



DEÜ MÜHENDİSLİK FAKÜLTESİ MÜHENDİSLİK BİLİMLERİ DERGİSİ



Cilt: 15 No:2 Sayı: 44 sh. 53-76 Mayıs 2013

NOKTASAL SÜREÇLERDE EN YÜKSEK OLABİLİRLİKLİ KESTİRİM İŞLEMİNİN EVRE İZGESİ

(*PHASE SPECTRUM OF POINT PROCESS MAXIMUM LIKELIHOOD DECODER*)

Murat OKATAN¹

ÖZET/ABSTRACT

Noktasal süreçleri süren değişkenlerin kestiriminde kullanılan yöntemlerden biri ‘en yüksek olabirlikli kestirim’ işlemidir. Bu işlemin uygulama alanlarından biri, sinirsel aksiyon potansiyeli dizilerinin içerdiği bilgilerin kestirimidir. Noktasal süreçlerin içerdiği bilgilerin en yüksek olabirlikle kestirilmesi işleminin evre izgesi henüz incelenmemiş bir konudur. Şimdiki çalışmada, bu evre izgesi, sinirbilimsel açıdan gerçeğe uygun koşullar altında, benzetim yoluyla incelenmiştir. Çalışmanın başlıca bulgusu, en yüksek olabirlikli kestirim işleminin evre gecikmesinin incelenen frekans aralığında istatistiksel olarak anlamlı olmadığıdır. İkinci bir bulgu ise aynı koşullar altında noktasal süreç özyineli süzgecinin evre gecikmesinin sıfırdan anlamlı derecede büyük olduğudur. Bu sonuçlar, sinir sisteminde gerçekleşen bilgi işlem süreçlerinin zamanlamasının incelendiği çalışmalar için önem taşımaktadır.

One of the methods that are used for estimating variables that drive point processes is maximum likelihood estimation. One application of this method is neural spike train decoding. The phase spectrum of the point process maximum likelihood decoder has not been examined previously. Here, this phase spectrum is examined in a simulated experiment under neuroscientifically realistic conditions. The major finding of the study is that the phase delay of the maximum likelihood decoder is statistically not significant in the frequency range of interest. A second finding is that, under the same conditions, the phase delay of the point process recursive filter is significantly greater than zero. These results are important for studies that examine the timing of information processing within the nervous system.

ANAHTAR KELİMELER/KEYWORDS

Özyineli süzgeç, Evre gecikmesi, Aksiyon potansiyeli dizisi, Hipokamp, Davranış nörofizyolojisi
Recursive filter, Phase delay, Spike train, Hippocampus, Behavioral neurophysiology

¹ Cumhuriyet Ü., Teknoloji Fakültesi, Mekatronik Müh. Böl., Elektronik Sistemleri Anabilim Dalı, Kampüs, SIVAS, murat.okatan@superonline.com

1. GİRİŞ

Bu bölümde, noktasal süreçler tanıttıldıktan sonra, sinirsel aksiyon potansiyeli dizilerinin noktasal süreçler olarak incelenmesi ve bu dizilerde bilginin temsil edilmesi üzerinde durulmaktadır. Aksiyon potansiyeli dizilerinin kaydedilmesi hakkında bilgiler verildikten sonra, üzerinde durulan sinir sistemi bölgesi tanıtılmaktadır. Aksiyon potansiyeli dizilerinin içerdiği bilgilerin kestirimi konusu ele alınmakta ve en yüksek olasılıklı kestirim (EYOK) işlemi açıklanmaktadır. Bu işlemin evre izgesini kestirmek için kullanılan deney benzetimiyle ilgili ön bilgiler verilmektedir. Bu bilgilere dayanılarak çalışmanın amacı açıklanmaktadır.

1.1. Noktasal Süreçler

Noktasal süreçler, zaman ekseninde bulunan noktalar olarak düşünülebilir. Bir çok uygulamada, bu noktalar bir olayın gerçekleştiği anları temsil eder. Örneğin, ilgilenilen olay bir telefona gelen aramalar ise, telefonun çalmaya başladığı anlar bir noktasal süreç oluşturur. Noktasal süreçler rastlantısaldır. Herhangi bir zaman diliminde gerçekleşen nokta sayısı rassal bir sayıdır. Bu sayı bir olasılık dağılımından gelmektedir. Her noktasal sürecin olasılık yapısını tam olarak belirleyen, 'koşullu şiddet işlevi' adı verilen bir matematiksel işlev bulunur (Daley ve Vere-Jones, 2003). Noktasal süreçlerin incelenmesinde koşullu şiddet işlevlerinin belirlenmesi büyük önem taşır.

Noktasal süreçleri süren birtakım değişkenler olabilir. Diğer bir deyişle, süreçte nokta oluşma olasılığının bağlı olduğu değişkenler bulunabilir. Bir telefonun aranma süreci örneğine geri dönecek olursa, zaman, bu süreç üzerinde etkili olan bir değişken olabilir. Örneğin, çoğu kullanıcının telefonuna, saat 02:00 ile 04:00 arasında çağrı gelme olasılığı, saat 14:00 ile 16:00 arasındaki olasılıktan daha küçüktür. Dolayısı ile, süreçte nokta görülme olasılığı zamana bağlıdır. Noktasal süreçler kendi geçmişlerine de bağlı olabilir: çalan bir telefona cevap verildikten sonra konuşma bitene kadar telefonun tekrar çalamayacağı gibi. Noktasal süreçleri süren değişkenler iki veya daha fazla sayıda olabilir. Örneğin, zamana ek olarak, telefonun aranma süreci üzerinde etkili olabilecek bir diğer değişken, kullanıcının niteliğidir: bir taksi durağı ile bir vergi dairesinin telefonlarına, saat 02:00 ile 04:00 arasında çağrı gelmesi olasılıkları aynı değildir.

Bu örnekler, noktasal süreçlerde birim zamanda gerçekleşen etkinliğe (nokta sayısına) bakılarak, sürecin altında yatan birtakım 'hedef değişkenler' hakkında çıkarımlar yapılabileceğini göstermektedir. Bu tür çıkarımlar yapılmasına, noktasal sürecin altında yatan değişkenlerin 'kestirimi' denmektedir. Örneğin, bir telefon hattının sahibi hedef değişken olarak ele alınıyorsa ve bu hedef değişkenin bir taksi durağı veya bir vergi dairesi olabileceği olasılıkları üzerinde duruluyorsa, bu hattın aranma sürecinde saat 02:00 ile 04:00 arasında görülen etkinliğe bakılarak, hattın bir taksi durağına mı yoksa bir vergi dairesine mi ait olduğunun kestirimi belirli bir güven aralığı dahilinde yapılabilir.

Bu tür kestirimlerin yapılabilmesi için, noktasal süreçlerin olasılık yapılarının modellerine sahip olunması gerekir. Bunun nedeni açıktır: bir taksi durağının ve bir vergi dairesinin telefon hatlarının aranma süreçlerinde saat 02:00 ile 04:00 arasında görülen nokta sayısının olasılık dağılımları hakkında bilgi sahibi olunmadığı durumlarda, bir aranma sürecinde görülen nokta sayısına dayalı olarak bu sürecin bir taksi durağına mı vergi dairesine mi ait olduğunu kestirmek mümkün olmayacaktır. Dolayısıyla, bu tür çıkarımların yapılabilmesi amacıyla, noktasal süreçlerin koşullu şiddet işlevleri için birtakım katsayılı modeller önerilir ve bu modellerin katsayıları verilerden kestirilir. Verileri en iyi açıklayan model istatistiksel ölçütler kullanılarak belirlenir. Verilerin, bu model tarafından kabul edilebilir bir düzeyde açıklandığı doğrulanır. Daha sonra bu model yeni verilerden çıkarımlar yapmak amacıyla

kullanılabilir. Örneğin, taksi durağının ve vergi dairesinin telefonlarının Ocak ayı boyunca toplanan arama verileri kullanılarak, bu telefon hatlarında saat 02:00 ile 04:00 arasında görülen nokta sayıları bir olasılık dağılımı ile modellendiyse, Şubat ayı içinde bir gün bu saatlerde görülen etkinliğe dayalı olarak, etkinliğin görüldüğü hattın hangi hat olduğunun kestirimi belirli bir hata payı dahilinde yapılabilir.

1.2. Aksiyon Potansiyeli Dizilerinin Noktasal Süreçler Olarak İncelenmesi

Sinir sistemi, nöron adı verilen sinir hücrelerinin ve bu hücrelere yaşamsal ve yapısal destek sağlayan diğer hücre türlerinin oluşturduğu bir ağıdır. Bu ağ, canlının iç ve dış ortamı ile ilgili bilgileri işler. Bilginin nöronlar arasındaki iletiminde rol oynayan başlıca elektriksel olaya ‘aksiyon potansiyeli’ adı verilir. Aksiyon potansiyelleri, nöronların hücre zarı üzerinde oluşan, süreleri yaklaşık 1-2 ms, genlikleri ise yaklaşık 100 mV olan voltaj sapmalarıdır (Keynes ve Aidley, 1991). Bu potansiyellerin süreleri ve genlikleri yaklaşık olarak sabit olduğu için, aksiyon potansiyeli dizileri sadece bu potansiyellerin bir eşik değere ulaştıkları anlardan ibaret olarak düşünülebilir. Bu sayede, aksiyon potansiyeli dizileri, zaman ekseninde bulunan noktalar (noktasal süreçler) olarak ele alınabilmektedir (Perkel vd., 1967).

Bir nöronun aksiyon potansiyeli üretme (ateşleme) süreci bazı açılardan bir telefonun arama sürecine benzer. Hat meşgulken çalmayan telefonlar gibi, bir nöron da aksiyon potansiyeli ateşleme halindeyken yeni bir aksiyon potansiyeli ateşleyemez. Bu nedendir ki, aksiyon potansiyellerinin süreleri yaklaşık 1-2 ms olduğu için, ardışık aksiyon potansiyellerinin arasında en az 1-2 ms’lik bir süre bulunur. Farklı telefon hatlarının arama süreçlerinin altında yatan olasılık dağılımlarının (koşullu şiddet işlevleri) farklı olması gibi, farklı nöronların aksiyon potansiyeli dizilerinin altında yatan olasılık dağılımları da (koşullu şiddet işlevleri) farklıdır. Bu durum, nöronların işlevsel farklılıkları ile ilgilidir. Telefon arama süreci örneğinde olduğu gibi, nöronların aksiyon potansiyeli dizilerine olasılık modelleri uydurularak, bu süreçlerin altında yatan hedef değişkenlerin değeri kestirilebilir. Bunun için, yine telefon örneğinde olduğu gibi, nöronların aksiyon potansiyeli dizilerinin kaydedilmesi ve modellenmesi gerekmektedir.

Telefon arama süreci ve nöronların aksiyon potansiyeli dizileri arasında birtakım benzerlikler bulunsa da, çok önemli farklılıklar da bulunmaktadır. Örneğin, telefonun çalması, telefonun arandığı bilgisini cihazın yakınındaki birkaç kişiye duyururken, bir nöronun aksiyon potansiyeli ateşlemesi, o nöronun etkin olduğu bilgisini, nöronun bağlı olduğu yüzlerce, hatta binlerce nörona birkaç milisaniye içinde iletebilmektedir. Ayrıca, bir telefonun çalmasına aynı anda sadece tek bir telefon sebep olabilirken, bir nöronun aksiyon potansiyeli ateşlemesine aynı anda birçok nörondan gelen uyarıların toplam etkisi sebep olabilmektedir. Bir telefonu çaldırarak arama, telefona bir merkez tarafından yönlendirilirken, bir nörona aksiyon potansiyeli ateşleten uyarılar, o nörona başka nöronlardan, bir merkez tarafından yönlendirilmeden, birebir bağlantılar üzerinden ulaşabilmektedir. Telefonlar aranmadan çalmazken, bazı nöronlar hiçbir uyarı almadıkları halde kendiliklerinden aksiyon potansiyeli ateşleyebilmektedir. Bu farklılıklar, sinir ağlarının telefon ağlarından çok daha karmaşık olduğunu gösteren birkaç basit örnektir.

1.3. Aksiyon Potansiyeli Dizilerinin Kaydedilmesi

Aksiyon potansiyelleri her ne kadar nöronların hücre zarı üzerinde oluşsalar da, etkileri hücre dışından da kaydedilebilmektedir. Bu etkilerin genlikleri hücreden uzaklaştıkça azalmaktadır (Drake vd., 1988). Dolayısıyla, beyne yerleştirilen ince iletken teller aracılığı ile, tellerin ucunun yakın komşuluğunda bulunan nöronların ateşledikleri aksiyon potansiyelleri

kaydedilebilmektedir (Buzsaki, 2004). ‘Davranış nörofizyolojisi’ adı verilen bilim dalında, denek hayvanlarının beyinlerine kalıcı olarak yerleştirilen teller aracılığıyla bu tür kayıtlar denek uyanık ve davranış halindeyken yapılabilmektedir. Nöronun etkinliği birtakım deneysel değişkenlerle birlikte eşzamanlı olarak kaydedildiğinde, nöronun aksiyon potansiyeli ateşleme olasılığı, deneysel değişkenlere bağlı olarak modellenmektedir. Dolayısıyla, deneysel değişkenlerle ilgili bilgilerin sinir sisteminde temsil edilmesi ve işlenmesi sırasında nöronun oynadığı rol hakkında fikir edinilebilmektedir. Sıçan beyinde hipokamp adlı bölgede bulunan nöronların ürettikleri aksiyon potansiyeli dizilerinin incelenmesi, bu tür çalışmalara bir örnek olarak gösterilebilir (Brown vd., 1998).

1.4. Konuma Bağlı Etkinlik Gösteren Hipokamp Nöronları

Taksi durağı ve vergi dairesine ait telefon hatlarının aranma süreçleri arasındaki zamana bağlı farklılıklar gibi, beyin hipokamp adlı bölgesinde bulunan farklı nöronların aksiyon potansiyeli dizileri arasında da, deneğin içinde bulunduğu ortamdaki konumuna bağlı farklılıklar bulunmaktadır. Örneğin, dairesel bir ortamda rastgele atılan yiyecek kırıntılarını toplayarak gezinen bir sıçanın düzlem üzerindeki konumu ve hipokamp nöronlarının ateşledikleri aksiyon potansiyelleri eşzamanlı olarak kaydedildiğinde, nöronların aksiyon potansiyeli ateşleme olasılıkları ile deneğin konumu arasında bir ilişki bulunduğu görülmektedir (Brown vd., 1998). Çoğu hipokamp nöronu için aksiyon potansiyeli ateşleme olasılığının yüksek olduğu bir bölge bulunmaktadır. Bu bölgeye nöronun ‘ateşleme bölgesi’ adı verilir. Bu bulgulara göre, hipokamptaki nöron ağında, deneğin içinde bulunduğu ortam adeta küçük bölgelere ayrılmakta ve her bölgede farklı bir nöron topluluğu yüksek olasılıkla aksiyon potansiyeli ateşlemektedir. Hipokamp nöronlarının konuma bağlı etkinlik gösterdikleri ilk olarak O’Keefe ve Dostrovsky tarafından bulunmuştur (O’Keefe ve Dostrovsky, 1971). Şimdiki çalışmada kullanılan deney benzetiminde, hipokamp nöronlarının konuma bağlı olarak ürettikleri aksiyon potansiyeli dizileri modellenmektedir (Okatan, 2012).

1.5. Koşullu Şiddet İşlevinin Modellenmesi

Bölüm 1.2’de belirtildiği gibi, aksiyon potansiyeli dizilerinin istatistiksel olarak incelenmeleri sırasında bu diziler noktasal süreçler olarak ele alınmaktadır. Hipokamp nöronlarının ateşledikleri aksiyon potansiyeli dizilerinin deneğin konumu hakkında bilgi içeriyor olması, bu dizilerin altında yatan koşullu şiddet işlevlerinin kısmen de olsa deneğin konumuna bağlı olduğu anlamına gelmektedir. Nöronların koşullu şiddet işlevlerinin açık formülü bilinmemekle beraber, bu işlevler için birtakım matematiksel modeller önerilebilmekte ve bu modellerin katsayılarının verilerden kestirilmesiyle nöronların aksiyon potansiyeli üretme etkinliklerinin olasılık yapısı kısmen de olsa açıklanabilmektedir. Örneğin Brown vd., hipokamp nöronlarının etkinliklerini çift değişkenli normal dağılıma dayalı bir koşullu şiddet işlevi kullanarak modellemiştir (Brown vd., 1998). Bir nöronun kaydedilen aksiyon potansiyeli dizisi ve deneğin konum kaydı kullanılarak, önerilen koşullu şiddet işlevinin konuma bağlılığını tanımlayan katsayılar en yüksek olasılıkla kestirilebilmektedir. Daha sonra, herhangi bir konum vektörü için nöronun aksiyon potansiyeli ateşleme olasılığı, bu model kullanılarak kısa bir zaman aralığı içinde yaklaşık olarak hesaplanabilmektedir (Brown vd., 1998). Farklı nöronlar için kestirilen katsayılar farklı olabildiğinden dolayı, nöronların konuma bağlı aksiyon potansiyeli ateşleme davranışları bu şekilde modellenmektedir.

1.6. Hipokamp Etkinliğinden Konum Bilgisinin Kestirimi

Konuma bağlı koşullu şiddet işlevleri, deneğin konumu ve nöronların ateşleme olasılıkları arasındaki bağı kurmaktadır. Dolayısıyla, katsayıları kestirildikten sonra, bu işlevler, nöronların etkinliğinden yola çıkılarak deneğin konumunu hesaplamakta da kullanılabilir. Örneğin, eğer bir nöronun ateşleme bölgesinin ortamın sol yarısında bulunduğu biliniyorsa, o zaman bu nöronun yüksek düzeyde etkin olduğu durumlarda deneğin ortamın sol yarısında olma olasılığının sağ yarısında olma olasılığından daha yüksek olduğu biliniyor demektir. Bu şekilde, birçok nörondan gelen etkinlik bilgileri birleştirildiğinde, deneğin konumu artan bir başarıyla kestirilebilmektedir. Bu etkinlik bilgilerinin birleştirilmesinde farklı istatistiksel yöntemler kullanılmıştır. Örneğin, Brown vd., bu iş için ‘noktasal süreç özyineli süzgeci’ adı verilen yöntemi önermişlerdir (Brown vd., 1998). Bu süzgecin kullanım amacı, etkinliği eşzamanlı olarak kaydedilmiş birçok nöronun aksiyon potansiyeli dizisini işleyerek, bu etkinliklerin altında yatan değişkenlerin değerini birtakım kısıtlamalar altında kestirmektir.

1.7. EYOK

Etkinliği eşzamanlı olarak kaydedilmiş birçok nöronun aksiyon potansiyeli dizisini işleyerek, bu etkinliklerin altında yatan değişkenlerin değerini kestirme yöntemlerinden bir diğeri EYOK adı verilen yöntemdir. Bu yöntem olasılık modellerinin kullanıldığı her uygulamada kullanılabilir (Pawitan, 2001).

Yöntemin özü, verilerin altında yatan olasılık dağılımının katsayılı bir modelini oluşturmak, verilerin bu modele göre olasılığını hesaplamak, ve modelin katsayı vektörünün bu olasılığı enbüyüten değerini belirlemektir. Toplanan verilerin olasılığı, olasılık modelinin katsayı vektörünün bir işlevi olarak ele alındığında, bu işleve katsayı vektörünün ‘olabilirlik işlevi’ adı verilmektedir (Pawitan, 2001). Katsayılar en yüksek olabilirlikle kestirildikten sonra, kestirilen katsayı vektörü yeni veriler ile birlikte kullanılarak, verileri süren hedef değişkenlerin değeri de en yüksek olabilirlikle kestirilebilmektedir. Bu işlem Bölüm 2.6’da açıklanmaktadır.

1.8. Deney Benzetimi ve Çalışmanın Amacı

Sinir sisteminde işlenen bilgileri açığa çıkartmakta ve incelemekte kullanılan istatistiksel yöntemlerin işlemsel özellikleri, bu yöntemler bir takım deney benzetimlerinde kullanılarak araştırılabilir. Örneğin, noktasal süreç özyineli süzgecinin evre izgesi, bir deney benzetimi kullanılarak incelenmiştir (Okatan, 2012). Sözkonusu çalışmada, süzgeç, yapay aksiyon potansiyeli dizileri üzerinde kullanılmıştır. Yapay dizilerin altında yatan değişkenlerin değeri bilindiği için, süzgecin bu değişkenleri kestirirken sahip olduğu evre gecikmesi kestirilebilmiştir.

Şimdiki çalışmada, bu yöntem aynı koşullar altında EYOK işleminin evre izgesini kestirmek amacıyla kullanılmaktadır. Bu evre izgesi henüz araştırılmamış bir konudur. Çalışmanın amacı, EYOK işleminin ve noktasal süreç özyineli süzgecinin (kısaca, süzgeç) aynı deneysel koşullar altında sahip oldukları evre izgelerinin belirlenmesi ve karşılaştırılmasıdır. Bu tür bir inceleme, sinirsel etkinliğin içerdiği bilgileri doğru kestirebilen bir istatistiksel yöntemin geliştirilebilmesi açısından önemlidir.

2. YÖNTEM

Bu bölümde, koşullu şiddet işlevlerinin matematiksel tanımı yapılmakta ve bu işlevler için önerilen katsayılı modellerin katsayı vektörlerinin olabilirlik işlevi tanımlanmaktadır. Katsayıların en yüksek olabilirlikle kestirimi açıklanmaktadır. Birçok model arasından en uygun olanının seçilmesinde kullanılan yöntemler anlatılmaktadır. Seçilen model kullanılarak, aksiyon potansiyeli dizilerinin altında yatan hedef değişkenlerin en yüksek olabilirlikle kestirimi açıklanmaktadır. Bu işlemin evre izgesini kestirmek için kurgulanan deney benzetimi tanımlanmaktadır. Süzgecin ve EYOK işleminin evre izgelerinin özetlenmesi konusuna değinildikten sonra, bu evre izgeleri Bölüm 3'te karşılaştırılmaktadır.

2.1. Koşullu Şiddet İşlevi

Bölüm 1.1'de açıklandığı üzere, her noktasal sürecin olasılık yapısını tam olarak belirleyen ve koşullu şiddet işlevi adı verilen bir işlev bulunur. Çok kısa zaman dilimleri içinde en çok bir nokta görülebileceği varsayımı altında, noktasal sürecin koşullu şiddet işlevi Eşitlik 1'deki gibi tanımlanır (Brown vd., 2002).

$$\lambda(t|H_t) = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{\Pr(N(t + \Delta t) - N(t) = 1 | H_t)}{\Delta t} \quad (1)$$

Burada, $\Pr(\cdot)$, olasılık işlevini, H_t , sürecin geçmişini, $N(t)$ ise 'sayma süreci' adı verilen süreci temsil etmektedir. Sayma süreci, $N(t)$, noktasal sürecin $t = 0$ anında başladığı varsayıldığında, $(0, t]$, $t > 0$, aralığında gözlenen nokta sayısını verir (Daley ve Vere-Jones, 2003). Tüm zaman değerleri için koşullu şiddet işlevinin sıfırdan büyük olduğu varsayılır.

Koşullu şiddet işlevi sürecin geçmişine bağlı değilse, bu işlev kısaca $\lambda(t)$ olarak gösterilir. Bu çalışmada ele alınan süreçlerde geçmişe bağlılık bulunmadığı için, H_t ifadesi aşağıdaki eşitliklerde yer almamaktadır. Koşullu şiddet işlevi, bir $x(t)$ değişkeni aracılığı ile zamana dolaylı olarak bağlı ise, $\lambda(t|x(t))$ olarak gösterilir (Brown vd., 1998). Burada, $x(t)$ skaler veya vektör olabilir. Örneğin, hipokamp nöronlarının deneğin konumuna bağlı olarak aksiyon potansiyeli ateşleme etkinliklerini modellemek için $\mathbf{x}(t) = [x_1(t), x_2(t)]'$ vektörü, deneğin düzlemdeki konumunun $x_1(t)$ ve $x_2(t)$ konaçlarından oluşturulmuş bir vektör olarak seçilebilir (Brown vd., 1998). Burada, '' işareti, devrik oluşturma işlemini göstermektedir.

2.2. Önerilen Koşullu Şiddet İşlevi

Bir nöronun aksiyon potansiyeli ateşleme olasılığının, o nöronun kendi içinde devam etmekte olan elektrokimyasal süreçlere ve diğer nöronlardan aldığı elektrokimyasal etkilere bağlı olduğu düşünülmektedir. Dolayısıyla, bir nöronun ateşlediği aksiyon potansiyeli dizisinin altında yatan koşullu şiddet işlevinin, birbirine doğrusal olmayan şekilde bağlılık gösteren çok sayıda rastlantısal elektrokimyasal sürece bağlı olduğu düşünülebilir. Bu süreçleri tümüyle ve doğru olarak tanımlayan bilgilere sahip olunmadığı durumlarda, bu koşullu şiddet işlevinin matematiksel ifadesi tam olarak oluşturulamaz. Öte yandan, bu karmaşık altyapının gerçekleştirdiği işlem, canlının iç ve dış ortamlarındaki birkaç hedef değişken hakkında bilgi temsil etmek ise, nöronun etkinliğini açıklamak için, bu hedef değişkenlere bağlı olan katsayılı bir model önerilebilir. Bu modeli gerçek koşullu şiddet

işlevinden ayırdedebilmek için bu işlev burada ‘önerilen koşullu şiddet işlevi’, $\lambda^{\delta}(t|\mathbf{x}(t), \mathbf{q})$, adıyla anılmaktadır. Burada, \mathbf{q} , önerilen modelin katsayı vektörüdür, $\mathbf{x}(t)$ ise hedef değişkenleri temsil eden vektördür.

2.3. Olabilirlik İşlevi

Zaman eksenini, her biri Δ uzunluğunda olan ve en çok bir nokta içeren kısa dilimlere bölündüğünde, $t_k = k\Delta$ anında başlayan zaman dilimi içinde bir tane nokta görülme olasılığı Eşitlik 1 kullanılarak Eşitlik 2’deki gibi elde edilir (Daley ve Vere-Jones, 2003).

$$\Pr(dN(t_k) = 1 | \mathbf{x}(t_k), \mathbf{q}) = \lambda^{\delta}(t_k | \mathbf{x}(t_k), \mathbf{q}) \Delta. \quad (2)$$

Burada, $dN(t_k) = N(t_{k+1}) - N(t_k)$, bir Bernoulli rastlantısal değişkenidir. Diğer bir deyişle, $dN(t_k)$ ’nin değeri 0 veya 1 olabilir ve hangi değere sahip olacağı belirli bir olasılığa bağlı olmak kaydıyla rastlantısaldır. Eşitliğin sağ tarafındaki $\lambda^{\delta}(t_k | \mathbf{x}(t_k), \mathbf{q}) \Delta$ ifadesi bu olasılık için önerilen değeri vermektedir. Buna göre, $dN(t_k)$ ’nin olasılığı, önerilen koşullu şiddet işlevine bağlı olarak, Eşitlik 3’te gösterilen şekilde ifade edilir.

$$\Pr(dN(t_k) | \mathbf{x}(t_k), \mathbf{q}) = \left(\lambda^{\delta}(t_k | \mathbf{x}(t_k), \mathbf{q}) \Delta \right)^{dN(t_k)} \left(1 - \lambda^{\delta}(t_k | \mathbf{x}(t_k), \mathbf{q}) \Delta \right)^{1-dN(t_k)}. \quad (3)$$

Bu ifadeden, $dN(t_k) = 1$ için Eşitlik 2’nin elde edildiği, $dN(t_k) = 0$ için ise Eşitlik 2’deki olasılığın Eşitlik 1’den çıkartılması ile elde edilen olasılığın bulunduğu görülmektedir. Eşitlik 3 kullanılarak, uzunluğu T olan bir aksiyon potansiyeli dizisinin olasılık işlevi Eşitlik 4’te gösterilen şekilde ifade edilir. Burada, $K=T/\Delta$, toplam zaman dilimi sayısını, $N_{0:K-1}$, $(0, T]$ aralığında kaydedilen aksiyon potansiyeli dizisinin tümünü, $\mathbf{x}(t_{0:K-1})$ ise aynı zaman aralığında eşzamanlı olarak kaydedilen konum sürecini göstermektedir.

$$\Pr(N_{0:K-1} | \mathbf{x}(t_{0:K-1}), \mathbf{q}) = \prod_{k=0}^{K-1} \left(\lambda^{\delta}(t_k | \mathbf{x}(t_k), \mathbf{q}) \Delta \right)^{dN(t_k)} \left(1 - \lambda^{\delta}(t_k | \mathbf{x}(t_k), \mathbf{q}) \Delta \right)^{1-dN(t_k)}. \quad (4)$$

Eşitlik 4’teki ifade, $\mathbf{x}(t)$ ’nin veya \mathbf{q} ’nün bir işlevi olarak görüldüğünde ‘olabilirlik işlevi’ adını alır (Truccolo vd., 2005).

2.4. Katsayıların EYOK’u

Önerilen koşullu şiddet işlevinin katsayı vektörünün olabilirlik işlevi Eşitlik 5’te görülmektedir.

$$L(\mathbf{q} | N_{0:K-1}, \mathbf{x}(t_{0:K-1})) = \prod_{k=0}^{K-1} \left(\lambda^{\delta}(t_k | \mathbf{x}(t_k), \mathbf{q}) \Delta \right)^{dN(t_k)} \left(1 - \lambda^{\delta}(t_k | \mathbf{x}(t_k), \mathbf{q}) \Delta \right)^{1-dN(t_k)}. \quad (5)$$

Nöronun aksiyon potansiyeli dizisi, $N_{0:K-1}$, ve incelenen hedef değişken, $\mathbf{x}(t_{0:K-1})$, eşzamanlı olarak kaydedildikten sonra, önerilen modelin katsayı vektörünün en yüksek olabilirlikli değeri, $\hat{\mathbf{q}}$, Eşitlik 6'nın çözülmesi ile elde edilir.

$$\hat{\mathbf{q}} = \arg \max_{\mathbf{q}} \left\{ L(\mathbf{q} | N_{0:K-1}, \mathbf{x}(t_{0:K-1})) \right\}. \quad (6)$$

Katsayıların kestirilen değerlerinin standart hataları, olabilirlik işlevinin logaritmasının türevleri kullanılarak hesaplanmaktadır (Pawitan, 2001). Olabilirlik işlevinin logaritmasına 'log-olabilirlik işlevi' adı verilir. Bu işlev Eşitlik 7'de görülmektedir.

$$l(\mathbf{q} | N_{0:K-1}, \mathbf{x}(t_{0:K-1})) = \log \left\{ L(\mathbf{q} | N_{0:K-1}, \mathbf{x}(t_{0:K-1})) \right\}. \quad (7)$$

$\lambda^{\hat{\theta}}(t_k | \mathbf{x}(t_k), \mathbf{q}) \Delta \ll 1$ için, Eşitlik 5'in logaritması yaklaşık olarak Eşitlik 8'de gösterilen şekilde elde edilir (Truccolo vd., 2005).

$$l(\mathbf{q} | N_{0:K-1}, \mathbf{x}(t_{0:K-1})) = \sum_{k=0}^{K-1} \log \left(\lambda^{\hat{\theta}}(t_k | \mathbf{x}(t_k), \mathbf{q}) \Delta \right) dN(t_k) - \lambda^{\hat{\theta}}(t_k | \mathbf{x}(t_k), \mathbf{q}) \Delta. \quad (8)$$

Noktasal süreç olabilirlik işlevi hiçbir zaman sıfır veya sıfırdan küçük olmadığı için, log-olabilirlik işlevi sonlu gerçek sayılarla ifade edilir. Logaritma işlevi sürekli artan bir işlev olduğu için, olabilirlik işlevini enbüyüten değer, log-olabilirlik işlevini de enbüyütür. Dolayısıyla, $\hat{\mathbf{q}}$, Eşitlik 9'da görüldüğü gibi de ifade edilir.

$$\hat{\mathbf{q}} = \arg \max_{\mathbf{q}} \left\{ l(\mathbf{q} | N_{0:K-1}, \mathbf{x}(t_{0:K-1})) \right\}. \quad (9)$$

2.5. Model seçimi: Bağlı ve Mutlak Uygunluk

Önerilen modelin bazı katsayıları veriler tarafından desteklenmiyor olabilir. Böyle durumlarda bu tür katsayıların gereksiz olduğu çıkarımı yapılır ve bunlar modelden atılabilir. Geriye kalan katsayı vektörü ilk vektörün tanımlı olduğu uzayın bir alt uzayında bulunmaktadır. En uygun alt uzayı bulmak için tüm alt uzaylardaki katsayı vektörlerinin Akaike Bilgi Ölçütü (AIC_c) hesaplanır ve en küçük AIC_c 'ye sahip olan vektör en uygun model olarak belirlenir. Bu model seçimine 'bağlı uygunluk' adı verilir (Burnham ve Anderson, 2002; Maydeu-Olivares ve Garcia-Forero, 2010). Bağlı uygunluk ölçütü AIC_c , biri diğerinin alt uzayında olmayan farklı modeller arasında seçim yapmak için de kullanılabilir (Burnham ve Anderson, 2002).

Bağlı olarak en uygun olduğu bulunan modelin, verileri kabul edilebilir bir düzeyde açıkladığı ayrıca ispat edilmelidir. Bu uygunluk durumuna 'mutlak uygunluk' adı verilir (Maydeu-Olivares ve Garcia-Forero, 2010). Bir koşullu şiddet işlevinin mutlak uygunluğu, modellediği noktasal süreci birim Poisson sürecine dönüştürebilmesiyle ölçülür (Brown vd., 2002; Czanner vd., 2008). Bağlı ve mutlak uygunluğu belirlendikten sonra, önerilen model, verilerin incelenmesinde kullanılmaya hazırdır.

2.6. Hedef Değişkenlerin EYOK'u

Katsayıları kestirilen modeller kullanılarak, yeni aksiyon potansiyeli dizilerinin altında yatan hedef değişkenler her zaman diliminde en yüksek olasılıkla kestirilebilir. Bunun için önce hedef değişkenin herhangi bir zaman dilimindeki log-olasılık işlevinin elde edilmesi gerekir. Bu işlevin toplam C tane nöronun etkinliği kullanılarak oluşturulan şekli Eşitlik 10'da görülmektedir.

$$l(\mathbf{x}(t_k) | \mathbf{dN}_{1:C}(t_k), \hat{\mathbf{q}}_{1:C}) = \sum_{c=1}^C \log(\lambda_c^{\hat{\theta}}(t_k | \mathbf{x}(t_k), \hat{\mathbf{q}}_c) \Delta) dN_c(t_k) - \lambda_c^{\hat{\theta}}(t_k | \mathbf{x}(t_k), \hat{\mathbf{q}}_c) \Delta. \quad (10)$$

Burada, $\mathbf{dN}_{1:C}(t_k)$, C tane nöronun t_k anında başlayan zaman dilimi içindeki aksiyon potansiyeli ateşleme durumunu gösteren vektör, $\hat{\mathbf{q}}_{1:C}$, bu nöronlar için önerilen koşullu şiddet işlevlerinin daha önceden kestirilmiş olan katsayı vektörlerinin tümü, $\lambda_c^{\hat{\theta}}(t_k | \mathbf{x}(t_k), \hat{\mathbf{q}}_c)$, c sayılı nöron için önerilen koşullu şiddet işlevinin t_k anındaki değeri, $\hat{\mathbf{q}}_c$, c sayılı nöron için önerilen işlevin katsayı vektörünün daha önceden kestirilmiş olan en yüksek olasılıklı değeri, $dN_c(t_k)$ ise aynı nöronun t_k anında başlayan zaman dilimi içindeki aksiyon potansiyeli ateşleme durumunu gösteren ve değeri 0 ya da 1 olan sayıdır. Buna göre, hedef değişkenin t_k anında başlayan zaman dilimi içindeki en yüksek olasılıklı değeri Eşitlik 11'deki gibidir.

$$\hat{\mathbf{x}}(t_k) = \arg \max_{\mathbf{x}(t_k)} \left\{ l(\mathbf{x}(t_k) | \mathbf{dN}_{1:C}(t_k), \hat{\mathbf{q}}_{1:C}) \right\}. \quad (11)$$

2.7. Hedef Değişkenlerin Noktasal Süreç Özyineli Süzgeci İle Kestirimi

Bölüm 1.6'da açıklandığı üzere, sinirsel aksiyon potansiyeli dizilerinin altında yatan değişkenlerin kestiriminde farklı istatistiksel yöntemler kullanılmıştır. Bu yöntemlerden biri noktasal süreç özyineli süzgecidir (Brown vd., 1998). Bu süzgecin tanımı Brown vd., Barbieri vd. ve Truccolo vd. gibi çalışmalarda ayrıntılı olarak verilmiştir (Brown vd., 1998; Barbieri vd., 2004; Truccolo vd., 2005).

Şimdiki çalışmanın amacı, Eşitlik 11'de tanımlanan EYOK işleminin evre izgesi ile süzgecin evre izgesini aynı koşullar altında belirlemek ve karşılaştırmaktır. Bu amaçla kullanılan deney benzetimi Bölüm 2.8'de açıklanmaktadır.

2.8. Deney Benzetimi

Bu bölümde, bu çalışmada kullanılan deney benzetiminin ayrıntıları açıklanmaktadır. İlk olarak deney düzeneği açıklanmaktadır, ardından hipokamp nöronlarının benzetiminde kullanılan koşullu şiddet işlevleri tanımlanmaktadır. Bu nöronların etkinliği için önerilen koşullu şiddet işlevleri oluşturulduktan sonra, kestirilen modellerin uygunluğunu belirlemede kullanılan yöntemin ayrıntıları verilmektedir. Son olarak konunun EYOK işlemi açıklanmakta ve bu işlemin evre izgesinin belirlenmesine ilişkin bilgiler verilmektedir.

2.8.1. Deney Düzenegi

Kullanılan deney benzetiminde, bir sıçanın, çapı 70 cm olan bir çember üzerinde sabit açısal hızlarla hareket ettiği varsayılmıştır (Okatan, 2012). Çemberin çapı, önceki çalışmalarda kullanılan düzenekler örnek alınarak belirlenmiştir (Muller vd., 1987; Muller ve Kubie, 1989; Brown vd., 1998; Calton vd., 2003; Barbieri vd., 2004). Deneğin çizgisel hızları 10 cm/s aralıklarla, 10-130 cm/s aralığından seçilmiştir (Schmidt vd., 2009). Bu hızlar, çemberin yarıçapı olan 35 cm'ye bölünerek deneğin açısal hızları belirlenmiştir. Tüm uzunluklar bu yarıçapa bölünerek incelemeler birim çember üzerinde yapılmıştır.

2.8.2. Hipokamp Nöronlarının Benzetiminde Kullanılan Koşullu Şiddet İşlevleri

Deneğin çember üzerindeki hareketi sırasında C tane hipokamp nöronunun ateşlediği aksiyon potansiyeli dizilerinin kaydedildiği varsayılmıştır. Bu dizilerin altında yatan koşullu şiddet işlevleri olarak, Brown vd.'nin çalışmasında olduğu gibi, çift değişkenli normal dağılıma dayalı işlevler kullanılmıştır (Brown vd., 1998). Kullanılan işlevler Eşitlik 12'de görülmektedir.

$$\lambda_c(t|\mathbf{x}(t)) = \exp\left(\alpha - \frac{(x_1(t) - \mu_{1,c})^2 + (x_2(t) - \mu_{2,c})^2}{2\sigma^2}\right). \quad (12)$$

Bu işlevlerde, $\boldsymbol{\mu}_c = [\mu_{1,c}, \mu_{2,c}]'$, c sayılı nöronun ateşleme bölgesinin merkezi, σ , bu bölgenin büyüklüğünü belirleyen katsayı, α ise bu nöronun konumdan bağımsız olarak aksiyon potansiyeli ateşleme olasılığını belirleyen katsayıdır.

Modelin katsayılarından α ve σ 'nin değerleri, Calton vd.'nin sonuçlarına dayanılarak belirlenmiştir (Calton vd., 2003). Calton vd.'nin bulgularına göre, sıçanlarda hipokamp nöronlarının en yüksek ateşleme hızları $28,78 \pm 2,79$ Hz, ateşleme bölgelerinin büyüklüğü de deneğin gezindiği alanın $\%16,6 \pm 1,8$ 'i kadardır (ortalama \pm ortalamanın standart hatası; $n=45$) (Çizelge 2) (Calton vd., 2003). Calton vd.'nin deneyinde, deneğin gezindiği alan çoğunlukla dairesel alanın tümünü kaplamaktadır (Şekil 3) (Calton vd., 2003). Dolayısıyla sözkonusu deney koşulları altında nöronların ateşleme bölgeleri deneğin içinde gezindiği dairesel alanın yaklaşık $\%16,6 \pm 1,8$ 'i kadardır.

Calton vd.'nin çalışmasında, bir nöronun ateşleme bölgesi, o nöronun ateşleme hızının en yüksek değerine bağlı olarak belirlenmiştir (Calton vd., 2003). Buna göre, ateşleme bölgesi, ateşleme hızının, en yüksek değerinin en az $\%10$ 'u kadar olduğu en büyük alandır. Bu tanıma göre, Eşitlik 12'deki nöron modelinde, c sayılı nöronun ateşleme bölgesi

$$\lambda_c(t|\mathbf{x}(t)) = \exp\left(\alpha - \frac{(x_1(t) - \mu_{1,c})^2 + (x_2(t) - \mu_{2,c})^2}{2\sigma^2}\right) \geq 0,1 \times \exp(\alpha), \quad (13)$$

eşitsizliğinin sağlandığı bölgedir. Bu da, merkezi $\boldsymbol{\mu}_c$ ve yarıçapı $\sigma\sqrt{\log 100}$ olan dairedir. Calton vd.'nin çalışmasında, ateşleme bölgesinin büyüklüğü, deneğin içinde gezindiği dairesel alanın yaklaşık $\%16,6 \pm 1,8$ 'i kadar olduğundan dolayı (Calton vd., 2003), birim daire için σ 'nin yaklaşık değeri $\pi\sigma^2 \log 100 = \pi 1^2 0,166$ eşitliğinden $\sigma = 0,19$ olarak bulunmuştur. Modelde en yüksek ateşleme hızı $\exp(\alpha)$ olduğu için, α 'nın yaklaşık değeri de

Calton vd.'nin verileri kullanılarak $28,78 = \exp(\alpha)$ eşitliğinden $\alpha = 3,36 \log(\text{Hz})$ olarak hesaplanmıştır (Calton vd., 2003).

Bu katsayılar kullanılarak, çalışmada kullanılacak en az nöron sayısı, ateşleme bölgelerinin orta derecede örtüşerek birim çemberi kaplamalarını sağlayacak şekilde elde edilen $2\pi(\sigma\sqrt{\log 100})^{-1} \approx 15,4$ sayısının 360 dereceyi tam olarak bölmesi amacıyla 18'e tamamlanması ile $C = 18$ olarak belirlenmiştir. Buna göre, c sayılı nöronun merkezi $\boldsymbol{\mu}_c = [\cos(2\pi c/C), \sin(2\pi c/C)]'$ olarak elde edilmiştir. Bu şekilde elde edilen ateşleme bölgeleri Şekil 3A'da gösterilmektedir.

EYOK işleminin evre izgesinin kullanılan nöron sayısına olan bağlılığını incelemek için aynı koşullu şiddet işlevine sahip M tane nöronun kullanıldığı incelemeler yapılmıştır. Buna göre, çalışmada kullanılan tüm nöronların koşullu şiddet işlevleri, $1 \leq c \leq C$ ve $1 \leq m \leq M$ olmak üzere, Eşitlik 14'te gösterilen şekildedir.

$$\lambda_{c,m}(t|\mathbf{x}(t)) = \exp\left(\alpha - \frac{(x_1(t) - \mu_{1,c})^2 + (x_2(t) - \mu_{2,c})^2}{2\sigma^2}\right). \quad (14)$$

2.8.3. Önerilen Koşullu Şiddet İşlevleri

Gerçek nöronların etkinliğinin altında yatan koşullu şiddet işlevlerinin bilinmediği gibi, deney benzetiminde kullanılan nöronların etkinliklerinin altında yatan ve Eşitlik 14'te gösterilen koşullu şiddet işlevlerinin de bilinmediği varsayılmıştır. Bu işlevlerin yerine, Eşitlik 15'te gösterilen, katsayıları bilinmeyen, çift değişkenli modeller önerilmiştir. Bu modeller Eşitlik 14'te gösterilen koşullu şiddet işlevlerini kapsamaktadır.

$$\lambda_{c,m}^{\ddot{}}(t|\mathbf{x}(t), \mathbf{q}_{c,m}) = \exp(q_{c,m,0} + q_{c,m,1}x_1(t) + q_{c,m,2}x_1^2(t) + q_{c,m,3}x_2(t) + q_{c,m,4}x_2^2(t)). \quad (15)$$

Modelin katsayı vektörünün log-olabilirlik işlevi Eşitlik 16'da görülmektedir.

$$l(\mathbf{q}_{c,m} | N_{c,m,0:K-1}, \mathbf{x}(t_{0:K-1})) = \sum_{k=0}^{K-1} \log(\lambda_{c,m}^{\ddot{}}(t_k | \mathbf{x}(t_k), \mathbf{q}_{c,m}) \Delta) dN_{c,m}(t_k) - \lambda_{c,m}^{\ddot{}}(t_k | \mathbf{x}(t_k), \mathbf{q}_{c,m}) \Delta. \quad (16)$$

Katsayı vektörünün EYOK'u Eşitlik 17'de görülmektedir.

$$\hat{\mathbf{q}}_{c,m} = \arg \max_{\mathbf{q}_{c,m}} \left\{ l(\mathbf{q}_{c,m} | N_{c,m,0:K-1}, \mathbf{x}(t_{0:K-1})) \right\}. \quad (17)$$

Bu kestirimi yapabilmek için konuma bağlı aksiyon potansiyeli dizilerine ($1 \leq c \leq C$, $1 \leq m \leq M$ olmak üzere $N_{c,m,0:K-1}$) ve bu dizileri süren konum değerlerine ($\mathbf{x}(t_{0:K-1})$) ihtiyaç vardır. Gerçek verilerin incelendiği çalışmalarda, bu tür veriler, denek ortamda rastgele dolaşırken kaydedilmektedir (Muller vd., 1987; Muller ve Kubie, 1989; Brown vd., 1998). Burada da bu kayıtlar benzer bir şekilde benzetim yoluyla üretilmiştir. Bunun için $t_k = k\Delta$ ve $\Delta = 10 \mu\text{s}$ için, $x_1(t_k)$ ve $x_2(t_k)$ konaçları $[-2,2]$ aralığından birbiçimli dağılıma sahip olacak

şekilde rastgele seçilmiştir. Her zaman diliminde nöronların ateşleme olasılıkları Eşitlik 14 kullanılarak hesaplanmıştır. Nöronların aksiyon potansiyelleri, bu olasılıklar kullanılarak Bernoulli rastlantısal değişkenleri olarak üretilmiştir. Diğer bir deyişle, k sayılı zaman dilimi için hesaplanan ateşleme olasılığı $\lambda_{c,m}(t_k | \mathbf{x}(t_k))\Delta$ olduğundan dolayı, $[0,1]$ aralığından eşit olasılıkla rastgele bir sayı seçilmiş ve bu sayı $\lambda_{c,m}(t_k | \mathbf{x}(t_k))\Delta$ değerinden büyük değilse bu zaman dilimine $dN_{c,m}(t_k)=1$ değeri yerleştirilmiştir, aksi taktirde $dN_{c,m}(t_k)=0$ değeri yerleştirilmiştir. Zaman dilimi sayısı k , her nöron en az 5000 aksiyon potansiyeli ateşleyene kadar artırılmıştır. Elde edilen bu aksiyon potansiyeli dizilerinin altında yatan koşullu şiddet işlevinin Eşitlik 15'teki model olduğu önerisi altında, Eşitlik 15'in katsayıları en yüksek olasılıkla kestirilmiştir.

Kestirim işlemi, MATLAB (sürüm 7.8.0.347 (R2009a) 32-bit (win32), Natick, Massachusetts, ABD; The MathWorks Inc.) yazılımı altında, Genel Doğrusal Modeller kullanılarak yapılmıştır (McCullagh ve Nelder, 1989; Truccolo vd., 2005). MATLAB yazılımının, Genel Doğrusal Modellerin katsayılarının kestirimi sırasında öngördüğü döngü sayısının tavan değeri olan 100 döngüden sonra bile katsayı vektörünün en yüksek olasılıklı değerine tam olarak ulaşamadığı gözlenmiştir. Bunun, nöronların etkin oldukları bölgelerin, $[-2,2] \times [-2,2]$ bölgesinden çok daha küçük olmasından ileri geldiği anlaşılmıştır. Yakınsamayı hızlandırmak için Eşitlik 17, aşağıdaki eşitsizliği sağlayan konum değerlerinde çözülmüştür.

$$\sqrt{(x_1(t_k) - v_{1,c,m})^2 + (x_2(t_k) - v_{2,c,m})^2} \leq 1,1 \times r_{c,m}. \quad (18)$$

Burada $v_{1,c,m}$ ve $v_{2,c,m}$, c ve m göstergeleriyle tanımlanan nöronun ateşlediği aksiyon potansiyellerinin ateşlendikleri noktaların x_1 ve x_2 konaçlarının ortalama değerleridir, $r_{c,m}$ ise bu noktaların tümünü kapsayan ve $\mathbf{v}_{c,m} = [v_{1,c,m}, v_{2,c,m}]'$ merkezli en küçük dairenin yarıçapıdır. Bu kısıt altında katsayı vektörünün yeterli hızda yakınsadığı ve en yüksek olasılıklı değerine 100 döngüden önce ulaştığı gözlenmiştir.

2.8.4. Bağlı ve Mutlak Model Uygunluğu

Önerilen modelin katsayı vektörü beş boyutlu bir uzayda bulunmaktadır. Bu vektörün bileşenlerinden bazıları verileri açıklamak için gerekli olmayabilir. Örneğin, vektörün $q_{c,m,4}$ bileşeninin gereksiz olduğu bulunabilir. Böyle bir durumda verileri açıklamak için Eşitlik 19'daki model daha uygun olacaktır.

$$\lambda_{c,m}^{\ddot{}}(t | \mathbf{x}(t), \mathbf{q}_{c,m}) = \exp(q_{c,m,0} + q_{c,m,1}x_1(t) + q_{c,m,2}x_1^2(t) + q_{c,m,3}x_2(t)). \quad (19)$$

İlk katsayı vektörünün birinci, ikinci ve üçüncü bileşenlerini değişken tutan ve dördüncü bileşenini sifira sabitleyen bu model, ikilik düzende 1110 sayısı ile gösterilecek olursa, bu sayının onluk düzendeki değeri olan 14 sayısı elde edilen modeli belirtmek için kullanılabilir. Modelin katsayı vektörü de $\mathbf{q}_{c,m}(14) = [q_{c,m,0}, q_{c,m,1}, q_{c,m,2}, q_{c,m,3}, 0]'$ olarak tanımlanabilir. Bu şekilde, $q_{c,m,0}$, hariç, farklı bileşenlerin sıfırlandığı toplam $2^4 = 16$ tane alt model oluşturulabileceği görülmektedir. Verileri açıklayan en uygun modeli bulmak için, elde edilen

bu modeller verilere en yüksek olabilirlikle uydurulur. Her alt modelin, verileri ne kadar iyi açıkladığı AIC_c ölçütü kullanılarak hesaplanır (Burnham ve Anderson, 2002). Bu ölçütün ifadesi i sayılı alt model için, $0 \leq i \leq 15$, Eşitlik 20'de verilmektedir.

$$AIC_c(i) = -2l(\hat{\mathbf{q}}_{c,m}(i) | N_{c,m,0;K-1}, \mathbf{x}(t_{0:K-1})) + 2Q(i) + \frac{2Q(i)(Q(i)+1)}{N_{c,m}(K\Delta) - Q(i) - 1}. \quad (20)$$

Burada $\hat{\mathbf{q}}_{c,m}(i)$, $\mathbf{q}_{c,m}(i)$ 'nin en yüksek olabilirlikle kestirilen değerini, $Q(i)$, $\hat{\mathbf{q}}_{c,m}(i)$ 'nin sifıra sabitlenmemiş olan bileşen sayısını, $N_{c,m}(K\Delta)$ ise modellenen aksiyon potansiyeli dizisinde bulunan toplam aksiyon potansiyeli sayısını vermektedir. Tüm alt modeller arasında en küçük AIC_c 'ye sahip olan model, verileri açıklama açısından bağlı uygunluğu en yüksek olan modeldir (Burnham ve Anderson, 2002).

Bağlı uygunluğu en yüksek olan model belirlendikten sonra, bu modelin, verileri kabul edilebilir bir düzeyde açıkladığı, diğer bir deyişle mutlak uygunluğu gösterilmelidir. Bir koşullu şiddet işlevinin mutlak uygunluğu, modellediği noktasal süreci birim Poisson sürecine dönüştürebilmesiyle ölçülür. Bu dönüşümün ne derecede gerçekleştiği ise modellenen süreçteki zaman aralıklarının birtakım işlemler sonucunda özilintisiz ve üstel dağılımlı rastlantısal sayılara dönüştürebilmesiyle ölçülür (Brown vd., 2002; Czanner vd., 2008). Dönüştürülen zaman aralıklarının dağılımının üstel dağılımdan farkı Kolmogorov-Smirnov ölçütü ile belirlenir (Brown vd., 2002). Ayrıca zaman aralıklarının özilintisiz istatistiksel anlamlılığı hesaplanır (Czanner vd., 2008). Bu çalışmada, önerilen modellerin bağlı ve mutlak uygunlukları yukarıda açıklanan yöntemler kullanılarak Bölüm 3.1'de gösterilmiştir.

2.8.5. Dairesel Hareket Sırasında Konum İşaretinin Kestirimi

Önerilen koşullu şiddet işlevlerinin katsayı vektörleri kestirildikten sonra, bu modeller yeni aksiyon potansiyeli dizilerinin altında yatan konum işaretini kestirmekte kullanılmıştır. Bu konum işareti Eşitlik 21'de tanımlanmaktadır.

$$x_1(t) = \cos(\omega t), \quad x_2(t) = \sin(\omega t). \quad (21)$$

Bölüm 2.8.1'de açıklandığı üzere, ω açısal hızları, sıçanların benzer deneylerde sergiledikleri hareket hızları kullanılarak belirlenmiştir.

Aksiyon potansiyeli dizilerini üretmek için, $t_k = k\Delta$ ve $\Delta = 10 \mu s$ seçilmiştir. Her zaman diliminde nöronların ateşleme olasılıkları Eşitlik 14 kullanılarak hesaplanmıştır. Nöronların aksiyon potansiyelleri bu olasılıklar kullanılarak Bernoulli rastlantısal değişkenleri olarak üretilmiştir. Diğer bir deyişle, k sayılı zaman dilimi için hesaplanan ateşleme olasılığı $\lambda_{c,m}(t_k | \mathbf{x}(t_k))\Delta$ olduğundan dolayı, $[0,1]$ aralığından eşit olasılıkla rastgele bir sayı seçilmiş ve bu sayı $\lambda_{c,m}(t_k | \mathbf{x}(t_k))\Delta$ değerinden büyük değilse bu zaman dilimine $dN_{c,m}(t_k) = 1$ değeri yerleştirilmiştir, aksi takdirde $dN_{c,m}(t_k) = 0$ değeri yerleştirilmiştir. Zaman dilimi sayısı k , çember etrafında 20 kere dönülene kadar artırılmıştır.

Konum ve aksiyon potansiyeli kayıtları bu şekilde üretildikten sonra, elde edilen aksiyon potansiyeli dizilerinin altında yatan koşullu şiddet işlevinin Eşitlik 15'teki model olduğu önerisi altında, daha önceden kestirilen katsayı vektörleri kullanılarak, konum işareti en

yüksek olabirlikle kestirilmiştir. Konum vektörünün k sayılı zaman dilimi içindeki değerinin log-olabirlik işlevi Eşitlik 22’de görülmektedir.

$$l(\mathbf{x}(t_k) | \mathbf{dN}_{1:C,1:M}(t_k), \hat{\mathbf{q}}_{1:C,1:M}) = \sum_{c=1}^C \sum_{m=1}^M \log(\lambda_{c,m}^{\ddot{o}}(t_k | \mathbf{x}(t_k), \hat{\mathbf{q}}_{c,m}) \Delta) dN_{c,m}(t_k) - \lambda_{c,m}^{\ddot{o}}(t_k | \mathbf{x}(t_k), \hat{\mathbf{q}}_{c,m}) \Delta. \quad (22)$$

Buna göre, konum vektörünün t_k anında başlayan zaman dilimi içindeki en yüksek olabirlikli değeri Eşitlik 23’teki gibidir.

$$\hat{\mathbf{x}}(t_k) = \arg \max_{\mathbf{x}(t_k)} \left\{ l(\mathbf{x}(t_k) | \mathbf{dN}_{1:C,1:M}(t_k), \hat{\mathbf{q}}_{1:C,1:M}) \right\}. \quad (23)$$

Bu işlem log-olabirlik işlevinin konuma göre türevinin sıfırlanması ve elde edilen eşitlikte $\hat{\mathbf{x}}(t_k)$ ’nin Newton-Raphson yöntemi ile sayısal olarak çözülmesi yoluyla yapılmıştır. Buna göre, log-olabirlik işlevinin $\mathbf{x}(t_k)$ ’ya göre türevi $\mathbf{f}(\mathbf{x}(t_k)) = \nabla_{\mathbf{x}(t_k)} l(\mathbf{x}(t_k) | \mathbf{dN}_{1:C,1:M}(t_k), \hat{\mathbf{q}}_{1:C,1:M})$ olarak tanımlandığında, $n \geq 1$ sayılı Newton-Raphson döngüsünde elde edilen kestirim Eşitlik 24 kullanılarak elde edilmiştir (Press vd., 1992).

$$[\hat{\mathbf{x}}(t_k)]_n = [\hat{\mathbf{x}}(t_k)]_{n-1} - \eta^\gamma \mathbf{J}^{-1} \mathbf{f}([\hat{\mathbf{x}}(t_k)]_{n-1}). \quad (24)$$

Bu eşitlikte \mathbf{J} , \mathbf{f} ’nin Jakobi dizeyidir, $\eta = 0,9$ ’dur ve $\gamma \geq 0$, çözümün kaç kez ıraksadığını saymaktadır. Herhangi bir zaman diliminde, konumun kestirimine başlandığında $\gamma = 0$ ’dır ve Newton-Raphson yönteminin çözüme yakınsama hızı $\eta^\gamma = 1$ ’dir. Eğer çözüm yakınsamazsa, γ ’nın değeri 1 artırılır ve aynı ilk koşullardan başlanarak Newton-Raphson döngüsü yeniden başlatılır. Bu şekilde uygun yakınsama hızı bulunarak çözümün yakınsaması sağlanmıştır.

Çözümlerde $[\hat{\mathbf{x}}(t_k)]_0 = \hat{\mathbf{x}}(t_{k-1})$ kullanılmıştır. $\hat{\mathbf{x}}(t_0)$ ’ın ilk değeri için ise hareketin başlatıldığı gerçek konum olan $[1,0]$ ’ noktası kullanılmıştır. Eşitlik 22’de $\Delta = 3,3$ ms alınmıştır (Barbieri vd., 2004; Okatan, 2012).

2.8.6. Benzetimde Kullanılan Zaman Dilimi Uzunluğunun Belirlenmesi

Aksiyon potansiyeli dizilerinin noktasal süreçler olarak üretilmelerinin birkaç yolu bulunmaktadır. Bazı yöntemler aksiyon potansiyellerinin oluştukları zamanların sınırsız bir çözünürlükle hesaplanmasını sağlar (Ogata, 1981). Oysa nörofizyolojik veri toplama düzenekleri nöronların etkinliğini sınırlı zamansal çözünürlükle kaydedebildiği için, aksiyon potansiyeli dizilerinin, örnekleme hızının belirlediği zamansal çözünürlükten daha yüksek bir çözünürlükle incelenmeleri gerekmez. Bu tür verilerin incelenmesinde ve açıklanmasında, zaman eksenini kısa ve eşit aralıklara bölünür, ve aksiyon potansiyellerinin bu aralıklar içinde ateşlenme olasılıkları incelenir (Brown vd., 1998; Barbieri vd., 2004; Truccolo vd., 2005). Bu çalışmada da aynı yöntem kullanılmıştır.

Yukarıda açıklanan yapay aksiyon potansiyeli dizileri, Eşitlik 14’teki koşullu şiddet işlevi kullanılarak aksiyon potansiyellerinin ardışık ve kısa zaman aralıklarında rastlantısal olarak

üretilmesi yoluyla oluşturulmuştur. Bu yöntemde zaman aralıklarının uzunluğunun ne olacağına bir takım ölçütlere göre belirlenmesi gerekmektedir. Örneğin, zaman dilimi çok uzun seçilirse, nöronun etkinliğinde gerçekleşen hızlı değişimler, zaman aralıkları içinde kaybolur ve yapılan inceleme bu değişiklikleri belirleyemez. Bu, temelde, aksiyon potansiyeli dizisini üreten koşullu şiddet işlevinin, kısa aralıklar içinde sabit kabul edilip edilemeyeceği sorusu ile ilgilidir. Bu sorunun yanıtını rakamlarla ölçülebilen bir şekilde verebilmek için, gerçek koşullu şiddet işlevi ve o işlev yerine kullanılan yaklaşık işlev arasındaki hatayı ölçen bir ölçüt kullanılabilir. Burada bu amaçla kullanılan ölçüt iki işlev arasındaki hatanın 2-norm veya L2-norm adı verilen büyüklüğüdür (Golub ve Van Loan, 1996). Kullanılan zaman diliminin uzunluğu Δ ile ifade edilirse, hatanın birim zamandaki büyüklüğü Eşitlik 25'teki gibi elde edilir.

$$h^2 = \frac{1}{T} \int_0^T \left(\sum_{k=0}^{K-1} [u(t-k\Delta) - u(t-[k+1]\Delta)] \lambda_{c,m}(k\Delta | \mathbf{x}(k\Delta)) - \lambda_{c,m}(t | \mathbf{x}(t)) \right)^2 dt. \quad (25)$$

Burada T , aksiyon potansiyeli dizisinin süresini, $K = T\Delta^{-1}$ ise bu süre içinde bulunan zaman dilimi sayısını göstermektedir. Birim adım işlevi adı verilen $u(\tau)$ işlevinin değeri, $\tau < 0$ iken 0, $\tau > 0$ iken ise 1'dir (Oppenheim vd., 1983). Eşitlik 25'te görülen koşullu şiddet işlevi Eşitlik 14'teki işlevdir ve bu işlevdeki $\mathbf{x}(t)$ Eşitlik 21'de verilmiştir. Hata, en hızlı hareket koşullarında hesaplanmıştır ($\omega = 130/35$ radyan/s; $T = 2\pi\omega^{-1}$).

Eşitlik 25'teki tümlevi sayısal olarak hesaplamak için $dt = 0,1 \mu\text{s}$ olarak alınmıştır ve h^2 , $\Delta = 1 \text{ ms}$, $0,1 \text{ ms}$ ve $10 \mu\text{s}$ için hesaplanmıştır. Çizelge 1, elde edilen hataları farklı açılardan yorumlamaktadır. En sağdaki iki sütun, zaman dilimi olarak Δ kullanılması sonucunda yapılan hatanın ne kadar süre içinde ortalama ± 1 aksiyon potansiyeli düzeyine eriştiğini göstermektedir. Bu çizelgeye göre, zaman dilimi $\Delta = 1 \text{ ms}$ olarak seçildiğinde, koşullu şiddet işlevinin hesaplanmasında yapılan hata yaklaşık 19 s 'de 1 aksiyon potansiyelinin, eksik veya fazla üretilmesine yol açmaktadır. Bu sürenin bu çalışmada dikkate alınan en yavaş hareket hızı olan 10 cm/s 'lik hızla çember etrafında 20 kez dönülmesi için gereken süreden uzun olması istenirse, gereken süre 440 s olduğundan dolayı, uygun zaman dilimi uzunluğunun Çizelge 1'de $\Delta = 10 \mu\text{s}$ olduğu bulunmaktadır. Bu nedenle aksiyon potansiyeli dizileri bu zaman dilimi kullanılarak üretilmiştir.

Çizelge 1. Farklı Δ süreleri için h^2 'nin büyüklüğü

$\Delta(\text{s})$	h	Ortalama olarak 1 aksiyon potansiyellik hata oluşma süresi: h^{-1}	
		Saniye	Dakika
10^{-3}	$5,304 \cdot 10^{-2}$	18,85	0,31
10^{-4}	$5,299 \cdot 10^{-3}$	188,7	3,14
10^{-5}	$5,263 \cdot 10^{-4}$	1900	32

2.9. Kestirim İşleminin Evre İzgesi

Eşitlik 23'te tanımlanan EYOK işleminin evre izgesini kestirmek için, $\hat{\mathbf{x}}(t_k)$ ile Eşitlik 21'de tanımlanan gerçek konum arasındaki evre gecikmesi farklı hareket hızlarında ve yatışkın durumda kestirilmiştir. Yatışkın durumu tanımlayan zaman aralığı $Y = \{t | t \geq 4\pi\omega^{-1}\}$ olarak belirlenmiştir ve kestirilen konumun yatışkın durumda Eşitlik 26'ya uyduğu varsayılmıştır (Okatan, 2012).

$$\begin{aligned}\hat{x}_1(t_k) &= B \cos(\Omega t_k - \Phi) + \varepsilon_1(t_k), \\ \hat{x}_2(t_k) &= B \sin(\Omega t_k - \Phi) + \varepsilon_2(t_k).\end{aligned}\quad (26)$$

Burada B , kestirilen konumun yatışkın durumda çemberin merkezine olan ortalama uzaklığını, Ω , bu konumdaki değişimin ortalama açısal hızını, Φ , bu konumla gerçek konum arasındaki evre gecikmesini, ε işlevleri ise ortalamaları sıfır ve değişimleri zaman içinde sabit ve eşit olan Gauss süreçlerini temsil etmektedir. Eşitlik 26'daki işlevlerin katsayıları en yüksek olabirlikle kestirilmiştir. Konumun gerçek ve kestirilmiş değerleri arasındaki evre farkı, Φ katsayısının kestirilen değeri $\hat{\phi}$ olarak hesaplanmıştır. $\hat{\phi}$ 'nin % 95'lik güven aralığı Fisher bilgisi kullanılarak belirlenmiştir (Pawitan, 2001). Evre gecikmesi $\hat{\phi}$ 'nin birimi radyandır. Zaman birimli evre gecikmesi, $\hat{\phi}$ 'nin açısal hız ω 'ya bölünmesi sonucunda elde edilmiştir.

Süzgecin evre izgesini kestirmek için, $\hat{\mathbf{x}}(t_k)$, Eşitlik 23 yerine, Okatan'da Eşitlik 5-9'da tanımlanan noktasal süreç özyineli süzgeci kullanılarak kestirilmiştir (Okatan, 2012). Süzgeçleme ve EYOK işleminde aynı nöron modelleri ($\lambda_{c,m}^{\hat{\phi}}(t_k | \mathbf{x}(t_k), \hat{\mathbf{q}}_{c,m})$) kullanılmıştır. Süzgecin kestirdiği $\hat{\mathbf{x}}(t_k)$ elde edildikten sonra, süzgecin evre izgesi yukarıda ve Okatan'da açıklanan şekilde Eşitlik 26 kullanılarak kestirilmiştir (Okatan, 2012).

Bölüm 2.8.5'te, c ve m göstergeleriyle belirlenen nöronun, k sayılı zaman dilimi içinde aksiyon potansiyeli ateşleme olasılığının, Eşitlik 14 kullanılarak $\lambda_{c,m}(t_k | \mathbf{x}(t_k))\Delta$ olarak hesaplandığı belirtilmişti. Dolayısıyla, bu olasılık, deneğin aynı zaman dilimindeki konum vektörü olan $\mathbf{x}(t_k)$ 'ya bağlıdır. Diğer bir deyişle, buradaki benzetim çalışmasında, nöronların etkinliğinde temsil edilen konum, deneğin gerçek konumu ile eşzamanlıdır. Bunun bir sonucu olarak, nöronların etkinliğinde temsil edilen konum, süzgeçleme veya EYOK işlemi tarafından doğru kestirilirse, kestirilen konum ve gerçek konum arasındaki evre gecikmesinin sıfır olduğu bulunacaktır. Dolayısıyla, buradaki benzetim çalışmasında, kestirim işleminin başarısı, evre izgesinin sifira yakınlığı ile ölçülmektedir.

2.10. Evre İzgelerinin Özetlenmesi

Şekil 4A, EYOK işleminin ve süzgecin zaman birimli evre izgelerini farklı M değerleri için göstermektedir. M 'nin değerinin artmasıyla evre izgeleri üst üste binmekte ve birbirlerinden ayırt edilmeleri güçleşmektedir. Bununla beraber, evre izgelerinin, özellikle yüksek M değerlerinde, hareket hızı ile doğrusal bir şekilde değiştikleri görülmektedir. Dolayısıyla, evre izgelerine bir doğru eşitliği uydurularak, izgeler bu eşitliğin katsayıları aracılığı ile özetlenebilir. Böyle bir doğru eşitliğinin evre izgesine uydurulduğu Şekil 4A'da kesikli kırmızı renkli doğrular ile gösterilmiştir. Bu doğrular, Eşitlik 27'deki modelin, evre izgesine en yüksek olabirlikle uydurulması sonucu elde edilmiştir.

$$\hat{\tau}_v^M = a^M v + a^M + \varepsilon_v^M. \quad (27)$$

Bu eşitlikte, $\hat{\tau}_v^M$, $\hat{\mathbf{x}}(t_k)$ 'nin belirli bir M değeri için v hızında kestirilen zaman birimli evre gecikmesini göstermektedir. ε_v^M , ortalaması sıfır ve standart sapması σ_v^M olan normal dağılımlı hata terimidir. σ_v^M , $\hat{\tau}_v^M$ 'nin standart hatasıdır. Evre izgelerini özetlemek için Eşitlik

27'deki a^M ve b^M katsayılarının en yüksek olabilirlikli değerleri, \hat{a}^M ve \hat{b}^M , M 'nin bir işlevi olarak çizdirilmiştir (Şekil 4B-4C).

2.11. Hesapsal Karmaşıklık İncelenmesi

Süzgecin ve EYOK işleminin hesapsal karmaşıklığını işlem süreleri cinsinden incelemek amacıyla bu işlemlerin aldıkları süreler ölçülmüştür. İşlemler, 64 bit Windows 7 Home Premium işletim sistemi çalıştıran, dört Intel (R) Core (TM) i5 CPU 2,80 GHz çekirdekli ve 4 GB RAM'e sahip bir bilgisayar ile, MATLAB yazılımı kullanılarak yapılmıştır.

3. BULGULAR

Bu bölümde, kestirilen modellerin uygunluğunu gösteren sonuçlar açıklandıktan sonra konum bilgisinin kestirimi ile ilgili sonuçlar verilmektedir. EYOK işleminin ve süzgecin evre izgeleri karşılaştırılmaktadır. Bu işlemlerin hesapsal karmaşıklığı incelenmektedir.

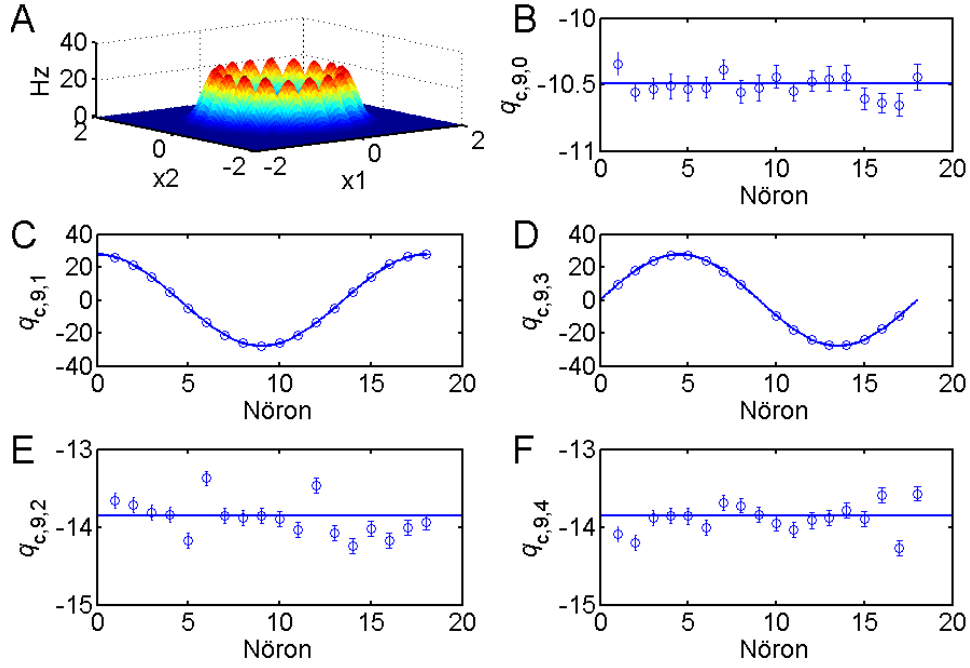
3.1. Model Uygunluğu

Nöronların gerçek ve önerilen koşullu şiddet işlevleri, sırasıyla Eşitlik 14 ve Eşitlik 15'te gösterilmektedir. Gerçek koşullu şiddet işlevleri, önerilen koşullu şiddet işlevleri tarafından kapsandıklarından dolayı, eğer önerilen işlevlerin katsayıları başarılı bir şekilde kestirilirse, gerçek işlevlerin Eşitlik 28'de gösterilen katsayı değerlerine yakınsamaları beklenir.

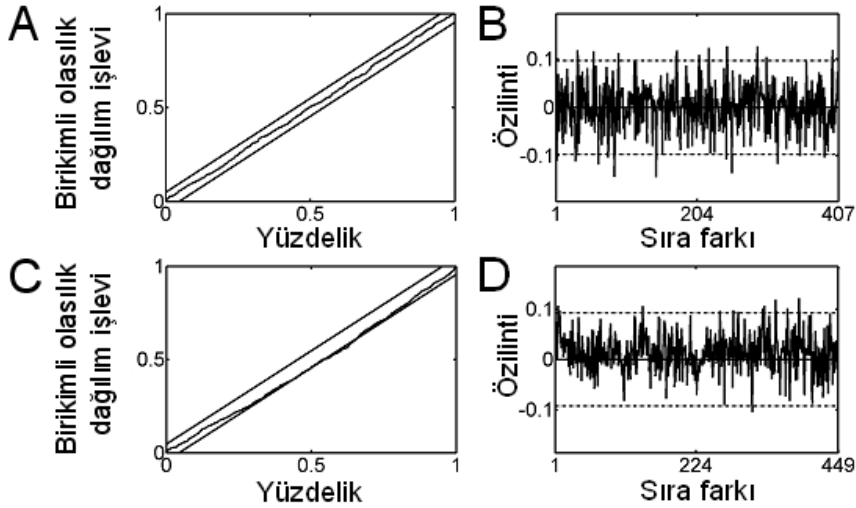
$$\hat{q}_{c,m,0} \rightarrow \alpha - \frac{1}{2\sigma^2}; \hat{q}_{c,m,1} \rightarrow \frac{1}{\sigma^2} \cos\left(2\pi \frac{c}{C}\right); \hat{q}_{c,m,2}, \hat{q}_{c,m,4} \rightarrow -\frac{1}{2\sigma^2}; \hat{q}_{c,m,3} \rightarrow \frac{1}{\sigma^2} \sin\left(2\pi \frac{c}{C}\right) \quad (28)$$

Eşitlik 17 ve Eşitlik 20'de açıklanan kestirim ve model seçimi işlemleri yapıldıktan sonra elde edilen modellerin katsayı vektörleri $m = 9$ için Şekil 1'de görülmektedir. Şekil 1'de, dokuzuncu nöron ($c = 9$) hariç, bütün nöronlar için AIC_c 'nin en düşük değeri katsayı vektörünün hiçbir bileşeni 0'a sabitlenmeden elde edilmiştir. Dokuzuncu nöronda, $q_{9,9,3}$ katsayısı gereksiz bulunmuş ve sıfıra sabitlenmiştir. Bu durum $m = 6, 10$ ve 15 için de görülmüştür. Diğer m değerlerinde, $q_{9,m,3}$ 'ün sıfıra sabitlenmesi gerektiği çıkarımlanamamışsa da, kestirilen değeri 0'a yakın bulunmuştur. Dikkat edilirse, $q_{9,m,3}$ katsayısının kuramsal değeri, Eşitlik 28'den de görüleceği gibi 0'dır. Şekil 1'deki sonuçlar, katsayıların kestirilen değerlerinin kuramsal değerlere yakın olduklarını göstermektedir. m göstergesinin tüm değerleri için aynı kestirim ve model seçimi işlemleri her nöron için ayrı ayrı yapılmıştır.

Kestirilen modellerin mutlak uygunluğunu belirlemek için, Bölüm 2.8.4'te açıklandığı gibi, her nöronun kestirilen koşullu şiddet işlevi kullanılarak, o nöronun, gerçek koşullu şiddet işlevi ile üretilen aksiyon potansiyeli dizisindeki zaman aralıkları, Brown vd.'nin çalışmasında açıklanan yöntemle yeni bir zaman aralığı dizisine dönüştürülmüştür (Brown vd., 2002). Elde edilen zaman aralıklarının doğru dağılıma sahip oldukları ve zaman aralığı dizisinin özilintisinin sıfır olduğu, ilgili yöntemler kullanılarak belirlenmiştir (Brown vd., 2002; Czanner vd., 2008). Tüm m ve c değerleri için etkinliği en iyi ve en kötü açıklanan nöronların önerilen modellerinin mutlak uygunluk ölçütleri Şekil 2'de görülmektedir.



Şekil 1. Önerilen modellerin kestirilen katsayıları ($m = 9$). (A) Kestirilen koşullu şiddet işlevlerinin çember üzerindeki görünüşleri. (B) $q_{c,9,0}$ katsayısının kestirilen değerleri, (Yatay çizgi bu katsayının kuramsal değerini göstermektedir.) (C, D) $q_{c,9,1}$ ve $q_{c,9,3}$ katsayılarının kestirilen değerleri, (Sinüs biçimli eğriler bu katsayıların kuramsal değerlerini göstermektedir.) (E, F) $q_{c,9,2}$ ve $q_{c,9,4}$ katsayılarının kestirilen değerleri, (Yatay çizgiler bu katsayıların kuramsal değerlerini göstermektedir. Hata çubukları, kestirilen katsayı değerlerinin standart hatalarını göstermektedir. Dikey eksendeki ölçeğin -40 'tan 40 'a kadar uzanması nedeniyle bu çubuklar (C) ve (D)'de seçilememektedir.)

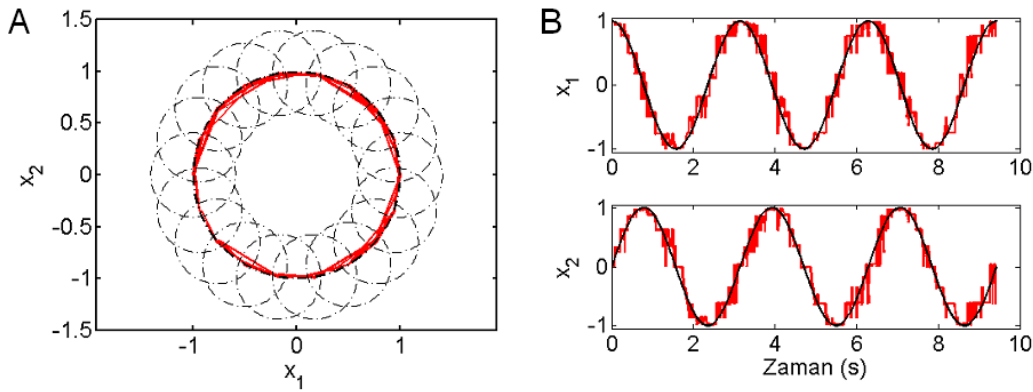


Şekil 2. Mutlak uygunluk ölçütleri. Kolmogorov-Smirnov grafikleri (A, C) ve özillinti grafikleri (B, D), en başarılı kestirim (A, B) ve en başarısız kestirim (C, D) için gösterilmektedir. (C) En başarısız kestirimde Kolmogorov-Smirnov grafiği % 95'lik güven aralığının dışına taşmışsa da, metin içinde açıklandığı üzere, kullanılan 270 modelin hepsinin mutlak açıdan uygun olması durumunda bile bu modellerin en az 17'sinde bu tür bir duruma rastlanması olağandır ($P = 0,2$). (B, D) Kesikli yatay çizgiler % 95'lik güven aralığını göstermektedir.

Kolmogorov-Smirnov ölçütünün en yüksek değeri $P = 0,998$ olarak $m = 2$ ve $c = 4$ için (en başarılı kestirim), en düşük değeri ise $P = 0,002$ olarak $m = 3$ ve $c = 11$ için (en başarısız kestirim) elde edilmiştir. Bu incelemede, modellerin mutlak açıdan uygun oldukları P -değerinin $0,05$ 'ten büyük olması ile gösterilmektedir. $P < 0,05$ durumu, incelenen toplam $15 \times 18 = 270$ nöronun sadece 17 'si için bulunmuştur. Bu sayı, sözkonusu 270 modelin hepsinin de mutlak olarak uygun olması durumunda rastlantısal olarak görülebilecek bir sayıdır ($P = 0,2$, ikiterimli dağılıma göre). Dolayısıyla, bu 17 durumda, P 'nin $0,05$ 'ten küçük olması, ilgili nöron modellerinin mutlak açıdan uygun olmadıkları anlamına gelmemektedir. Ayrıca, özilinti grafikleri de % 95 'lik güven aralığının içinde seyretmektedir. Özilinti grafiklerinde yaklaşık 100 noktada beş noktanın güven aralığının dışında olması, % 95 'lik güven aralığı tanımının beraberinde getirdiği bir durumdur. Bu sonuçlar, kestirilen modellerin buradaki inceleme için uygun olduğu görüşüyle tutarlıdır.

3.2. Evre İzgesi

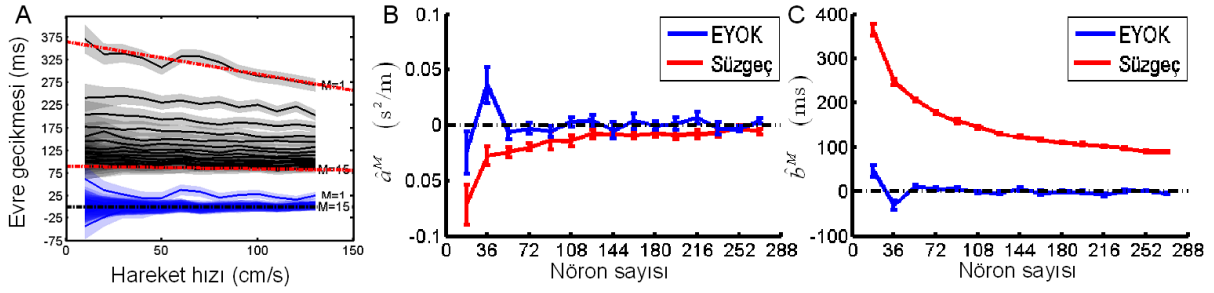
Eşitlik 23 kullanılarak en yüksek olabirlikle kestirilen konum değerleri Şekil 3'te $M = 1$ ve $\omega = 2$ rad/s (70 cm/s) için gösterilmiştir.



Şekil 3. Kestirilen konum. (A) Nöronların ateşleme bölgeleri küçük çemberler ile, hareketin gerçek yörüngesi ise büyük çemberle gösterilmiştir. Kestirilen konum kırmızı eğri ile gösterilmiştir. (B) Kırmızı eğriler kestirilen konumun x_1 ve x_2 konaçlarını zamana göre göstermektedir. Siyah eğri ise gerçek konum işaretini göstermektedir. Bu sonuçlar 70 cm/s'lik (2 rad/s) bir hareket hızı için elde edilmiştir. Tüm çizimler çember etrafında üç kez döndüğünde elde edilen sonuçları göstermektedir.

Şekil 3'te, kestirilen konumun, gerçek hareket yörüngesi üzerinde seyrettiği görülmektedir. Kestirilen konumun konaçları zamana göre çizdirildiğinde gerçek konumun konaçları ile aralarında evre gecikmesi bulunmadığı görülmektedir (Şekil 3B). Kestirilen ve gerçek konum arasındaki evre gecikmesi Eşitlik 26 kullanılarak kestirilmiştir. Bu kestirim tüm açısal hızlarda ve tüm M değerleri için tamamlandığında, Eşitlik 23'ün zaman birimli evre izgesi Şekil 4A'daki mavi eğriler olarak elde edilmiştir.

Şekil 4A'da farklı M değerleri için elde edilmiş olan evre izgeleri artan M değerleri için üst üste bindiğinden dolayı, izgelerin karşılaştırılması güçleşmektedir. İzgelerin hareket hızıyla doğrusala yakın bir şekilde değişiyor olmalarından yola çıkılarak, her M değeri için izgeyi özetleyen doğrunun katsayıları elde edilmiştir ve izgeler arası karşılaştırma bu katsayılar aracılığı ile yapılmıştır. İzgeyi özetleyen doğrunun eşitliği, Eşitlik 27'de tanımlanmıştır.

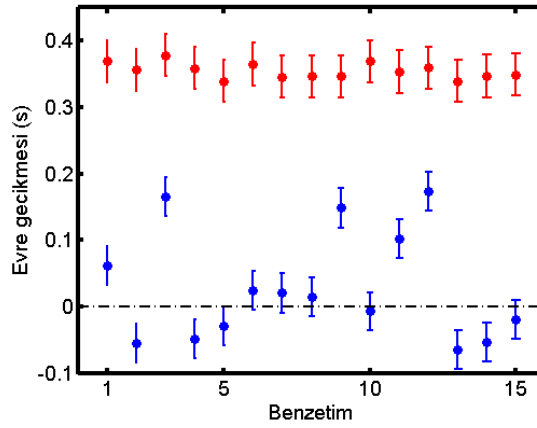


Şekil 4. Süzgecin ve EYOK işleminin evre izgeleri ve özeti. (A) Siyah eğriler Bölüm 2.7 ve 2.9’da açıklanan süzgecin evre izgelerini göstermektedir. Kesikli kırmızı doğrular evre izgelerine Eşitlik 27’deki modelin uydurulması ile elde edilmiştir. Benzer doğrular mavi eğrilere de uydurulmuştur ancak o doğrular burada gösterilmemiştir. Mavi eğriler Eşitlik 23’te tanımlanan EYOK işleminin evre izgelerini göstermektedir. Gri ve mavi alanlar evre izgelerinin % 95’lik güven aralıklarını göstermektedir. (B-C) Evre izgelerinin özetlenmesi. (A)’da kırmızı kesikli çizgilerle gösterilen ve evre izgelerine uydurulan doğruların Eşitlik 27’de tanımlanan a^M ve b^M katsayılarının en yüksek olasılıkla kestirilen değerleri, kullanılan toplam nöron sayısının bir işlevi olarak çizdirilmiştir. Nöron sayısı $M \times 18$ olarak hesaplanmıştır. Dolayısıyla eğriler $M = 1, 2, \dots, 15$ değerleri için de çizilmiş durumdadır. Mavi eğriler EYOK işleminin (A)’da mavi renkle gösterilen evre izgelerinden, kırmızı eğriler ise süzgecin (A)’da siyah renkle gösterilen evre izgelerinden elde edilmiştir. Hata çubukları % 95’lik güven aralığını göstermektedir.

Eşitlik 27 hem süzgecin evre izgelerine hem de EYOK işleminin (Eşitlik 23’teki işlemin) evre izgelerine en yüksek olasılıkla uydurulmuştur. Bu uydurmanın sonuçları, süzgecin evre izgeleri arasında $M = 1$ ve $M = 15$ durumları için Şekil 4A’da kırmızı kesikli çizgiler ile gösterilmiştir. Aynı türden doğrular EYOK işleminin Şekil 4A’da mavi renkle gösterilen evre izgelerine de en yüksek olasılıkla uydurulmuştur. Ancak elde edilen doğrular Şekil 4A’da gösterilmemiştir. Elde edilen tüm doğrular için a^M katsayısının kestirilen değeri Şekil 4B’de gösterilmiştir. Söz konusu şekilde, a^M katsayısının kestirilen değeri, süzgecin evre izgelerine uydurulan doğrular için kırmızı ile, EYOK işleminin (Eşitlik 23’teki işlemin) evre izgelerine (Şekil 4A’daki mavi eğrilere) uydurulan doğrular için ise mavi ile gösterilmiştir. Doğruların b^M katsayısının kestirilen değeri de Şekil 4C’de gösterilmiştir. Bu eğrilere göre, EYOK işleminin evre izgesi tüm nöron sayılarında sıfır değerinin etrafında seyretmektedir. Buna karşılık, süzgecin evre izgesi sıfırdan çok uzaktadır.

3.3. EYOK İşleminin Evre Gecikmesinin Ortalama Değeri

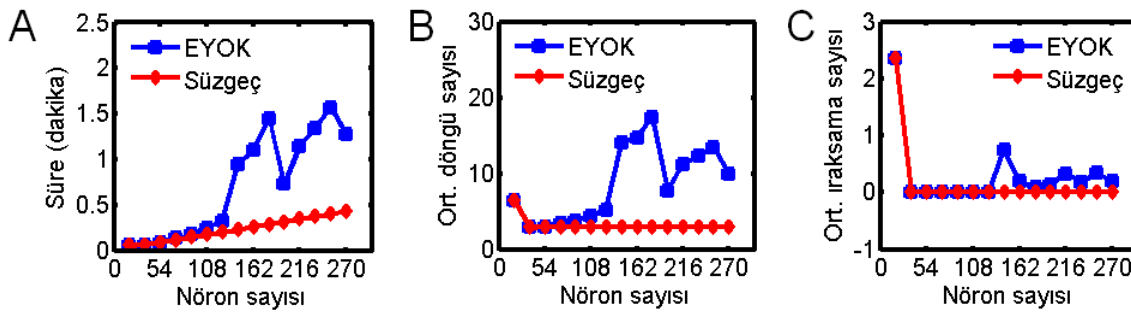
Şekil 4’te EYOK işleminin evre gecikmesinin sıfırdan en uzaktaki değerinin $M = 1$ için (18 nöron) elde edildiği göze çarpmaktadır (Şekil 4A, 4C). Bu koşullar altında EYOK işleminin evre gecikmesinin ortalama değerinin anlamlılığını belirlemek amacıyla, kestirim işlemi, $M = 1$ koşulu altında ve 10 cm/s hızı için birbirinden bağımsız 14 farklı benzetimde daha gerçekleştirilmiştir. Bu şekilde elde edilen toplam 15 kestirim sonucu Şekil 5’te görülmektedir. Görüldüğü üzere, EYOK işleminin kestirilen evre gecikmeleri, kuramsal değer olan 0 s’nin altında ve üstünde yaklaşık olarak aynı olasılıkla dağılmış durumdadır ($P = 0,5$; ikiterimli dağılıma göre). Bu değerlere göre, EYOK işlemi için evre gecikmesinin ortalaması istatistiksel olarak anlamlı bulunmamıştır (27 ms, [-18 ms, 72 ms]; ortalama ve % 95’lik Student t güven aralığı) (Efron ve Tibshirani, 1993). Buna karşılık, aynı koşullar altında süzgecin evre gecikmesi kararlılıkla 355 ms dolaylarında bulunmuştur (355 ms, [349 ms, 361 ms]; ortalama ve % 95’lik Student t güven aralığı).



Şekil 5. Ortalama evre gecikmesi. EYOK işleminin ve süzgecin $M = 1$ ve 10 cm/s koşulları altında birbirinden bağımsız 15 farklı benzetimde kestirilen evre gecikmeleri mavi (EYOK) ve kırmızı (Süzgeç) renkle gösterilmiştir. İlk benzetimde elde edilen değerler, Şekil 4A'da $M = 1$ koşulu için elde edilen mavi ve siyah eğrilerin soldan ilk noktalarına denk gelmektedir. Diğer değerler aynı koşullar altında 14 farklı benzetimde elde edilen değerlerdir. Yatay kesikli çizgi, evre gecikmesinin kuramsal olarak gerçek değerini göstermektedir. Hata çubukları % 95'lik güven aralığını göstermektedir.

3.4. Hesapsal Karmaşıklık

Hesapsal olarak, süzgeç dört eşitlik içerirken (Eşitlik 5-8) (Okatan, 2012), EYOK işlemi tek bir eşitlik içermektedir (Eşitlik 23). Eşitlik 23'ün çözümü, süzgeçteki eşdeğer eşitliğin çözümünden daha az işlem gerektirmektedir (Eşitlik 7) (Okatan, 2012). Her iki eşitlik de Newton-Raphson yöntemi ile çözülmüştür. Dolayısıyla, EYOK işlemi, süzgeçleme işleminden daha karmaşık değildir. Eşitliklerden çıkarımlandığı kadarıyla işlem süresi her iki yöntem için de nöron sayısı ile doğru orantılı olmalıdır. Bunun, süzgeç için yaklaşık olarak doğru olduğu bulunmuştur (Şekil 6A). EYOK işleminin aldığı süre ise kararsız bir seyir göstermiştir (Şekil 6A). İki yöntem arasındaki bu farklılıkların, Newton-Raphson yönteminin zaman dilimi başına düşen döngü sayısı ve iraksama sayısı ile ilgili olduğu bulunmuştur (Şekil 6B, 6C). Iraksama durumları, Bölüm 2.8.5'te açıklanan yöntem kullanılarak yakınsamaya çevrildiğinden dolayı, bu durumlarda işlem süresi uzamıştır.



Şekil 6. Hesapsal karmaşıklık. (A) Süzgecin ve EYOK işleminin (Eşitlik 23), 70 cm/s'lik hızla çember etrafında bir kere dönüldüğünde ortaya çıkan aksiyon potansiyeli dizilerinden konum bilgisini kestirirken aldıkları süreler. (B) (A)'daki işlem sırasında, Newton-Raphson yönteminin her zaman diliminde çözüme ulaşmadan önce ortalama olarak yaptığı döngü sayısı (Eşitlik 24'te n ile gösterilen sayı). (C) (A)'daki işlem sırasında, Newton-Raphson yönteminin her zaman diliminde ortalama iraksama sayısı (Eşitlik 24'te γ ile gösterilen sayı)

4. SONUÇ

Bu çalışmanın amacı, EYOK işleminin ve noktasal süreç özyineli süzgecinin aynı deneysel koşullar altında sahip oldukları evre izgelerinin belirlenmesi ve karşılaştırılmasıdır. Çalışmanın başlıca katkısı şudur: incelenen tüm koşullarda, EYOK işleminin evre gecikmesinin istatistiksel olarak sıfırdan farksız olduğu bulunmuştur (Şekil 4, 5). Buna karşılık, süzgecin evre gecikmesinin tüm koşullarda sıfırdan anlamlı derecede farklı olduğu ve 90 ms ile 380 ms arasında değiştiği görülmüştür (Şekil 4, 5). Bölüm 2.9'da açıklandığı üzere, bu çalışmada kullanılan benzetimde, nöronların etkinliğinde temsil edilen konum doğru kestirilirse, kestirilen konum ve gerçek konum arasındaki evre gecikmesinin sıfır olduğu görülmelidir. EYOK işleminin evre gecikmesinin istatistiksel olarak sıfıra denk bulunması, aksiyon potansiyeli dizilerinin altında yatan hedef değişkenlerin evre gecikmesinden etkilenmeden kestirilebilmesinin gerektiği durumlarda EYOK işleminin süzgece göre daha iyi sonuç vereceğini göstermektedir.

Eşitlik ve işlem sayısı açısından EYOK işlemi, süzgeçten daha karmaşık değildir. Bununla beraber, EYOK işleminin yüksek nöron sayılarında süzgeçten daha fazla zaman aldığı bulunmuştur (Şekil 6). Bunun nedeninin, Eşitlik 23'ün çözümü sırasında Newton-Raphson yönteminin gerektirdiği döngü sayısının yüksek olması ve bazı zaman dilimlerinde çözümün ıraksaması olduğu bulunmuştur (Şekil 6). Kısa zaman dilimleri içinde yapılan EYOK işleminin kararsız olduğu önceki çalışmalarda da gözlenmiştir (Brown vd., 1998). Brown vd., EYOK işlemini $\Delta=1$ s uzunluğunda bir zaman dilimi kullanarak gerçekleştirmişlerdir ve daha kısa zaman dilimlerinde işlemin kararsız olduğunu belirtmişlerdir (Brown vd., 1998). Burada ise, süzgeçleme işlemi ile aynı zaman dilimi uzunluğunun kullanılması amacıyla $\Delta = 3,3$ ms olarak seçilmiştir (Barbieri vd., 2004; Okatan, 2012). EYOK işleminin aldığı süreyi azaltmak için, kullanılan zaman dilimi Δ 'nın uzunluğu Brown vd.'nin çalışmasında olduğu gibi uzun tutulabilir (Brown vd., 1998). Bu konu gelecek çalışmalarda ele alınabilir.

Buradaki incelemede gerçek nöron verileri değil, benzetim verileri kullanılmıştır. Benzetim, gerçek nöronların etkinlik istatistiklerinden yola çıkılarak yapıldığından dolayı, benzetim verileri gerçek verilerle uyumlu bir istatistiksel yapıya sahiptir (Bölüm 2.8.2). Bu uyumluluğun elverdiği ölçüde, elde edilen sonuçların gerçek veri inceleme çalışmaları için de geçerli olduğu kabul edilebilir.

Bu çalışmada ele alınan evre gecikmesi, kullanılan kestirim işleminin yanlılığıdır. EYOK, sonuçta yanlı olmayan bir kestirim işlemidir (Pawitan, 2001). Diğer bir deyişle, verilerin olasılık dağılımı için önerilen model, gerçek dağılımı kapsıyor ise, kullanılan veri miktarı arttıkça, EYOK sonucu, gerçek değere sıfır yanlılık ile yakınsar. Şekil 4 ve 5'te EYOK işleminin evre gecikmesinin sıfırla tutarlı olduğunun bulunması bu kuramsal nedendendir. Fiziksel olarak, bu sonuç, kullanılan nöron sayısının artmasıyla, nöronların etkinliğinin altında yatan sürecin gerçek değerinin EYOK işlemi tarafından sonuçta sıfır yanlılık ile kestirilebileceği anlamına gelmektedir.

Bu çalışmada nöronların konuma bağlı ateşleme modeli olarak kullanılan normal dağılıma dayalı koşullu şiddet işlevleri (Eşitlik 14) önceki çalışmalarda kullanılan süzgeçlerin özelliklerini inceleyebilmek amacıyla seçilmiştir (Brown vd., 1998; Barbieri vd., 2004). Model uygunluğu incelemeleri bazı durumlarda başka modellerin verilere daha iyi uyduğunu göstermiştir (Barbieri vd., 2004). Yukarıda belirtildiği üzere, verilerin olasılık dağılımı için önerilen model gerçek dağılımı kapsıyor ise, kullanılan veri miktarı arttıkça EYOK sonucu gerçek değere sıfır yanlılık ile yakınsar. Dolayısı ile EYOK işleminin evre izgesi ile ilgili olarak burada elde edilen bulgular başka koşullu şiddet işlevlerinin kullanıldığı uygulamalar için de geçerlidir.

Sonuç olarak, bu çalışmada ele alınan deney benzetiminde EYOK işleminin evre gecikmesinin istatistiksel olarak anlamlı olmadığı bulunurken, aynı koşullar altında süzgecin evre gecikmesinin anlamlı olduğu bulunmuştur (Şekil 4, 5). Sinir sisteminde gerçekleşen bilgi işlem süreçlerinin zamansal özellikleri sinir sisteminin işleyişinin anlaşılması açısından önemlidir (Nijhawan ve Khurana, 2010). Buradaki bulgular, aksiyon potansiyeli dizilerinin içerdiği bilgilerin evre gecikmesinden etkilenmeden kestirilmesinin önem taşıdığı durumlarda, kestirimin en yüksek olasılıkla yapılmasının daha uygun olacağını düşündürmektedir.

TEŞEKKÜR

Bu çalışma, Tübitak 2232 Doktora Sonrası Geri Dönüş Bursu ile desteklenmiştir. Katkılarından dolayı Prof. Dr. Belma Turan, Prof. Dr. Mehmet Uğur ve Yrd. Doç. Dr. Uğur Töreyn'e teşekkür ederim.

KAYNAKLAR

- Barbieri R., Frank L. M., Nguyen D. P., Quirk M. C., Solo V., Wilson M. A., Brown E. N. (2004): "Dynamic Analyses of Information Encoding in Neural Ensembles", *Neural Comput.*, Cilt 16, s.277-307.
- Brown E. N., Barbieri R., Ventura V., Kass R. E., Frank L. M. (2002): "The Time-Rescaling Theorem and its Application to Neural Spike Train Data Analysis", *Neural Comput.*, Cilt 14, s.325-346.
- Brown E. N., Frank L. M., Tang D., Quirk M., Wilson M. A. (1998): "A Statistical Paradigm for Neural Spike Train Decoding Applied to Position Prediction from Ensemble Firing Patterns of Rat Hippocampal Place Cells", *J. Neurosci.*, Cilt 18, s.7411-7425.
- Burnham K. P., Anderson D. R. (2002): "Model Selection and Multimodel Inference", 2. baskı, Springer:New York.
- Buzsaki G. (2004): "Large-Scale Recording of Neuronal Ensembles", *Nature Neuroscience*, Cilt 7, s.446-451.
- Calton J. L., Stackman R. W., Goodridge J. P., Archey W. B., Dudchenko P. A., Taube J. S. (2003): "Hippocampal Place Cell Instability after Lesions of the Head Direction Cell Network", *J. Neurosci.*, Cilt 23, s.9719-9731.
- Czanner G., Eden U. T., Wirth S., Yanike M., Suzuki W. A., Brown E. N. (2008): "Analysis of Between-Trial and Within-Trial Neural Spiking Dynamics", *J Neurophysiol.*, Cilt 99, s.2672-2693.
- Daley D., Vere-Jones D. (2003): "An Introduction to the Theory of Point Processes", 2. baskı, Springer-Verlag: New York.
- Drake K. L., Wise K. D., Farraye J., Anderson D. J., Bement S. L. (1988): "Performance of Planar Multisite Microprobes in Recording Extracellular Single-Unit Intracortical Activity", *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*, Cilt 35, s.719-732.
- Efron B., Tibshirani R. J. (1993): "An Introduction to the Bootstrap", Chapman and Hall/CRC: New York.
- Golub G. H., Van Loan C. F. (1996): "Matrix Computations", The Johns Hopkins University Press:Baltimore, Maryland.
- Keynes R. D., Aidley D. J. (1991): "Nerve and Muscle", Cambridge University Press:New York.
- Maydeu-Olivares A., Garcia-Forero C. (2010): "Goodness of Fit Testing", (Ed.: P. Peterson, E. Baker, B. McGraw), *International Encyclopedia of Education*, 3. baskı, Oxford: Elsevier, s.190-196.

- McCullagh P., Nelder J. A. (1989): “Generalized Linear Models”, 2. baskı, Chapman and Hall: New York.
- Muller R. U., Kubie J. L. (1989): “The Firing of Hippocampal Place Cells Predicts the Future Position of Freely Moving Rats”, *J. Neurosci.*, Cilt 9, s.4101-4110.
- Muller R. U., Kubie J. L., Ranck J. B. Jr. (1987): “Spatial Firing Patterns of Hippocampal Complex-Spike Cells in a Fixed Environment”, *J. Neurosci. Cilt 7*, s.1935-1950.
- Nijhawan R., Khurana B. (2010): “Space and Time in Perception and Action”, Cambridge University Press:Cambridge.
- Ogata Y. (1981): “On Lewis’ Simulation Method for Point Processes”, *IEEE Transactions on Information Theory*, IT-27, Sayı 1, s.23-31.
- Okatan M. (2012): “Noktasal Süreç Özyineli Süzgeçlerinin Evre İzgesi”, 20. IEEE Sinyal İşleme ve İletişim Uygulamaları Kurultayı 2012, DOI: 10.1109/SIU.2012.6204448.
- O’Keefe J., Dostrovsky J. (1971): “The Hippocampus as a Spatial Map. Preliminary Evidence from Unit Activity in the Freely-Moving Rat”, *Brain Research*, Cilt 34, s.171-175.
- Oppenheim A. V., Willsky A. S., Young I. T. (1983): “Signals and Systems”, Prentice Hall International Inc.:Londra.
- Pawitan Y. (2001): “In All Likelihood: Statistical Modelling and Inference Using Likelihood”, Oxford University Press:New York.
- Perkel D. H., Gerstein G. L., Moore G. P. (1967): “Neuronal Spike Trains and Stochastic Point Processes. I. The Single Spike Train”, *Biophysical J.*, Cilt 7, s.391–418.
- Press W. H., Teukolsky S. A., Vetterling W. T., Flannery B. P. (1992): “Numerical Recipes in C. The Art of Scientific Computing”, 2. baskı, Cambridge University Press.
- Schmidt R., Diba K., Leibold C., Schmitz D., Buzsaki G., Kempter R. (2009): “Single-Trial Phase Precession in the Hippocampus”, *J. Neurosci.*, Cilt 29, s.13232-13241.
- Truccolo W., Eden U. T., Fellows M. R., Donoghue J. P., Brown E. N. (2005): “A Point Process Framework for Relating Neural Spiking Activity to Spiking History, Neural Ensemble, and Extrinsic Covariate Effects”, *J. Neurophysiol.*, Cilt 93, s.1074-1089.