). The subthalamic nucleus: Unravelling new roles and mechanisms in the control of action. *The Neuroscientist*, 25(1), 48–64.
- Bosch-Bouju, C., Hyland, B. I., & Parr-Brownlie, L. C.** (2013). Motor thalamus integration of cortical, cerebellar and basal ganglia information: Implications for normal and parkinsonian conditions. *Frontiers In Computational Neuroscience*, 7, 163.
- Bostan, A. C., & Strick, P. L.** (2010). The cerebellum and basal ganglia are interconnected. *Neuropsychology Review*, 20, 261–270.
- Bostan, A. C., & Strick, P. L.** (2018). The basal ganglia and the cerebellum: Nodes in an integrated network. *Nature Reviews Neuroscience*, 19(6), 338–350.
- Bromberg-Martin, E. S., Matsumoto, M., & Hikosaka, O.** (2010). Dopamine in motivational control: Rewarding, aversive, and alerting. *Neuron*, 68(5), 815–834.
- Bullock, D., Fiala, J. C., & Grossberg, S.** (1994). A neural model of timed response learning in the cerebellum. *Neural Networks*, 7(6-7), 1101–1114.
- Çağdaş, S., & Şengör, N. S.** (2022). A folded architecture for hardware implementation of a neural structure using izhikevich model. *International Conference On Artificial Neural Networks*, 508–518.
- Çağdaş, S., & Şengör, N. S.** (2025). Basal ganglia: An amplifier for preparatory activity in motor control. *Biological Cybernetics*, 119(4), 18.

- Caligiore, D., Ferrauto, T., Parisi, D., Accornero, N., Capozza, M., Baldassarre, G.,** ve diğ. (2008). Using motor babbling and hebb rules for modeling the development of reaching with obstacles and grasping. *International Conference On Cognitive Systems*, 13, 22–23.
- Caligiore, D., Mannella, F., Arbib, M. A., & Baldassarre, G.** (2017). Dysfunctions of the basal ganglia-cerebellar-thalamo-cortical system produce motor tics in tourette syndrome. *PLoS Computational Biology*, 13(3), e1005395.
- Caligiore, D., Arbib, M. A., Miall, R. C., & Baldassarre, G.** (2019). The super-learning hypothesis: Integrating learning processes across cortex, cerebellum and basal ganglia. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 100, 19–34.
- Cataldi, S., Stanley, A. T., Miniaci, M. C., & Sulzer, D.** (2022). Interpreting the role of the striatum during multiple phases of motor learning. *The FEBS Journal*, 289(8), 2263–2281.
- Cavallo, A., & Neumann, W.-J.** (2024). Dopaminergic reinforcement in the motor system: Implications for parkinson’s disease and deep brain stimulation. *European Journal Of Neuroscience*, 59(3), 457–472.
- Chabrol, F. P., Blot, A., & Mrsic-Flogel, T. D.** (2019). Cerebellar contribution to preparatory activity in motor neocortex. *Neuron*, 103(3), 506–519.
- Chakravarty, K., Roy, S., Sinha, A., Nambu, A., Chiken, S., Kotaleski, J. H., & Kumar, A.** (2022). Transient response of basal ganglia network in healthy and low-dopamine state. *Eneuro*, 9(2).
- Chersi, F., Mirolli, M., Pezzulo, G., & Baldassarre, G.** (2013). A spiking neuron model of the cortico-basal ganglia circuits for goal-directed and habitual action learning. *Neural Networks*, 41, 212–224.
- Cheung, K., Schultz, S. R., & Luk, W.** (2012). A large-scale spiking neural network accelerator for fpga systems. *International Conference On Artificial Neural Networks*, 113–120.
- Chiken, S., Takada, M., & Nambu, A.** (2021). Altered dynamic information flow through the cortico-basal ganglia pathways mediates parkinson’s disease symptoms. *Cerebral Cortex*, 31(12), 5363–5380.
- Churchland, M. M., Byron, M. Y., Ryu, S. I., Santhanam, G., & Shenoy, K. V.** (2006). Neural variability in premotor cortex provides a signature of motor preparation. *Journal Of Neuroscience*, 26(14), 3697–3712.
- Churchland, M. M., Cunningham, J. P., Kaufman, M. T., Foster, J. D., Nuyujukian, P., Ryu, S. I., & Shenoy, K. V.** (2012). Neural population dynamics during reaching. *Nature*, 487(7405), 51–56.

- Cimeša, L., Ciric, L., & Ostojic, S.** (2023). Geometry of population activity in spiking networks with low-rank structure. *PLOS Computational Biology*, 19(8), e1011315.
- Cisek, P., Crammond, D. J., & Kalaska, J. F.** (2003). Neural activity in primary motor and dorsal premotor cortex in reaching tasks with the contralateral versus ipsilateral arm. *Journal Of Neurophysiology*, 89(2), 922–942.
- Cisek, P.** (2006). Preparing for speed. focus on “preparatory activity in premotor and motor cortex reflects the speed of the upcoming reach”. *Journal Of Neurophysiology*, 96(6), 2842–2843.
- Cisek, P.** (2019). Resynthesizing behavior through phylogenetic refinement. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 81, 2265–2287.
- Cisek, P.** (2022). Evolution of behavioural control from chordates to primates. *Philosophical Transactions Of The Royal Society B*, 377(1844), 20200522.
- Coddington, L. T., & Dudman, J. T.** (2019). Learning from action: Reconsidering movement signaling in midbrain dopamine neuron activity. *Neuron*, 104(1), 63–77.
- Da Silva, J. A., Tecuapetla, F., Paixão, V., & Costa, R. M.** (2018). Dopamine neuron activity before action initiation gates and invigorates future movements. *Nature*, 554(7691), 244–248.
- Darshan, R., Wood, W. E., Peters, S., Leblois, A., & Hansel, D.** (2017). A canonical neural mechanism for behavioral variability. *Nature Communications*, 8(1), 15415.
- Davies, M., Srinivasa, N., Lin, T.-H., Chinya, G., Cao, Y., Choday, S. H., Dimou, G., Joshi, P., Imam, N., Jain, S., ve diğ.** (2018). Loihi: A neuromorphic manycore processor with on-chip learning. *Ieee Micro*, 38(1), 82–99.
- Dean, P., Porrill, J., Ekerot, C.-F., & Jörntell, H.** (2010). The cerebellar microcircuit as an adaptive filter: Experimental and computational evidence. *Nature Reviews Neuroscience*, 11(1), 30–43.
- Dey, S., & Dimitrov, A.** (2022). Mapping and Validating a Point Neuron Model on Intel’s Neuromorphic Hardware Loihi. *Frontiers In Neuroscience*, 16, 883360. <https://doi.org/10.3389/fnins.2022.883360>
- Dey, S., & Dimitrov, A. G.** (2023). Sensitivity analysis of point neuron model simulations implemented on neuromorphic hardware. *Frontiers In Neuroscience*, 17, 1198282.
- Dosenbach, N. U., Raichle, M. E., & Gordon, E. M.** (2025). The brain’s action-mode network. *Nature Reviews Neuroscience*, 26(3), 158–168.

- Doya, K.** (1999). What are the computations of the cerebellum, the basal ganglia and the cerebral cortex? *Neural Networks*, 12(7-8), 961–974.
- Doya, K.** (2000). Complementary roles of basal ganglia and cerebellum in learning and motor control. *Current Opinion In Neurobiology*, 10(6), 732–739.
- Doyon, J., Penhune, V., & Ungerleider, L. G.** (2003). Distinct contribution of the cortico-striatal and cortico-cerebellar systems to motor skill learning. *Neuropsychologia*, 41(3), 252–262.
- Doyon, J., & Benali, H.** (2005). Reorganization and plasticity in the adult brain during learning of motor skills. *Current Opinion In Neurobiology*, 15(2), 161–167.
- Elsayed, G. F., Lara, A. H., Kaufman, M. T., Churchland, M. M., & Cunningham, J. P.** (2016). Reorganization between preparatory and movement population responses in motor cortex. *Nature Communications*, 7(1), 13239.
- Evarts, E. V.** (1968). Relation of pyramidal tract activity to force exerted during voluntary movement. *Journal Of Neurophysiology*, 31(1), 14–27.
- Fife, K. H., Gutierrez-Reed, N. A., Zell, V., Bailly, J., Lewis, C. M., Aron, A. R., & Hnasko, T. S.** (2017). Causal role for the subthalamic nucleus in interrupting behavior. *Elife*, 6, e27689.
- Fischer, P.** (2021). Mechanisms of network interactions for flexible cortico-basal ganglia-mediated action control. *Eneuro*, 8(3).
- Foster, N. N., Barry, J., Korobkova, L., Garcia, L., Gao, L., Becerra, M., Sherafat, Y., Peng, B., Li, X., Choi, J.-H., ve diğ.** (2021). The mouse cortico–basal ganglia–thalamic network. *Nature*, 598(7879), 188–194.
- Frady, E. P., Sanborn, S., Shrestha, S. B., Rubin, D. B. D., Orchard, G., Sommer, F. T., & Davies, M.** (2022). Efficient neuromorphic signal processing with resonator neurons. *Journal Of Signal Processing Systems*, 94(10), 917–927.
- Fraser, K. M., Pribut, H. J., Janak, P. H., & Keiflin, R.** (2022). From prediction to action: Dissociable roles of ventral tegmental area and substantia nigra dopamine neurons in instrumental reinforcement. *BioRxiv*.
- Friston, K.** (2010). The free-energy principle: A unified brain theory? *Nature Reviews Neuroscience*, 11(2), 127–138.
- Gallego, J. A., Perich, M. G., Miller, L. E., & Solla, S. A.** (2017). Neural manifolds for the control of movement. *Neuron*, 94(5), 978–984.
- Gao, Z., Van Beugen, B. J., & De Zeeuw, C. I.** (2012). Distributed synergistic plasticity and cerebellar learning. *Nature Reviews Neuroscience*, 13(9), 619–635.

- Gerkin, R. C., Birgiolas, J., Jarvis, R. J., Omar, C., & Crook, S. M.** (2019). NeuronUnit: a package for data-driven validation of neuron models using SciUnit. *BioRxiv*, 665331.
- Gerstner, W., & Kistler, W. M.** (2002). *Spiking Neuron Models: Single Neurons, Populations, Plasticity*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511815706>
- Gerstner, W., Kistler, W. M., Naud, R., & Paninski, L.** (2014). *Neuronal Dynamics: From Single Neurons To Networks And Models Of Cognition*. Cambridge University Press.
- Glickstein, M.** (2006). Golgi and cajal: The neuron doctrine and the 100th anniversary of the 1906 nobel prize. *Current Biology*, 16(5), R147–R151.
- Golub, G. H., Hansen, P. C., & O’Leary, D. P.** (1999). Tikhonov regularization and total least squares. *SIAM Journal On Matrix Analysis And Applications*, 21(1), 185–194.
- Grillner, S., Hellgren, J., Menard, A., Saitoh, K., & Wikström, M. A.** (2005). Mechanisms for selection of basic motor programs—roles for the striatum and pallidum. *Trends In Neurosciences*, 28(7), 364–370.
- Grillner, S., & Robertson, B.** (2016). The basal ganglia over 500 million years. *Current Biology*, 26(20), R1088–R1100.
- Grillner, S., & El Manira, A.** (2019). Current principles of motor control, with special reference to vertebrate locomotion. *Physiological Reviews*.
- Gutzen, R., Von Papen, M., Trensch, G., Quaglio, P., Grün, S., & Denker, M.** (2018). Reproducible neural network simulations: Statistical methods for model validation on the level of network activity data. *Frontiers In Neuroinformatics*, 12, 90.
- György Buzsáki, M.** (2019). *The Brain From Inside Out*. Oxford University Press.
- Haber, S. N., Fudge, J. L., & McFarland, N. R.** (2000). Striatonigrostriatal pathways in primates form an ascending spiral from the shell to the dorsolateral striatum. *Journal Of Neuroscience*, 20(6), 2369–2382.
- Haber, S. N.** (2003). The primate basal ganglia: Parallel and integrative networks. *Journal Of Chemical Neuroanatomy*, 26(4), 317–330.
- Haber, S. N.** (2014). The place of dopamine in the cortico-basal ganglia circuit. *Neuroscience*, 282, 248–257.
- Haber, S. N.** (2022). Corticostriatal circuitry. *Dialogues In Clinical Neuroscience*.
- Hatsopoulos, N., Saleh, M., & Mattiello, J. A.** (2010). Encoding and beyond in the motor cortex. *Primate Neuroethology*, 256.

- He, D., & Ogmen, H.** (2021). Sensorimotor self-organization via circular-reactions. *Frontiers In Neurorobotics*, 15, 658450.
- Heidarpour, M., Ahmadi, A., & Rashidzadeh, R.** (2016). A CORDIC Based Digital Hardware For Adaptive Exponential Integrate and Fire Neuron. *IEEE Transactions On Circuits And Systems I: Regular Papers*, 63(11), 1986–1996. <https://doi.org/10.1109/TCSI.2016.2598161>
- Heidarpur, M., Ahmadi, A., Ahmadi, M., & Azghadi, M. R.** (2019). CORDIC-SNN: On-FPGA STDP learning with Izhikevich neurons. *IEEE Transactions On Circuits And Systems I: Regular Papers*, 66(7), 2651–2661.
- Hennequin, G., Vogels, T. P., & Gerstner, W.** (2014). Optimal control of transient dynamics in balanced networks supports generation of complex movements. *Neuron*, 82(6), 1394–1406.
- Herbert, E., & Ostojic, S.** (2022). The impact of sparsity in low-rank recurrent neural networks. *PLOS Computational Biology*, 18(8), e1010426.
- Hong, S., & Hikosaka, O.** (2011). Dopamine-mediated learning and switching in cortico-striatal circuit explain behavioral changes in reinforcement learning. *Frontiers In Behavioral Neuroscience*, 5, 15.
- Houbre, Q., Angleraud, A., & Pieters, R.** (2021). Balancing exploration and exploitation: A neurally inspired mechanism to learn sensorimotor contingencies. *International Workshop On Human-Friendly Robotics*, 59–73.
- Howe, M. W., & Dombeck, D. A.** (2016). Rapid signalling in distinct dopaminergic axons during locomotion and reward. *Nature*, 535(7613), 505–510.
- Humphries, M. D., Stewart, R. D., & Gurney, K. N.** (2006). A physiologically plausible model of action selection and oscillatory activity in the basal ganglia. *Journal Of Neuroscience*, 26(50), 12921–12942.
- Huynh, P. K., Varshika, M. L., Paul, A., Isik, M., Balaji, A., & Das, A.** (2022). Implementing spiking neural networks on neuromorphic architectures: A review. *ArXiv Preprint ArXiv:2202.08897*.
- Israely, S., Ninou, H., Rajchert, O., Elmaleh, L., Harel, R., Mawase, F., Kadmon, J., & Prut, Y.** (2025). Cerebellar output shapes cortical preparatory activity during motor adaptation. *Nature Communications*, 16(1), 2574.
- Ito, M.** (1970). Neurophysiological aspects of the cerebellar motor control system. *International Journal Of Neurology*, 7, 162–176.
- Ito, M.** (2008). Control of mental activities by internal models in the cerebellum. *Nature Reviews Neuroscience*, 9(4), 304–313.
- Ito, M.** (2013). Error detection and representation in the olivo-cerebellar system. *Frontiers In Neural Circuits*, 7, 1.

- Izhikevich, E. M.** (2001). Resonate-and-fire neurons. *Neural Networks*, 14(6-7), 883–894.
- Izhikevich, E. M., Desai, N. S., Walcott, E. C., & Hoppensteadt, F. C.** (2003a). Bursts as a unit of neural information: Selective communication via resonance. *Trends In Neurosciences*, 26(3), 161–167.
- Izhikevich, E. M., Desai, N. S., Walcott, E. C., & Hoppensteadt, F. C.** (2003b). Bursts as a unit of neural information: Selective communication via resonance. *Trends In Neurosciences*, 26(3), 161–167.
- Izhikevich, E. M.** (2003). Simple model of spiking neurons. *IEEE Transactions On Neural Networks*, 14(6), 1569–1572.
- Izhikevich, E. M.** (2007a). *Dynamical Systems In Neuroscience*. MIT press.
- Izhikevich, E. M.** (2007b). Solving the distal reward problem through linkage of STDP and dopamine signaling. *Cerebral Cortex*, 17(10), 2443–2452.
- Jaeger, D., & Kita, H.** (2011). Functional connectivity and integrative properties of globus pallidus neurons. *Neuroscience*, 198, 44–53.
- Jankovic, J.** (2008). Parkinson's disease: Clinical features and diagnosis. *Journal Of Neurology, Neurosurgery & Psychiatry*, 79(4), 368–376.
- Kalidindi, H. T., George Thuruthel, T., Laschi, C., & Falotico, E.** (2019). Modeling the encoding of saccade kinematic metrics in the purkinje cell layer of the cerebellar vermis. *Frontiers In Computational Neuroscience*, 12, 108.
- Kalidindi, H. T., Vannucci, L., Laschi, C., & Falotico, E.** (2020). Cerebellar adaptive mechanisms explain the optimal control of saccadic eye movements. *Bioinspiration & Biomimetics*, 16(1), 016004.
- Kandel, E. R., Schwartz, J. H., Jessell, T. M., Siegelbaum, S., Hudspeth, A. J., Mack, S., ve diğ.** (2000). *Principles Of Neural Science* (Vol. 4). McGraw-hill New York.
- Kao, T.-C., & Hennequin, G.** (2019). Neuroscience out of control: Control-theoretic perspectives on neural circuit dynamics. *Current Opinion In Neurobiology*, 58, 122–129.
- Kao, T.-C., Sadabadi, M. S., & Hennequin, G.** (2021). Optimal anticipatory control as a theory of motor preparation: A thalamo-cortical circuit model. *Neuron*, 109(9), 1567–1581.
- Kase, D., Zimnik, A. J., Han, Y., Harsch, D. R., Bacha, S., Cox, K. M., Bostan, A. C., Richardson, R. M., & Turner, R. S.** (2024). Movement-related activity in the internal globus pallidus of the parkinsonian macaque. *BioRxiv*.

- Kawai, R., Markman, T., Poddar, R., Ko, R., Fantana, A. L., Dhawale, A. K., Kampff, A. R., & Ölveczky, B. P.** (2015). Motor cortex is required for learning but not for executing a motor skill. *Neuron*, 86(3), 800–812.
- Kawato, M., & Gomi, H.** (1992). A computational model of four regions of the cerebellum based on feedback-error learning. *Biological Cybernetics*, 68(2), 95–103.
- Kawato, M., Ohmae, S., Hoang, H., & Sanger, T.** (2021). 50 years since the marr, ito, and albus models of the cerebellum. *Neuroscience*, 462, 151–174.
- Klaus, A., Alves da Silva, J., & Costa, R. M.** (2019). What, if, and when to move: Basal ganglia circuits and self-paced action initiation. *Annual Review Of Neuroscience*, 42(1), 459–483.
- Köhler, R. M., Binns, T. S., Merk, T., Zhu, G., Yin, Z., Zhao, B., Chikermane, M., Vanhoecke, J., Busch, J. L., Habets, J. G., ve diğ.** (2024). Dopamine and deep brain stimulation accelerate the neural dynamics of volitional action in parkinson’s disease. *Brain*, awae219.
- Kohn, A., Jasper, A. I., Semedo, J. D., Gokcen, E., Machens, C. K., & Byron, M. Y.** (2020). Principles of corticocortical communication: Proposed schemes and design considerations. *Trends In Neurosciences*, 43(9), 725–737.
- Krakauer, J. W., Hadjiosif, A. M., Xu, J., Wong, A. L., & Haith, A. M.** (2019). Motor learning. *Compr Physiol*, 9(2), 613–663.
- Lalonde, R., & Botez-Marquard, T.** (1997). The neurobiological basis of movement initiation. *Reviews In The Neurosciences*, 8(1), 35–54.
- Lava: A software framework for neuromorphic computing [Accessed: 2023-04-25]. (2021).
- Leblois, A., Wendel, B. J., & Perkel, D. J.** (2010). Striatal dopamine modulates basal ganglia output and regulates social context-dependent behavioral variability through d1 receptors. *Journal Of Neuroscience*, 30(16), 5730–5743.
- Lee, J., Wang, W., & Sabatini, B. L.** (2020). Anatomically segregated basal ganglia pathways allow parallel behavioral modulation. *Nature Neuroscience*, 23(11), 1388–1398.
- Leemburg, S., Canonica, T., & Luft, A.** (2018). Motor skill learning and reward consumption differentially affect vta activation. *sci. rep.* 8 (1), 687.
- Li, C.-S. R., Padoa-Schioppa, C., & Bizzi, E.** (2001). Neuronal correlates of motor performance and motor learning in the primary motor cortex of monkeys adapting to an external force field. *Neuron*, 30(2), 593–607.
- Li, W., & Todorov, E.** (2004). Iterative linear quadratic regulator design for nonlinear biological movement systems. *First International Conference On Informatics In Control, Automation And Robotics*, 2, 222–229.

- Lindahl, M., & Hellgren Kotaleski, J.** (2016). Untangling basal ganglia network dynamics and function: Role of dopamine depletion and inhibition investigated in a spiking network model. *eneuro*. 2016; 3 (6). *ENEURO*–0156.
- Logiaco, L., Abbott, L., & Escola, S.** (2021). Thalamic control of cortical dynamics in a model of flexible motor sequencing. *Cell Reports*, 35(9).
- Lopes, G., & Kampff, A. R.** (2015). Cortical control: Learning from the lamprey. *Current Biology*, 25(5), R203–R205.
- Lopes, G., Nogueira, J., Dimitriadis, G., Menendez, J. A., Paton, J. J., & Kampff, A. R.** (2023). A robust role for motor cortex. *Frontiers In Neuroscience*, 17, 971980.
- Macpherson, T., Matsumoto, M., Gomi, H., Morimoto, J., Uchibe, E., & Hikida, T.** (2021). Parallel and hierarchical neural mechanisms for adaptive and predictive behavioral control. *Neural Networks*, 144, 507–521.
- Mannella, F., & Baldassarre, G.** (2015). Selection of cortical dynamics for motor behaviour by the basal ganglia. *Biological Cybernetics*, 109(6), 575–595.
- Marder, E., & Bucher, D.** (2001). Central pattern generators and the control of rhythmic movements. *Current Biology*, 11(23), R986–R996.
- Marr, D., & Thach, W. T.** (1991). A theory of cerebellar cortex. *From The Retina To The Neocortex: Selected Papers Of David Marr*, 11–50.
- Marshall, N. J., Glaser, J. I., Trautmann, E. M., Amematsro, E. A., Perkins, S. M., Shadlen, M. N., Abbott, L., Cunningham, J. P., & Churchland, M. M.** (2022). Flexible neural control of motor units. *Nature Neuroscience*, 25(11), 1492–1504.
- Martín-Durán, J. M., & Hejnol, A.** (2021). A developmental perspective on the evolution of the nervous system. *Developmental Biology*, 475, 181–192.
- Mead, C.** (1990). Neuromorphic electronic systems. *Proceedings Of The IEEE*, 78(10), 1629–1636.
- Medina, J. F., Garcia, K. S., Nores, W. L., Taylor, N. M., & Mauk, M. D.** (2000). Timing mechanisms in the cerebellum: Testing predictions of a large-scale computer simulation. *Journal Of Neuroscience*, 20(14), 5516–5525.
- Michaels, J. A., Dann, B., & Scherberger, H.** (2016). Neural population dynamics during reaching are better explained by a dynamical system than representational tuning. *PLoS Computational Biology*, 12(11), e1005175.
- Mink, J. W.** (1996). The basal ganglia: Focused selection and inhibition of competing motor programs. *Progress In Neurobiology*, 50(4), 381–425.

- Mink, J. W.** (2003). The basal ganglia and involuntary movements: Impaired inhibition of competing motor patterns. *Archives Of Neurology*, 60(10), 1365–1368.
- Mohamed, K. S.** (2020). Neuromorphic computing and beyond. (*No Title*).
- Montgomery, J. C., & Bodznick, D.** (1994). An adaptive filter that cancels self-induced noise in the electrosensory and lateral line mechanosensory systems of fish. *Neuroscience Letters*, 174(2), 145–148.
- Montgomery, J. C., Bodznick, D., & Yopak, K. E.** (2012). The cerebellum and cerebellum-like structures of cartilaginous fishes. *Brain Behavior And Evolution*, 80(2), 152–165.
- Moore, J. W., & Choi, J.-S.** (1997). Conditioned response timing and integration in the cerebellum. *Learning & Memory*, 4(1), 116–129.
- Moran, D. W., & Schwartz, A. B.** (1999). Motor cortical representation of speed and direction during reaching. *Journal Of Neurophysiology*, 82(5), 2676–2692.
- Mosher, C. P., Mamelak, A. N., Malekmohammadi, M., Pouratian, N., & Rutishauser, U.** (2021). Distinct roles of dorsal and ventral subthalamic neurons in action selection and cancellation. *Neuron*, 109(5), 869–881.
- Nambu, A., Chiken, S., Sano, H., Hatanaka, N., & Obeso, J. A.** (2023). Dynamic activity model of movement disorders: The fundamental role of the hyperdirect pathway. *Movement Disorders*, 38(12), 2145–2150.
- Narain, D., Remington, E. D., Zeeuw, C. I. D., & Jazayeri, M.** (2018). A cerebellar mechanism for learning prior distributions of time intervals. *Nature Communications*, 9(1), 469.
- Naveros, F., Luque, N. R., Ros, E., & Arleo, A.** (2019). Vor adaptation on a humanoid icub robot using a spiking cerebellar model. *IEEE Transactions On Cybernetics*, 50(11), 4744–4757.
- Nawrocki, R. A., Voyles, R. M., & Shaheen, S. E.** (2016). A mini review of neuromorphic architectures and implementations. *IEEE Transactions On Electron Devices*, 63(10), 3819–3829.
- Orchard, G., Frady, E. P., Rubin, D. B. D., Sanborn, S., Shrestha, S. B., Sommer, F. T., & Davies, M.** (2021). Efficient neuromorphic signal processing with Loihi 2. *2021 IEEE Workshop On Signal Processing Systems (SiPS)*, 254–259.
- Pandarínath, C., Gilja, V., Blabe, C. H., Nuyujukian, P., Sarma, A. A., Sorice, B. L., Eskandar, E. N., Hochberg, L. R., Henderson, J. M., & Shenoy, K. V.** (2015). Neural population dynamics in human motor cortex during movements in people with als. *Elife*, 4, e07436.

- Papale, A. E., & Hooks, B. M.** (2018). Circuit changes in motor cortex during motor skill learning. *Neuroscience*, 368, 283–297.
- Parhi, K. K.** (2007). *VLSI Digital Signal Processing Systems: Design And Implementation*. John Wiley & Sons.
- Penhune, V. B., & Steele, C. J.** (2012). Parallel contributions of cerebellar, striatal and m1 mechanisms to motor sequence learning. *Behavioural Brain Research*, 226(2), 579–591.
- Perich, M. G., Gallego, J. A., & Miller, L. E.** (2018). A neural population mechanism for rapid learning. *Neuron*, 100(4), 964–976.
- Pessoa, L., Medina, L., & Desfilis, E.** (2022). Refocusing neuroscience: Moving away from mental categories and towards complex behaviours. *Philosophical Transactions Of The Royal Society B*, 377(1844), 20200534.
- Pezzulo, G., Parr, T., Cisek, P., Clark, A., & Friston, K.** (2024). Generating meaning: Active inference and the scope and limits of passive ai. *Trends In Cognitive Sciences*, 28(2), 97–112.
- Piaget, J., & Portakal, H.** (2004). *Çocukta Zihinsel Gelişim*. Cem Yayınevi.
- Piette, C., Touboul, J., & Venance, L.** (2020). Engrams of fast learning. *Frontiers In Cellular Neuroscience*, 14, 575915.
- Purves, D., Augustine, G. J., Fitzpatrick, D., Hall, W., LaMantia, A.-S., & White, L.** (2019). *Neurosciences*. De Boeck Supérieur.
- Pyle, R., & Rosenbaum, R.** (2017). Spatiotemporal dynamics and reliable computations in recurrent spiking neural networks. *Physical Review Letters*, 118(1), 018103.
- Rice, K. L., Bhuiyan, M. A., Taha, T. M., Vutsinas, C. N., & Smith, M. C.** (2009). FPGA implementation of izhikevich spiking neural networks for character recognition. *2009 International Conference On Reconfigurable Computing And FPGAs*, 451–456.
- Roth, G., & Dicke, U.** (2013). Evolution of nervous systems and brains. In *Neurosciences-From Molecule To Behavior: A University Textbook* (pp. 19–45). Springer.
- Rubin, J. E., Vich, C., Clapp, M., Noneman, K., & Verstynen, T.** (2021). The credit assignment problem in cortico-basal ganglia-thalamic networks: A review, a problem and a possible solution. *European Journal Of Neuroscience*, 53(7), 2234–2253.
- Schmahmann, J. D.** (2019). The cerebellum and cognition. *Neuroscience Letters*, 688, 62–75.

- Schultz, W.** (2007). Behavioral dopamine signals. *Trends In Neurosciences*, 30(5), 203–210. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2007.03.007>
- Schultz, W.** (2010). Dopamine signals for reward value and risk: Basic and recent data. *Behavioral And Brain Functions*, 6, 1–9.
- Schwab, B. C., Kase, D., Zimnik, A., Rosenbaum, R., Codianni, M. G., Rubin, J. E., & Turner, R. S.** (2020). Neural activity during a simple reaching task in macaques is counter to gating and rebound in basal ganglia–thalamic communication. *PLoS Biology*, 18(10), e3000829.
- Schweighofer, N., Doya, K., Fukai, H., Chiron, J. V., Furukawa, T., & Kawato, M.** (2004). Chaos may enhance information transmission in the inferior olive. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences*, 101(13), 4655–4660.
- Sen-Bhattacharya, B., James, S., Rhodes, O., Sugiarto, I., Rowley, A., Stokes, A. B., Gurney, K., & Furber, S. B.** (2018). Building a spiking neural network model of the basal ganglia on SpiNNaker. *IEEE Transactions On Cognitive And Developmental Systems*, 10(3), 823–836.
- Sengupta, A., Banerjee, A., & Roy, K.** (2016). Hybrid spintronic-CMOS spiking neural network with on-chip learning: Devices, circuits, and systems. *Physical Review Applied*, 6(6), 064003.
- Shirmohammadi, A., & Oskouei, S. G.** (2023). The growing footprint of artificial intelligence in periodontology & implant dentistry. *Journal Of Advanced Periodontology & Implant Dentistry*, 15(1), 1.
- Smith, M. A., Ghazizadeh, A., & Shadmehr, R.** (2006). Interacting adaptive processes with different timescales underlie short-term motor learning. *PLoS Biology*, 4(6), e179.
- Soleimani, H., Ahmadi, A., & Bavandpour, M.** (2012). Biologically inspired spiking neurons: Piecewise linear models and digital implementation. *IEEE Transactions On Circuits And Systems I: Regular Papers*, 59(12), 2991–3004.
- Steiner, H., & Tseng, K. Y.** (2016). *Handbook Of Basal Ganglia Structure And Function* (Vol. 24). Academic Press.
- Stewart, T. C., Choo, X., Eliasmith, C., ve diğ.** (2010). Dynamic behaviour of a spiking model of action selection in the basal ganglia. *Proceedings Of The 10Th International Conference On Cognitive Modeling*, 235–40.
- Stimberg, M., Brette, R., & Goodman, D. F.** (2019). Brian 2, an intuitive and efficient neural simulator. *Elife*, 8, e47314.
- Sussillo, D., Churchland, M. M., Kaufman, M. T., & Shenoy, K. V.** (2015). A neural network that finds a naturalistic solution for the production of muscle activity. *Nature Neuroscience*, 18(7), 1025–1033.

- Takahashi, Y., Schoenbaum, G., & Niv, Y.** (2008). Silencing the critics: Understanding the effects of cocaine sensitization on dorsolateral and ventral striatum in the context of an actor/critic model. *Frontiers In Neuroscience*, 14.
- Taniguchi, T., Murata, S., Suzuki, M., Ognibene, D., Lanillos, P., Ugur, E., Jamone, L., Nakamura, T., Ciria, A., Lara, B., ve diğ.** (2023). World models and predictive coding for cognitive and developmental robotics: Frontiers and challenges. *Advanced Robotics*, 37(13), 780–806.
- Thibeault, C. M., & Srinivasa, N.** (2013). Using a hybrid neuron in physiologically inspired models of the basal ganglia. *Frontiers In Computational Neuroscience*, 7, 88. <https://doi.org/10.3389/fncom.2013.00088>
- Tiesinga, P., Fellous, J.-M., & Sejnowski, T. J.** (2008). Regulation of spike timing in visual cortical circuits. *Nature Reviews Neuroscience*, 9(2), 97–107.
- Tokuda, I. T., Han, C. E., Aihara, K., Kawato, M., & Schweighofer, N.** (2010). The role of chaotic resonance in cerebellar learning. *Neural Networks*, 23(7), 836–842.
- Tokuda, I. T., Hoang, H., Schweighofer, N., & Kawato, M.** (2013). Adaptive coupling of inferior olive neurons in cerebellar learning. *Neural Networks*, 47, 42–50.
- Trensch, G., Gutzen, R., Blundell, I., Denker, M., & Morrison, A.** (2018). Rigorous neural network simulations: A model substantiation methodology for increasing the correctness of simulation results in the absence of experimental validation data. *Frontiers In Neuroinformatics*, 12, 81.
- Tudor, M., Tudor, L., & Tudor, K. I.** (2005). Hans berger (1873-1941)–the history of electroencephalography. *Acta Medica Croatica: Casopis Hrvatske Akademije Medicinskih Znanosti*, 59(4), 307–313.
- Uludağ, R. B., Çağdaş, S., İşler, Y. S., Şengör, N. S., & Aktürk, I.** (2023). Exploring scaling efficiency of intel loihi neuromorphic processor. *2023 30Th IEEE International Conference On Electronics, Circuits And Systems (ICECS)*, 1–4. <https://doi.org/10.1109/ICECS58634.2023.10382884>
- Uludağ, R. B., Çağdaş, S., İşler, Y. S., Şengör, N. S., & Aktürk, İ.** (2024). Bio-realistic neural network implementation on loihi 2 with izhikevich neurons. *Neuromorphic Computing And Engineering*, 4(2), 024013.
- Van Vreeswijk, C., & Sompolinsky, H.** (1996). Chaos in neuronal networks with balanced excitatory and inhibitory activity. *Science*, 274(5293), 1724–1726.
- Vyas, S., Golub, M. D., Sussillo, D., & Shenoy, K. V.** (2020). Computation through neural population dynamics. *Annual Review Of Neuroscience*, 43(1), 249–275.
- Wagner, M. J., Kim, T. H., Savall, J., Schnitzer, M. J., & Luo, L.** (2017). Cerebellar granule cells encode the expectation of reward. *Nature*, 544(7648), 96–100.

- Wang, W., Chan, S. S., Heldman, D. A., & Moran, D. W.** (2007). Motor cortical representation of position and velocity during reaching. *Journal Of Neurophysiology*, 97(6), 4258–4270.
- Watabe-Uchida, M., Zhu, L., Ogawa, S. K., Vamanrao, A., & Uchida, N.** (2012). Whole-brain mapping of direct inputs to midbrain dopamine neurons. *Neuron*, 74(5), 858–873.
- Wongmassang, W., Hasegawa, T., Chiken, S., & Nambu, A.** (2021). Weakly correlated activity of pallidal neurons in behaving monkeys. *European Journal Of Neuroscience*, 53(7), 2178–2191.
- Woolley, S., & Kao, M.** (2015). Variability in action: Contributions of a songbird cortical-basal ganglia circuit to vocal motor learning and control. *Neuroscience*, 296, 39–47.
- Yuste, R.** (2015). From the neuron doctrine to neural networks. *Nature Reviews Neuroscience*, 16(8), 487–497.
- Zhu, J., Hasanbegović, H., Liu, L. D., Gao, Z., & Li, N.** (2023). Activity map of a cortico-cerebellar loop underlying motor planning. *Nature Neuroscience*, 26(11), 1916–1928.



EKLER

EK A: Izhikevich Nöron Modeli için Katlanmış (Folded) Bir Mimari

EK B: İki Eklemlili Kol Modeli





EK A: Izhikevich Nöron Modeli için Katlanmış (Folded) Bir Mimari

Beyindeki bilgi depolama ve işleme için yalnızca sinaptik bağlantıların değişimi yeterli değildir. Farklı elektrodinamik özelliklere sahip nöronlar benzer uyaranlara farklı tepkiler verebilir. Bu nedenle, aynı sinaptik bağlantıya sahip iki bölge farklı davranışlar sergileyebilir. Ateşleyen nöron modelleri, nöronların aksiyon potansiyeli düzeyindeki elektrodinamik özelliklerini taklit eder. Bu modeller, hesaplama yükü ve biyolojik gerçeklik açısından değerlendirilebilir. FPGA tasarımı model seçimi çok önemlidir çünkü FPGA'lar sınırlı sayıda mantık devresi kaynağı içerir. Hodgkin-Huxley (HH) modelleri hücrelerin birçok özelliğini gösterebilse de, hesaplama yükü nedeniyle büyük ölçekli ağların benzetiminde kullanılamazlar. Öte yandan, topla ve ateşle (integrate and fire) nöron modelleri donanımda kolayca uygulanabilir ve SNN'lerin oluşturulmasında yaygın olarak kullanılır (Huynh ve diğ. 2022). Bu modeller ise hücre eşik altı salınımlar ve geri tepme (rebound) ateşlemeleri gibi davranışları taklit etmede yetersiz kalırlar. Tek nöron dinamiklerinin benzetimi için yaygın olarak kullanılan diğer bir model ise Izhikevich nöron modelidir (Izhikevich, 2007a; Rice ve diğ. 2009). Izhikevich nöron modeli görece basit olmasına rağmen nöron davranışlarının dinamik özelliklerini taklit edebilme yeteneğine sahiptir.

FPGA'de nöron modelleri uygulanırken özellikle çarpma ve üstel hesaplamalar kaynak sorunlarına yol açmaktadır. Kaydedici (register), Look-Up Table (LUT), Sayısal Sinyal İşleme (DSP) ve Rastgele Erişimli Bellek (RAM) gibi sınırlı donanım kaynaklarına sahip FPGA'larda büyük ölçekli ağların benzetimi için, Cheung ve diğ. (2012) çalışmasında tek bir modül ile birden fazla nöronun paylaşımlı simülasyonu gerçekleştirilmiştir. Öte yandan, Soleimani ve diğ. (2012) çalışmasında, Izhikevich'in diferansiyel denklem nullcline'leri için parçalı doğrusal (piecewise linear) modeller kullanılarak hesaplama yükü azaltılmıştır. Son olarak, Heidarpur ve diğ. 2019 çalışmasında çarpma işlemleri yerine kaydırıcı (shifter) ve toplayıcı (adder) yardımıyla yaklaşık sonuçlar elde edilmiştir. Bu ise CORDIC (coordinate rotation digital computer) algoritması ile sağlanmıştır.

Bu çalışmada, iletkenliğe dayalı bir Izhikevich nöron modeli, katlama (folding) yöntemi kullanılarak donanım üzerinde uygulanmıştır. Bu mimaride tüm çarpma ve toplama işlemleri zaman çoklama (time multiplexing) yöntemi ile aynı birim üzerinde gerçekleştirilmiştir. Böylece, önerilen mimari ile sınırlı donanım kaynaklarıyla büyük ölçekli SNN modellerinin uygulanması mümkün hale gelecektir. Bunu göstermek için, basit bir serebellum granüler tabaka yapısı FPGA üzerinde uygulanmıştır.

1.1 Izhikevich Neuron Modeli

Burada farklı sinirsel aktivite örüntülerini modellemeye uygunluğundan dolayı Izhikevich nöron modeli tercih edilmiştir ve bu model Hodgkin-Huxley modellerine kıyasla makul düzeyde hesaplama kaynağı kullanmaktadır Izhikevich, 2007a.

Uygulanacak olan iletkenlik temelli (conductance based) Izhikevich nöron modeli aşağıdaki denklemlerle ifade edilmektedir:

$$\begin{aligned} C_m \dot{v} &= k(v - v_r)(v - v_t) - u + I_{syn} \\ \dot{u} &= a(b(v - v_r) - u) \\ v > v_p &\Rightarrow v \leftarrow c, u \leftarrow u + d \end{aligned} \quad (A.1)$$

Burada $v(t)$ zar potansiyelini, $u(t)$ ise toparlanma değişkenini ifade etmektedir (Izhikevich, 2007a). Biyolojik olarak tanımlanmış parametreler olan C_m , v_r , v_t ve v_p sırasıyla zar kapasitansı, dinlenim potansiyeli, eşik potansiyeli ve tepe potansiyel değeridir. Nöronun davranışı, k , a , b , c ve d parametreleri ayarlanarak düzenlenebilir. I_{syn} postsinaptik akımı temsil eder. Bu çalışmada, bu akım iletkenlik tabanlı uyarıcı ve baskılayıcı bileşenlerden oluşmaktadır:

$$\begin{aligned} I_{syn} &= g_{ex}(v - E_{ex}) - g_{inh}(v - E_{inh}) \\ \dot{g}_x &= -g_x/\tau_x + \sum (w\hat{g}_x\delta(t - t_f)) \end{aligned} \quad (A.2)$$

Burada E_{ex} ve E_{inh} , sırasıyla uyarıcı ve baskılayıcı bileşenler için zar ters (reverse) potansiyellerini temsil etmektedir ve g_x zar iletkenlik değeridir. Donanımda gerçekleştirme için, Euler yöntemi ile ifade yeniden yazılmıştır:

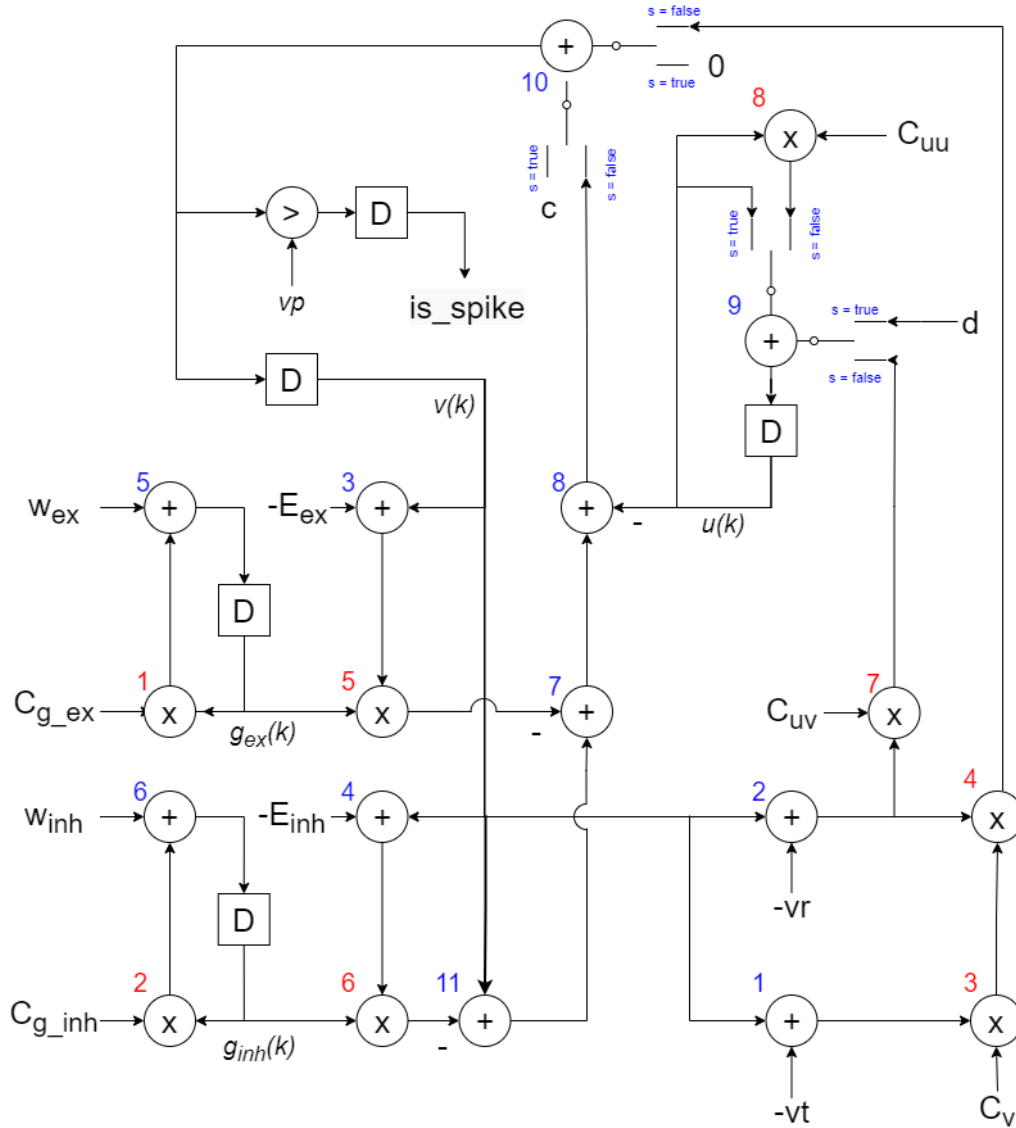
$$\begin{aligned} v_{k+1} &= v_k + C_v(v_k - v_r)(v_k - v_t) - u_k - g_{ex,k}(v_k - E_{ex}) - g_{inh,k}(v_k - E_{inh}) \\ u_{k+1} &= C_{uu}u_k + C_{uv}(v_k - v_r) \\ g_{x,k+1} &= C_{gx}g_k + W_{x,k} \\ v_k > v_p &\Rightarrow v_{k+1} \leftarrow c, u_{k+1} \leftarrow u + d \end{aligned} \quad (A.3)$$

$W_{x,k}$, toplam anlık presinaptik girdiyi temsil eder (önceden $\sum (w\hat{g}_x\delta(t - t_f))$ şeklinde tanımlanmıştır). Sinirsel bağlantılarla ilgili kısım, esneklik sağlamak amacıyla nöron modülünde uygulanmamıştır. Böylece bu modül, tamamen kaynakların adandığı ya da paylaşımlı sinaps gibi farklı sinir ağı mimarilerinde kolayca kullanılabilir (Benjamin ve diğ. 2014). Bu nedenle, değişkenler ve parametreler aşağıdaki şekilde yeniden tanımlanmıştır:

$$\begin{aligned} u &= \frac{h}{C_m}u_{old}, g_x = \frac{h}{C_m}g_{x,old}, \quad d = \frac{h}{C_m}d_{old} \\ C_v &= \frac{h}{C_m}k, C_{uu} = 1 - h.a, \quad C_{uv} = h^2a\frac{b}{C_m}, C_{gx} = 1 - \frac{h}{\tau_x} \end{aligned} \quad (A.4)$$

Burada h zaman adımdır. Şekil A.2’de verilen ve Denklem A.3 ile ilişkili olan veri akış grafiği (DFG) incelendiğinde, tek bir nöronun donanımda gerçekleştirilmesi için 11 toplama ve 8 çarpma birimine ihtiyaç duyulduğu görülmektedir. Büyük ölçekli ateşlemeli sinir ağlarındaki nöron sayısı ve ortalama bir FPGA’nın sahip olduğu kaynaklar göz önünde bulundurulduğunda, bu sadece bir nöron için oldukça fazladır. Özellikle DFG’de kullanılan çarpıcı (çarpma) birimlerinin sayısı, FPGA’ye yerleştirilebilecek nöron sayısını sınırlamaktadır. Donanım kaynak tüketimini

azaltmak amacıyla, bir sonraki bölümde açıklanacak olan katlama (folding) bir mimari dikkate alınmıştır.



Şekil A.1: Denklem A.3 ile verilen iletkenlik tabanlı Izhikevich modelinin veri akış grafi (Çağdaş & Şengör, 2022).

1.2 Tekil Nöron için Katlama Mimarisi

Bu mimarinin amacı, nöron modelini zaman çoklama yöntemiyle yalnızca bir çarpıcı ve bir toplayıcı birim kullanarak gerçekleştirmektir. Açık veri akış grafiğinde (Şekil A.2) 11 toplama işlemi gerçekleştirildiğinden, katlama faktörü N_{fold} değeri 11 olarak seçilmiştir. Daha sonra, toplama ve çarpma işlem kümeleri belirlenmiş ve bu işlemler arasındaki giriş-çıkış ilişkileri göz önünde bulundurularak 11 zaman adımı için öncelik sırasına göre yazılmıştır.

$$\begin{aligned} S_A &= [A1, A4, A3, A11, A2, A7, A8, A10, A9, A5, A6] \\ S_M &= [0, 0, M6, M5, M3, M4, M7, M8, M1, M2] \end{aligned} \quad (A.5)$$

Bu kümeler, A1 işleminin 0. adımında, M6 işleminin 2. adımında ve A6 toplama işleminin 10. adımında gerçekleştirildiğini göstermektedir. Bir katlanmış mimaride, bir adımda gerçekleştirilen bir işlemin çıktısı, artık gerekli olmadığı ana kadar saklanmalıdır. Gecikmelerin sayısı, ilgili işlemler arasındaki ilişkilere göre basitçe hesaplanmaktadır:

$$D(U \Rightarrow V) = N_{fold} - P_U + v - u \quad (A.6)$$

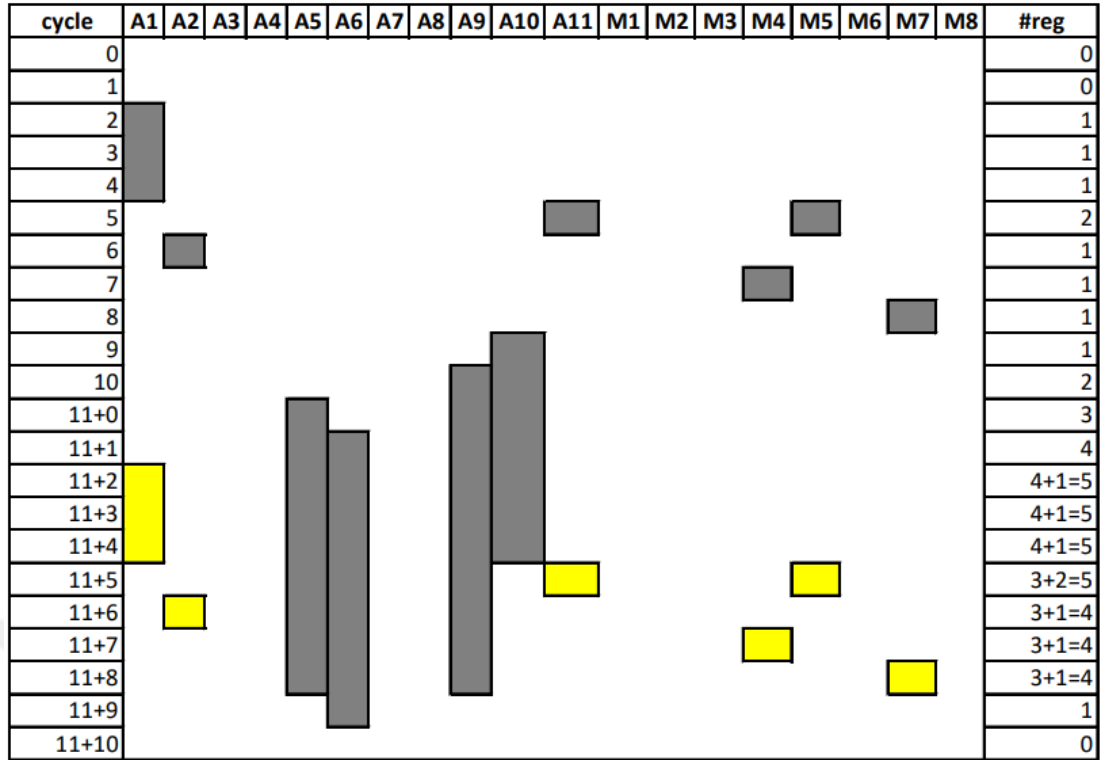
Çizelge A.1: Şekil A.2 içerisinde gösterilen DFG kenarlarının gecikme değerleri (Çağdaş & Şengör, 2022).

Gecikme (1)	Gecikme (2)	Gecikme (2)
$D(A1 \Rightarrow M3) : 3$	$D(A2 \Rightarrow M4) : 0$	$D(A2 \Rightarrow M7) : 1$
$D(A3 \Rightarrow M5) : 0$	$D(A4 \Rightarrow M6) : 0$	$D(A5 \Rightarrow M1) : 9$
$D(A5 \Rightarrow M5) : 4$	$D(A6 \Rightarrow M2) : 9$	$D(A6 \Rightarrow M6) : 2$
$D(A7 \Rightarrow A8) : 0$	$D(A8 \Rightarrow A10) : 0$	$D(A9 \Rightarrow A8) : 8$
$D(A9 \Rightarrow A9) : 10$	$D(A9 \Rightarrow M8) : 9$	$D(A10 \Rightarrow A1) : 3$
$D(A10 \Rightarrow A2) : 7$	$D(A10 \Rightarrow A3) : 5$	$D(A10 \Rightarrow A4) : 4$
$D(A10 \Rightarrow A11) : 6$	$D(A11 \Rightarrow A7) : 1$	$D(M1 \Rightarrow A5) : 0$
$D(M2 \Rightarrow A6) : 0$	$D(M3 \Rightarrow M4) : 0$	$D(M4 \Rightarrow A10) : 1$
$D(M5 \Rightarrow A7) : 1$	$D(M6 \Rightarrow A11) : 0$	$D(M7 \Rightarrow A9) : 1$
$D(M8 \Rightarrow A9) : 0$		

N_{fold} , daha önce 11 olarak tanımlanan katlama faktörüdür ve v ile u , işlemlerin gerçekleştirildiği zaman adımlarını ifade eder. P_U , işlevsel birimin (çarpıcı veya toplayıcı) ardışık hat (pipelining) aşamalarını gösterir ve her işlevsel birim maksimum saat frekansını koruyabilmek amacıyla bir kez ardışık hat olarak tasarlandığından $P_U = 1$ olarak alınmıştır. Şekil A.2'deki veri akış grafiğine (DFG) göre, tüm gecikmeler Denklem A.6 kullanılarak hesaplanmıştır:

Tüm hesaplanan gecikme değerlerinin, gerçekleştirilebilir bir mimari için negatif olmaması gerektiği unutulmamalıdır. Aksi takdirde, DFG üzerinde yeniden zamanlama (retiming) yöntemleri uygulanmalı ya da farklı öncelik kümeleri belirlenmelidir ((Parhi, 2007)). Her bir işlem X 'in çıktısının kaç zaman adımı boyunca tutulması gerektiği, X 'in çıktısını girdi olarak kullanan ve X ile bağlantılı olan i sıralımlı işlem O_i için $\max(D(X \Rightarrow O_i))$ hesaplanarak belirlenir.

Katlanan mimarinin dezavantajlarından biri, tüm çıkış verilerinin saklanabilmesi için fazladan kaydedici tahsis edilmesidir. Bu dezavantajı aşmak için, kaydedici minimizasyonu teknikleri kullanılmış ve farklı zaman adımlarında birden fazla değişkenin aynı kaydediciyi paylaşması sağlanmıştır. Bu nedenle, doğru bir donanım gerçekleştirme için minimum kaydedici sayısını belirlemek amacıyla yaşam süresi (lifetime) analizi gereklidir. Yaşam süresi analizi incelendiğinde (Şekil ??), $t = 2, 3, 4, 5$ çevrim indekslerinde beş farklı çıkış verisinin aktif (yaşayan) olduğu görülmektedir. Sonuç olarak, bu mimari için gereken minimum kaydedici sayısının beş olduğu sonucuna varılabilir. Beş kaydedici ve yaşam süresi analiz grafiği kullanılarak,



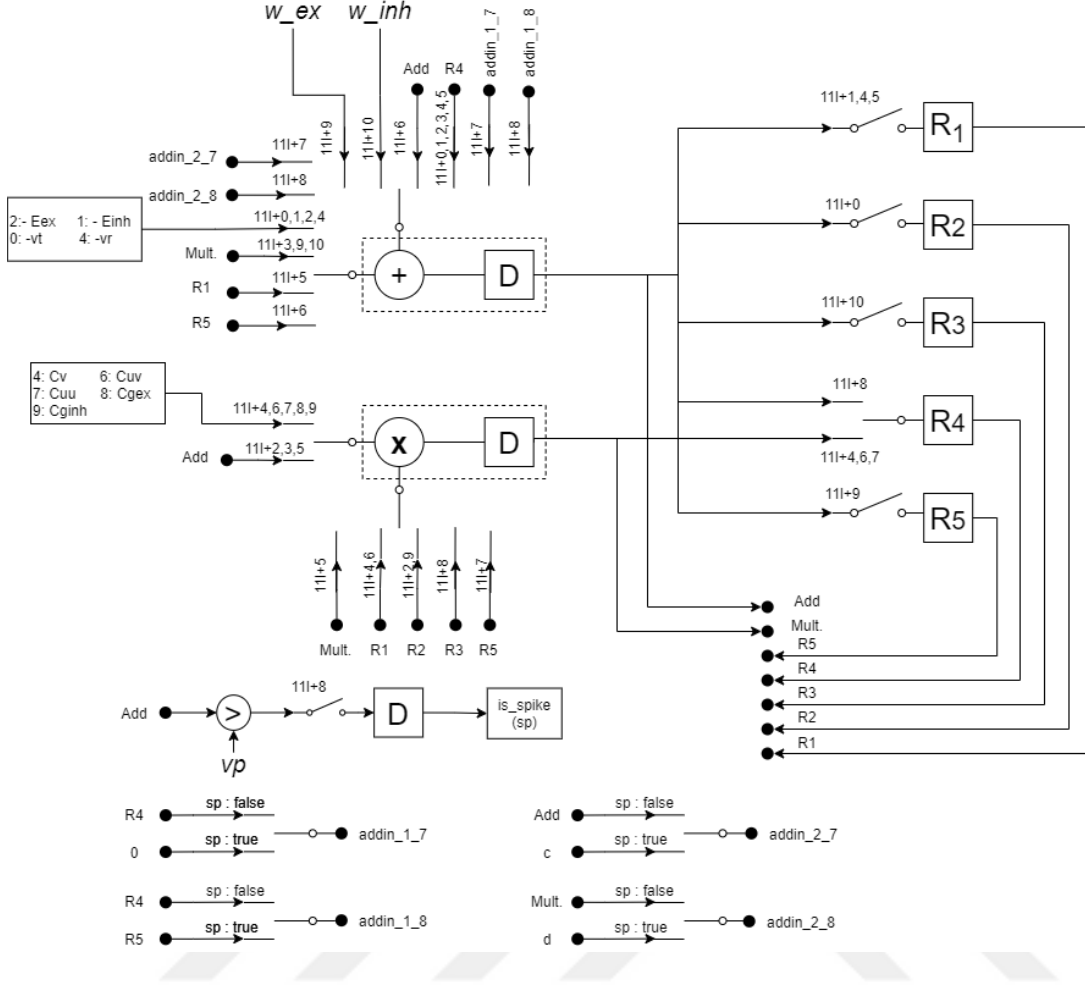
Şekil A.2: Her bir işlemin çıktısı için, Denklem A.5'te verilen öncelik kümelerine göre yaşam süresi analizi yapılmıştır. Her adımda ihtiyaç duyulan minimum kaydedici sayısı (sağ sütunda) bu analizle belirlenmiştir. Gri ve sarı renkli dikdörtgenler, modelin farklı örneklerinin hesaplanmasında kullanımını temsil etmektedir (Çağdaş & Şengör, 2022).

her zaman adımında hangi değişkenin hangi kaydedicide saklanacağını belirlemek üzere ileri-geri kaydedici tahsis algoritmasına ((Parhi, 2007)) dayalı basit bir tahsis haritası oluşturulmuştur. Tüm tasarım gereksinimlerine, yaşam süresi analizine ve kaydedici tahsis haritasına uygun olarak; bir adet toplama birimi, bir adet çarpma birimi ve tek ardışık hat ile, beş kaydedici kullanan katlanmış DFG çizilmiştir (Şekil A.3).

1.3 FPGA Gerçeklemesi ve Benzetimi

Şekil A.2 ve Şekil A.3'de verilen Izhikevich nöron modeline ait her iki veri akış grafiği (DFG), Verilog HDL kullanılarak Xilinx Zynq UltraScale+ ZCU104 Değerlendirme Kartı hedef alınarak gerçekleştirilmiştir. Tüm değişkenler, parametreler ve kaydediciler 24 bit sabit noktalı sayı (fixed point) biçiminde temsil edilmiştir; bu 24 bitin 20 biti kesir kısmı olarak kullanılmıştır. Zar membran potansiyeli değerleri, kararlılık (stabilite) sorunlarını önlemek amacıyla $[-1, 1]$ aralığına yeniden ölçeklendirilmiştir. Çarpma işlemleri için, 27x18 bit çarpanlar içeren DSP48 blokları kullanılmıştır.

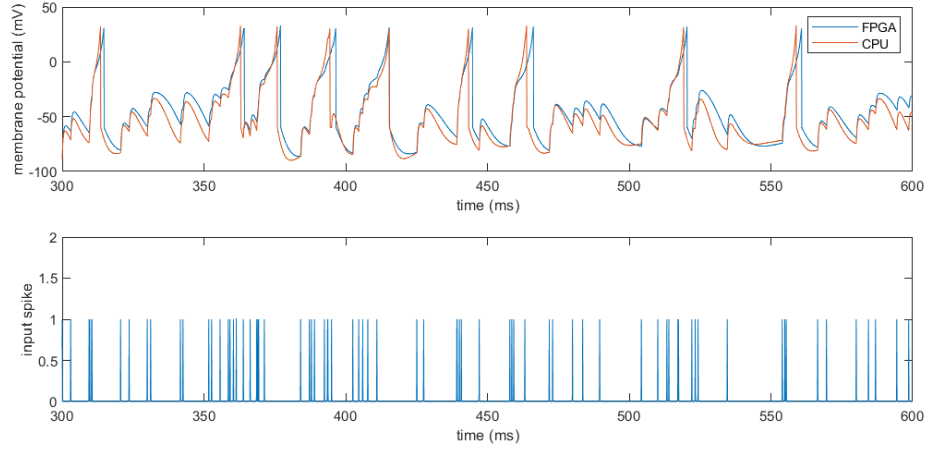
Tek bir nöron modeli, donanımın doğru çalışıp çalışmadığını kontrol etmek amacıyla aynı parametrelerle hem FPGA hem de CPU üzerinde simüle edilmiştir (bkz.



Şekil A.3: Katlama yöntemi kullanılarak gerçekleştirilen Izhikevich nöron modeline ait veri akış grafi (Çağdaş & Şengör, 2022).

Şekil A.4).Kayan nokta ve sabit nokta gösterimleri arasındaki küçük farklara rağmen, her iki simülasyonda da benzer ateşleme örüntülerinin elde edildiği görülmektedir.

SNN benzetimi için, 500 uyarıcı serebellar granül hücresi (Grc) ve 25 inhibitör Golgi hücresinden (Goc) oluşan basit bir serebellar granüler katman modellenmiştir. Tablo A.3'te verilen model parametreleri, SNN içindeki tüm nöron türleri için %10 rastgele sapma ile kullanılmıştır. Nöron popülasyonu ve girişler arasındaki bağlantı parametreleri Tablo A.4'te verilmiştir. Ağda 100 Mossy Fiber (MF) girişi, Poisson ateşleme üreteçleri kullanılarak eklenmiştir. Üreteçlerin temel ateşleme hızları 3 Hz olarak belirlenmiştir. [550,600] ms ve [1100,1150] ms zaman aralıklarında, ateşleme hızları sırasıyla 50 ve 150 Hz olarak artırılmıştır. Ağdaki nöron modülleri, her bir sinaps için donanım elemanı sağlayan tam özel bir mimariyle birbirine bağlanmıştır (Benjamin ve diğ. 2014). SNN, aynı parametreler ve benzer MF giriş hızları kullanılarak CPU üzerinde Brian2 yazılımı ile de simüle edilmiştir. Brian2, SNN'ler için güçlü bir simulatördür (Stimberg ve diğ. 2019). Hem CPU hem de FPGA simülasyon sonuçları Şekil A.5'de verilmiştir.



Şekil A.4: Aynı parametrelere sahip tek bir nöron modeli, hem CPU üzerinde hem de katlama mimarisine dayalı FPGA donanımı üzerinde benzer şekilde simüle edilmiştir. Her iki benzetimde de aynı giriş, Poisson ateşleme üretici kullanılarak verilmiştir (Çağdaş & Şengör, 2022).

Çizelge A.2: Katlanmış ve açık mimarilere dayalı Izhikevich nöron modülü donanımsal gerçeklemelerinin kaynak tüketimleri (Çağdaş & Şengör, 2022).

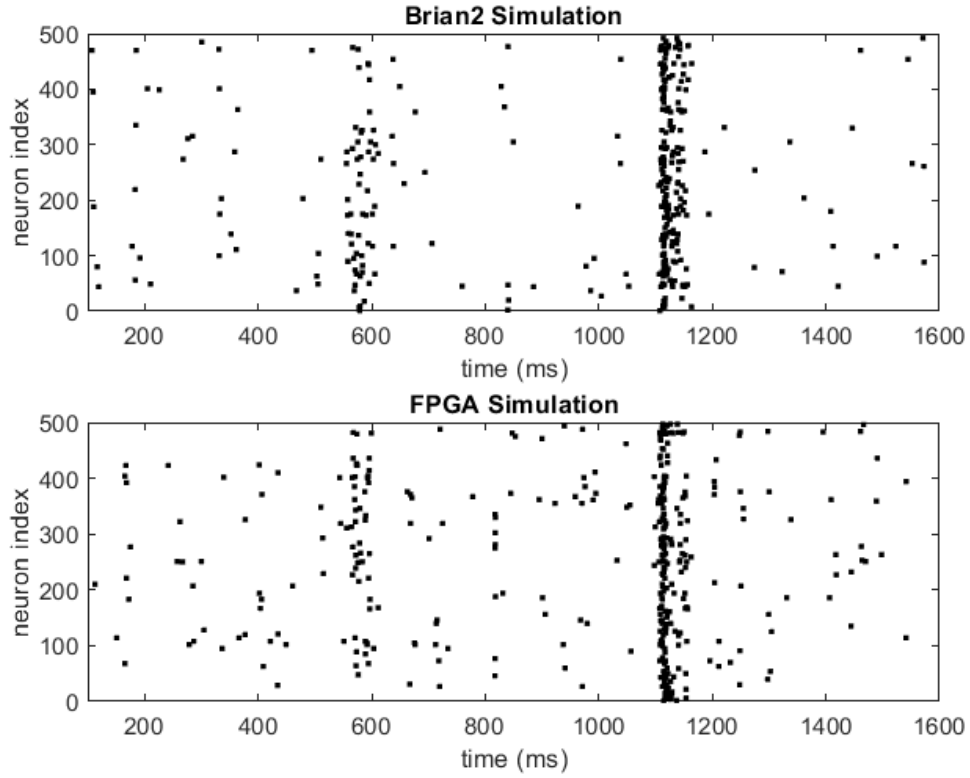
	Slice Registers	Slice LUTs	DSP	Maks Hız (MHz)
Unfolded DFG (Fig. A.2)	38	267	11	190
Folded DFG (Fig. A.3)	320	145	1	376

Çizelge A.3: Granüler katmana nöronlarına ait Izhikevich nöron modeli parametreleri (Çağdaş & Şengör, 2022).

$C(pF)$	1,5	$v_r(mV)$	-70
k	$7e-3$	$v_t(mV)$	-40
a	0.1	$E_{inh}mV$	-82
b	0.23	$\tau_{inh}ms$	10
c	60	$E_{ex}mV$	0
d	2.0	$\tau_{ex}ms$	0.5

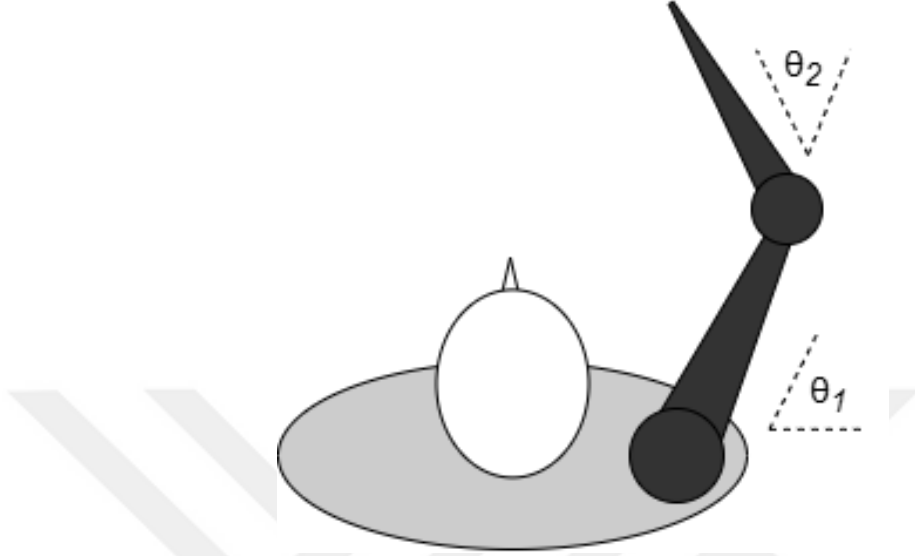
Çizelge A.4: SNN'ye ait nöron sayıları, bağlantı ağırlık ve olasılıkları (Çağdaş & Şengör, 2022).

Presinaptik (N) hücre (N)	Postsinaptik hücre	Bağl. olasılığı	Sinaptik ağırlıklar
MF (100)	Grc	0.01	9 nS
	Goc	0.08	2 nS
Grc (500)	Goc	0.025	0.4 nS
Goc (25)	Grc	0.1	5 nS



Şekil A.5: 525 nörondan oluşan bir SNN, hem CPU hem de FPGA üzerinde simüle edilmiştir. Raster grafikler, benzer koşullar altında yapılan her iki benzetimde de granüler hücre popülasyonunun davranışını göstermektedir (Çağdaş & Şengör, 2022).

EK B: İki Eklemlı Kol Modeli



Şekil B.1: İki eklemlı kol modelinde kol iki eklem için ayrı ayrı üretilen tork verisi $m(t)$ ile yönlendirilmektedir.

Merkezden dışa uzanma görevi için kullanılan iki eklemlı kol modeli (W. Li & Todorov, 2004), $\theta = [\theta_1 \ \theta_2]^T$ vektöründen oluşmaktadır:

$$M(\theta)\ddot{\theta} = (m(t) - \chi(\theta, \dot{\theta}) - B(\theta)) \quad (A.1)$$

Ters-dinamiklerle ilgili denklemlerde, $M(\theta) \in \mathbb{R}^{2 \times 2}$ ve $B(\dot{\theta}) \in \mathbb{R}^{2 \times 2}$ sırasıyla eylemsizlik ve sönümlenme matrisleridir. Burada, $\chi(\theta, \dot{\theta}) \in \mathbb{R}^{2 \times 1}$, merkezkaç ve Coriolis kuvvetleri ile ilişkili bir vektördür:

Denklemde $M(\theta) \in \mathbb{R}^{2 \times 2}$ koriolis, $\chi(\theta, \dot{\theta}) \in \mathbb{R}^{2 \times 1}$ eylemsizlik matrisi ve $B(\dot{\theta}) \in \mathbb{R}^{2 \times 2}$ sönümlenme matrisi ile ifade edilmektedir:

$$M = \begin{bmatrix} a_1 + 2a_2\cos(\theta_2) & a_3 + a_2\cos(\theta_2) \\ a_3 + a_2\cos(\theta_2) & a_3 \end{bmatrix} \quad (A.2)$$

$$\chi = a_2\sin(\theta_2) \begin{bmatrix} -\dot{\theta}_2(2\dot{\theta}_1 + \dot{\theta}_2) \\ a_3 + a_2\cos(\theta_2) \end{bmatrix} \quad (A.3)$$

$$B = \begin{bmatrix} 0.05 & 0.025 \\ 0.025 & 0.05 \end{bmatrix} \quad (A.4)$$

Denklem A.2’de kullanılan parametreler $a_1 = I_1 + I_2 + M_2L_1^2$, $a_2 = M_2L_1D_2$, $a_3 = I_2$ olarak tanımlanmıştır. Denklemler için gerekli diğer parametreler Tablo ??’de verilmiştir.

Çizelge B.1: İki eklemlı kol modeline ait parametreler (Kaynak (W. Li & Todorov, 2004)).

Parametre	Değer	Açıklama
L_1	0.3 m	Üst kol uzunluk
L_2	0.33 m	Alt kol uzunluk
M_1	1.4 kg	Üst kol kütle
M_2	1 kg	Alt kol kütle
I_1	0.025 kgm ²	Eylemsizlik momenti
I_2	0.045 kgm ²	Eylemsizlik momenti
s_2	0.16 m	Alt kolun ağırlık merkezinin ekleme uzaklığı
θ_{init}	[10, 143.54]	Başlangıç durumu eklemler açıları
θ_{hedef}	$[-0.2\pi, 0, 0.2\pi, \dots, \pi, 1.2\pi]$	Hedef açıları
d_{hedef}	0.2 m	Hedefin merkezden uzaklığı

2.0.1 Hedef tork bilgisinin elde edilmesi

Başarılı uzanma için gerekli olan hedef tork girdileri belirlenirken, iki eklemlı kolun ucunun hedeflere doğrusal bir yol üzerinden ulaşması amaçlanmıştır. Kolun doğal bir şekilde hareket etmesi için hız profili, Kao ve diğ. 2021’de olduğu gibi çan eğrisi şeklindeki bir denklem ile verilmiştir:

$$v(t) = v_0 \left(\frac{t}{\tau_r} \right)^2 \exp \left[-\frac{1}{2} \frac{t}{\tau_r} \right] \quad (A.5)$$

Burada, $\tau_r = 120ms$ uzanma zaman sabitidir ve kolun hareket sonunda hedefe ulaşabilmesi için v_0 hızı 0.133m/s olarak ayarlanmıştır. Bu nedenle, kol sıfır başlangıç hızıyla başlar, ilk aşamada hızlanır ve hedefe yaklaştıkça yavaşlar. Hız bilgisi kullanılarak, kol ucunun Kartezyen uzaydaki konumu, her zaman-adımı için doğrusal bir yörüngede kolayca elde edilebilir. Daha sonra, eklemlerin açısal konumları kosinüs teoremi kullanılarak hesaplanır:

$$\theta_{target}(t) = \begin{bmatrix} atan \left(\frac{y(t)}{x(t)} \right) - acos \left(\frac{r^2(t) + L_1^2 - L_2^2}{2L_1r(t)} \right) \\ \pi - acos \left(\frac{L_1^2 + L_2^2 - r^2(t)}{2L_1L_2} \right) \end{bmatrix} \quad (A.6)$$

Burada, $r(t) = \sqrt{x(t)^2 + y(t)^2}$, t anında kolun merkezden olan mesafesidir. Açısal hız ve ivme bilgileri, konum verilerinden basit bir sayısal analiz yöntemiyle türetilir. Son olarak, ters-kinematik problemi, orantı türev (PD) geri besleme kontrolörü kullanılarak çözümlenerek istenen tork verileri elde edilmektedir (Tokuda ve diğ. 2013):

$$m_d(t) = K_p(\theta_d - \theta_s) + K_d(\dot{\theta}_d - \dot{\theta}_s) \quad (A.7)$$

Burada, θ_s ve θ_d sırasıyla eklemlerin spontane ve istenen açısal değerleridir. Orantı ve türev parametreleri sırasıyla $K_p = 100$ ve $K_d = 1$ olarak ayarlanmıştır.





ÖZGEÇMİŞ

Adı Soyadı : Serhat Çağdaş

ÖĞRENİM DURUMU :

- **Lisans** : 2013, Kocaeli Üniversitesi, Mühendislik Fakültesi, Elektronik ve Haberleşme Mühendisliği
- **Lisans** : 2016, Kocaeli Üniversitesi, Mühendislik Fakültesi, Bilgisayar Mühendisliği (Çift Anadal Programı)
- **Y. Lisans** : 2019, İzmir Yüksek Teknoloji Enstitüsü, Mühendislik ve Fen Bilimleri Enstitüsü, Elektronik ve Haberleşme Mühendisliği Programı (Tezli) (İngilizce).

MESLEKİ DENEYİMLER VE ÖDÜLLER:

- 2013-2016 yılları Ingenico Ödeme Sistemleri AŞ. firmasında Gömülü Yazılım Mühendisi olarak çalıştı.
- 2016-2018 yılları arasında İzmir Yüksek Teknoloji Enstitüsü'nde Araştırma Görevlisi olarak çalıştı.
- 2018 yılından beri Yalova Üniversitesi'nde Araştırma Görevliliği görevine devam etmektedir.

DOKTORA TEZİNDEN TÜRETİLEN YAYINLAR, SUNUMLAR VE PATENTLER:

- **Çağdaş S. and Şengör N. S.**, 2022: “A folded architecture for hardware implementation of a neural structure using Izhikevich model,” in *International Conference on Artificial Neural Networks*, Cham, Switzerland: Springer Nature Switzerland, Sep. 2022, pp. 508–518. (Presentation Instance)
- **Uludağ R. B., Çağdaş S., İşler Y. S., Şengör N. S., and Aktürk İ.** 2023, “Exploring scaling efficiency of Intel Loihi neuromorphic processor,” in *Proc. 30th IEEE Int. Conf. Electron., Circuits Syst. (ICECS)*, Dec. 2023, pp. 1–4. (Presentation Instance)

- **Uludağ R. B., Çağdaş S., İşler Y. S., Şengör N. S., and Aktürk İ.** 2024, “Bio-realistic neural network implementation on Loihi 2 with Izhikevich neurons,” *Neuromorphic Computing and Engineering*, vol. 4, no. 2, p. 024013. (Article Instance)
- **Çağdaş S. and Şengör N. S.** 2025, “Basal ganglia: an amplifier for preparatory activity in motor control,” *Biological Cybernetics*, vol. 119, no. 4. (Article Instance)

DİĞER YAYINLAR, SUNUMLAR VE PATENTLER:

- **Çağdaş S. and Çelebi A.** 2012, “FPGA implementation of cubic spline interpolation method for empirical mode decomposition,” in *Proc. 20th Signal Process. Commun. Appl. Conf. (SIU)*, Apr. 2012, pp. 1–4.
- **Türkoglu C., Çağdaş S., Çelebi A., and Ertürk S.** 2014, “Hardware design of an embedded real-time acoustic source location detector,” in *Proc. 6th Int. Conf. New Technol., Mobility Secur. (NTMS)*, Mar. 2014, pp. 1–4.
- **Çağdaş S. and Karaçali B.** 2018, “Novel techniques for model-free and fast computation of mutual information,” in *Proc. 26th Signal Process. Commun. Appl. Conf. (SIU)*, May 2018, pp. 1–4.