

Beyinde Uyarıcı Hareket İlişkisinin Oluşması ve Uyarılmasına Dair Bir Model

A Model on Building and Modifying the Stimulus Action Association in the Brain

Emeç Erçelik, Rahmi Elibol, Neslihan Serap Şengör
Elektronik ve Haberleşme Mühendisliği Bölümü
İstanbul Teknik Üniversitesi
İstanbul, Türkiye
{ercelike, rahmielibol, sengorn}@itu.edu.tr

Özetçe —Sinir sisteminde davranışların, duyguların oluşmasında etkin olan yapıların hesaplamalı modelleri, beynin işleyişi ile ilgili bilgimizi artırmaktadır. Bu süreçlerin oluşmasında veya oluşmamasında ortaya çıkan aksaklıklara, davranış bozukluklarına ve nörolojik hastalıklara dair çalışmalarda da yarar sağlayacağı beklenmektedir. Bu çalışmada, amaca yönelik eylem seçimine ilişkin bir hesaplamalı model ele alınmıştır. Amaca yönelik eylem seçiminde etkin olduğu bilinen bazal ganglia alt yapıları, talamus ve korteks tarafından oluşturulan döngü modellenmiştir; modelde duyu korteksi ile alınan uyarıcı bilgisinin motor kortekste eylem seçimine dönüşmesi, seçilen eyleme ilişkin ödülün süreçte rol alan yapıların etkinleşmesinde etkin olan dopaminin hücre bağlantılarını modüle etmesi gerçekleştirilmiştir. Uyarıcının duyu korteksinde bulunan kanallar ile bağlantısı, ödüle bağlı olan dopamin ile "vuru zamanına dayalı plastisite" (STDP) yöntemi kullanılarak değiştirilmiştir. Böylelikle uyarıcının duyu korteksinde oluşturduğu etki, bazal ganglia yolları üzerinden motor kortekste istenen hareketin seçilmesini ve uyarıcı ile hareketin eşleştirilmesini sağlamıştır.

Anahtar Kelimeler—Bazal ganglia devreleri, hesaplamalı sinirbilim modeli, dopamin, STDP, ödüle dayalı öğrenme

Abstract—It is expected that building computational models of neural structures taking part in generating cognitive processes and emotions would not only help us understanding the brain but also give us clues to diagnose and develop treatment for neurological disorders and diseases. In this work, a computational model of cognitive task, goal directed behavior is considered. The cortex-basal ganglia-thalamus loop which is known to be effective in goal directed behavior has been modeled. In the model, the stimulus which has been recognized by sensory cortex has been projected to motor cortex giving rise to an action. This relation between stimulus and action has been evaluated by reward and the connection between substructures taking part during this process has been modified by dopamine. This modification is done by spike time dependent plasticity which depends on dopamine level regulated by reward. So, the effect of stimulus on sensory cortex has been carried down to motor cortex by evaluating reward and association between stimuli and action has been built up.

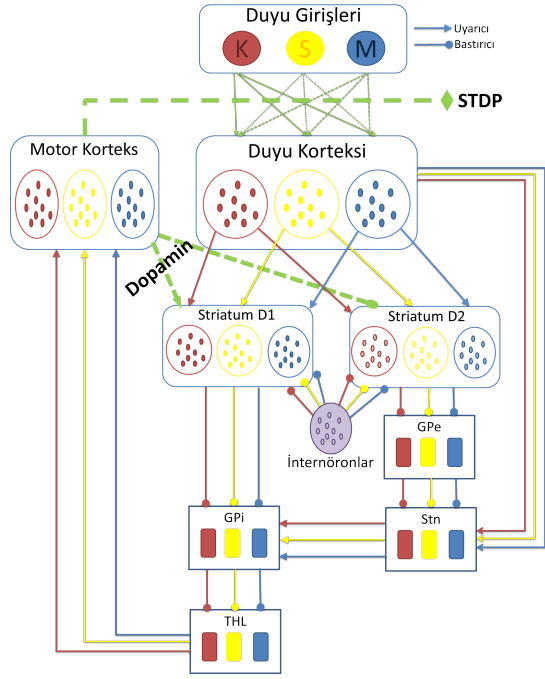
Keywords—Basal ganglia circuits, computational neuroscience model, dopamine, STDP, reward based learning

I. GİRİŞ

Sinirbilimde hesaplamalı modelleme özellikle Human Brain Project, Brain Initiative gibi geniş ölçekli projeler ile daha fazla önem kazanmıştır. Fiziksel süreçlerin kavranmasında matematiksel modeller, bilimsel gelişmelerde en başından beri vazgeçilmezdir. Galileo Galilei'nin belirttiği gibi matematik bilim dilidir ve beynin işleyişini anlamakta da matematiksel modeller gereklidir. Doğrusal olmayan, dinamik ve karmaşık bir düzende paralel çalışan bir sistem olarak ele alındığında beynin oluşturduğu bilişsel süreçleri anlamaktan hala daha çok uzaktız. Bir hücre davranışı ne kadar iyi anlaşılabilir olsa da, bu hücrelerin bir arada çalışması ile oluşan süreçlerin anlaşılması için kullanılan araçlar, görüntüleme teknikleri, hayvan modelleri, nöropsikolojik testler ve klinik bulgular, bu gizi açıklamada yetersiz kalmaktadır.

Beynin dinamiğine ilişkin EEG aracılığı ile gözlemlenen işaretlerin matematiksel modelleme ile oluşturulması son yıllarda tek hücre modeli ve bir bölgenin çalışmasına ilişkin yığın modelinin birlikte ele alındığı çok kipli modelleme çalışmalarında öne çıkmaktadır. Bu çalışmada da iki farklı kipte çalışan modeller ele alınmıştır. Dopamin (DA) aracılığı ile uyarılan yapıların vuru üreten hücreler ile modellendiği bu çalışmada, ele alınan amaca yönelik eylem seçimine dair bilişsel sürecin oluşmasında etkin olan Bazal ganglia-Korteks- Talamus döngüsündeki diğer yapılar yığın modeli ile modellenmiştir.

Bu çalışmada önerilen model ile Bazal ganglia-Korteks-Talamus döngüsündeki alt yapıların birbiri ile iletişimini sağlayan işaretler belirlenmiş bu işaretlerin uyarılması sağlanmış ve bir süreçle ilişkin hesaplamalı model, NEST ortamında gerçekleştirilen benzetim ile sınanmıştır. Elde edilen sonuçlar sadece bilişsel sürecin anlaşılmasında değil, bu bilişsel süreçten yola çıkarak otonom hareket edebilen ve karar alma sürecini tamamlayabilen akıllı sistemler ve robotik uygulamaları için de esin kaynağı olabilecektir. Bazal gangliada oluşan motor hareketlere ilişkin devreye ait hesaplamalı model ikinci bölümde öğrenme ile ilişkilendirilerek sunulmuştur. Böylelikle bazal ganglia devreleri ile bilişsel süreçler ilişkilendirilmiştir [1]. Striatumun çoğunluğunu oluşturan Ortoboy dikensi sinir



Şekil 1: Ödüle dayalı eylem seçimine ilişkin model.

hücreleri (medium spiny neuron, MSN) ve DA ilişkisinin hareket seçmede etkin olduğu bilinmektedir [2] ve modelde bu ilişki de ele alınmıştır. Ayrıca benzetim sonuçları verilmiş ve son bölümde elde edilen sonuçlar tartışılmıştır.

II. HESAPLAMALI MODEL

Bu çalışmada, duyuşal bir uyarı istenen bir eylem ile ilişkilendirmek üzere hesaplamalı bir model kurulmuştur. Amaca yönelik eylem seçimi ve duyuşal uyarana karşılık seçilen eylemin öğrenilmesine yönelik bu hesaplamalı modelde [3], [4] ve [5] çalışmalarında kullanılan bazal ganglia, korteks ve talamus döngüsüne ait yapılar ve bağlantıları temel alınmıştır. Oluşturulan hesaplamalı modelde, vuru üreten hücre grupları modeli (spiking neural network, SNN) ile sinir hücresi grubunun vuru sayısına ait değişimin fark denklemleriyle ifade edildiği yığın modeli (mass model) yer almaktadır. Dolayısı ile modelde iki farklı kipte çalışan modeller bir arada ele alınmıştır. Böylece hesaplama yükü çok fazla olmadan beyindeki birden fazla yapının bir arada oluşturduğu bir döngünün nispeten biyolojik gerçekçiliğe uygun modellenmesi amaçlanmaktadır. Özellikle DA'nın etkili olduğu bölgeler, hücreler arasındaki bağlantıların uyarlanmasının daha gerçekçi modellenebilmesi için vuru üreten hücre modelleri ile gerçekleştirilmiştir.

Sunulan modelde uyarı-eylem ilişkisinin kurulması, sinir hücresi gruplarının arasındaki bağlantıların vuru zamanına bağlı plastisite (STDP) yöntemi kullanılarak düzenlenmesi ile gerçekleştirilmiştir.

A. Sinir Hücre Yapılarına Dayalı Hesaplamalı Model

Amaca yönelik karar vermeye ilişkin ödevler bazal ganglia yapıları, korteks ve talamus döngüleri ile ilişkilendirilir [3], [5]. Oluşturulan model Şekil 1'de yer almaktadır. Modelde temel olarak [1] ve [2] çalışmalarında yer alan doğrudan

yol (Striatum (Str) D1-globul pallidus internal (GPi)), dolaylı yol (Str D2-globus pallidus eksternal (GPe)-GPi) ve doğrudanüstü yol (subtalamik çekirdek (Stn)-GPi) gerçekleştirilmiştir. Şekil 1'de yer alan modelde duyu korteksi (SCTX), striatum D1 ve D2 hücre grupları ile motor korteks (MCTX) SNN modeli ile modellenirken GPe, GPi, Stn ve talamus (Thl) kısımları yığın modeli ile oluşturulmuştur.

Önerilen modelde vuru üreten sinir hücreleri için bir nokta nöron modeli olan Izhikevich sinir hücresi modeli kullanılmıştır [6]. Yığın modeli ile oluşturulmuş olan kısımlar ise bir dinamik sistem modeli olup Denklem 1'de yer alan fark denklemleri ile ifade edilmiştir. Bu denklemlerde yer alan f fonksiyonu bir sigmoid fonksiyonudur ve Denklem 2 ile tanımlanmıştır. f fonksiyonu sinir hücresine ait değerin 0 ile 1 değerleri arasında tutulmasını sağlarken k ise ayrık zaman değişkenini ifade eder. Yığın modeline ait denklemlerdeki nöral yapıları temsil eden değişkenlerin her biri 3×1 boyutunda vektördür. Bu vektörlerin her bir elemanı bir kanalı temsil eder. Bu denklemler, dinamik bir sistemi oluşturduğundan dışarıdan girişler alındıktan sonra (korteks ve striatumdan), iteratif olarak çözümlenerek denge noktalarına ulaşması sağlanır. Bu denklemlerde f fonksiyonunun içine eklenmiş olan sayısal değerler ise uyarıcı ve bastırıcı etki olmadığında yapıların aktivitesini sağlar. Buna göre GPi normalde aktiftir ve talamusu baskılar. GPi'nin talamus üzerindeki baskılaması ise ancak striatumda bulunan D1 hücrelerinin aktivitesinin artmasıyla, seçilecek hareketin diğer bazal ganglia yapılarına aktarılması için yok olur. GPe ise GPi'den biraz daha az aktif durumdadır ve doğrudanüstü yolağın etkisini bastırır. Stn ve Thl'nin küçük bir değişiklikleri bile büyük bir etki oluşturduğu için normal durumda çok küçük bir aktivite oluşturacak şekilde modellenmişlerdir.

$$\begin{aligned}
 GPe(k+1) &= f(0.6 - StrD2(k)) \\
 Stn(k+1) &= f(0.05 + 0.1 * SCtx(k) - GPe(k)) \quad (1) \\
 GPi(k+1) &= f(0.8 + Stn(k) - StrD1(k)) \\
 Thl(k+1) &= f(0.1 + MCTX(k) - GPi(k)) \\
 f(x) &= 0.5(\tanh(3(x - 0.45)) + 1) \quad (2)
 \end{aligned}$$

Şekil 1 ile verilen modelde önerilen devrenin 3 farklı eylemi 3 farklı uyarı ile ilişkilendirmeyi öğrenmesi ve duyuşal uyarana karşılık istenen eylemi seçmesi beklendiğinden, her bir nöral yapı için kırmızı, sarı ve mavi renklerle gösterilen 3 ayrı kanal oluşturulmuştur.

Oluşturulan bu 3 ayrı kanalın bazal ganglia çıkışları Thl üzerinden MCTX'e ulaşır ve hangi hareketin seçileceğine MCTX vuru sayısına bakılarak karar verilir. İstenen hareketin seçilmesi durumunda orta beyinden (midbrain) ödül olarak DA salgılanır. MCTX'te seçilen eyleme göre, orta beyinde DA hücrelerinin vuru üretmesini sağlayarak salgılanan DA, duyu girişleri (Inp) ile duyu korteksi arasındaki bağlantıların değiştirilmesini sağlayarak motor kortekste doğru harekete ilişkin bölgenin aktivitesini artırır. Böylelikle duyuşal uyarana karşılık istenen hareketin seçilmesi öğrenilmiş olur. Buna ek olarak DA, striatumda bulunan D1 tipi MSN hücrelerinin aktivitesini uyarıcı, D2 tipi MSN hücrelerinin aktivitesini ise bastırıcı bir etkiye sahiptir. Böylelikle DA seviyesi artmış olduğunda D1 tipi MSN hücrelerinin aktivitesi artarken, D2

tipi MSN hücrelerinin aktivitesi azalacaktır. Ödül gelmesi durumunda aktivitesi artan Str D1 hücreleri üzerinden duyu korteksindeki giriş bilgisi doğrudan yolak kullanılarak GPi ve Thl ile motor kortekse iletilir ve böylelikle eylemin yapılması sağlanır. Ödül gelmemesi durumunda ise Str D2 hücrelerinin aktivitesi azaltılmamış olacağından dolayı yolak devreye girecektir. Bu durumda GPi'nin Thl üzerindeki baskılayıcı etkisi artacak ve eylemin seçilmesi zorlaşacaktır.

Tablo I: Izhikevich hücre modeli parametreleri.

Hücre parametreleri	RS	FS
a	0.02 / ms	0.1 / ms
b	0.2 / ms	0.2 / ms
c	-65 * mV	-65 * mV
d	8 * mV/ms	2 * mV/ms

Vuru üreten hücreler, düzenli vuru (regular spike, RS) üreten hücre ve hızlı vuru (fast spike, FS) üreten hücre olmak üzere iki farklı hücre davranışı ile modellenmiştir. Oluşturulan hesaplamalı modelde, düzenli vuru üreten hücreler uyarıcı, hızlı vuru üreten hücreler ise bastırıcı hücreler olarak kullanılmıştır. Kullanılan hücreler için kullanılan parametreler Tablo I ile verilmiştir.

Hücre modellerinin dinamiği ise [6] çalışmasındaki şekliyle kullanılmıştır. Korteks modeli her kanalda 80 RS ve 20 FS hücre, striatum modeli D1 ve D2 hücre gruplarının her birinde her bir kanal için 50 RS hücre olacak şekilde oluşturulmuştur. Striatumda kanal oluşumundan bağımsız olarak FS üreten 30 adet ara hücre (interneuron, INs) mevcuttur. Modelde duyu girişlerini temsil eden üç farklı giriş nöron grubunun ise her biri 20 RS hücreden oluşur. Girişler ilgili duyu hücresi grubuna verilen 5 Hz frekansında Poisson gürültüsü ile oluşturulur. Tüm bu hücre grupları, Tablo II ile verilen ağırlıklar ve bağlantı olasılıkları ile birbirlerine bağlanırlar. Buna göre kortekste bulunan her bir kanaldaki RS üreten hücreler birbirlerine %10 bağlantı olasılığı ile rastgele bağlanmaktadır (kortekste artırıcı olan her bir hücre kendi kanalı içinde 8 hücre ile bağlantı yapar.). Korteksteki bastırıcı hücreler (FS), diğer kanallarla bağlantı yaparak diğer kanalları bastırmaya çalışır ve böylelikle kortekste "kazanan hepsini alır" ağ yapısını oluşturur.

Striatumda bulunan MSND1 ve MSND2 hücreleri kendi üzerlerine bastırıcı bağlantılar fazla olmak üzere uyarıcı ve bastırıcı bağlantılara sahiptir. Ara hücreler ise tüm MSND1 ve MSND2 hücrelerini bastırıcı bağlantılara sahiptir. Her bir kanala ait vuru sayıları yığın modeli ile modellenen yapılarda işlenebilmek üzere kendi kanallarında oluşabilecek maksimum vuru sayısı ile ölçeklenerek 0-1 aralığına getirilmiş ve Denklem 1 kullanılarak ilgili nöral yapının değeri hesaplanmıştır. Talamus çıkışının motor kortekse yollanabilmesi için ise 3 kanala ait değerler tekrar ölçeklenerek Poisson dağılımı ile vuru üreten bir hücre grubunun vuru üretme sıklığı olarak ayarlanmıştır ve bu hücre grubu da motor korteksteki hücreleri uyarır. Ölçeklemede talamusun bir kanalına ait 0 değeri hiç vuru üretmemeye karşılık gelen 0.1 Hz, 1 değeri ise çok sık vuru üretmeye karşılık gelen 100 Hz değerine denk gelecek şekilde ara değerler ile birlikte doğrusal olarak ölçeklenmiştir.

Bu çalışmada ele alınan ödev için öğrenme, duyu girişleri ile duyu korteksi arasındaki bağlantıların değiştirilmesi ile sağlanır. Her bir duyu girişi ile duyu korteksi kanalları

Tablo II: Yapıların iç ve dış bağlantı parametreleri. Burada, $-$ azaltıcı ve \rightarrow artırıcı bağlantıları temsil etmektedir.

Bağlantı	ağırlığı, w	olasılığı
Inp \rightarrow CtxRS	10.0	1.0
CtxRS \rightarrow CtxRS	1.0	0.1
CtxRS \rightarrow CtxFS	5.0	0.1
CtxFS \rightarrow CtxRS	-10.0	0.1
CtxRS \rightarrow MSND1	7.0	0.2
CtxRS \rightarrow MSND2	3.0	0.2
MSND1 \rightarrow MSND1	2.0	0.05
MSND1 \rightarrow MSND2	-2.0	0.25
MSND2 \rightarrow MSND2	2.0	0.05
MSND2 \rightarrow MSND1	-2.0	0.25
INs \rightarrow MSND1	-2.0	0.2
INs \rightarrow MSND2	-2.0	0.2

arasındaki bağlantıların artırılması ya da azaltılması STDP ile gerçekleştirilir. Ağırlıkların STDP kullanılarak değiştirilmesi, [7] çalışmasında ele alındığı şekliyle kullanılmıştır.

Buna göre, önce gelen (uyaran) sinir hücresi vuru ürettikten sonraki belirli bir zaman aralığında sonra gelen (uyarılan) sinir hücresi de vuru üretirse bu iki sinir hücresi arasındaki bağlantı artırılır. Ters durumda belirli bir zaman aralığında uyarılan hücre önce vuru üretilip daha sonra uyarılan hücre ateşlerse o zaman iki hücre arasındaki bağlantı azaltılır. Buna ek olarak iki hücre arasındaki bağlantıya ait DA miktarı belirli bir miktarın altındaysa (ödül verilmediyse) uyarılan hücreler sırasıyla ateşlese bile bağlantılar azaltılır. Böylelikle, duyu girişlerinden bir uyarılan geldiğinde ilgili duyu korteks kanalı aktif hale gelir ve motor kortekste istenilen hareket seçilirse verilen ödül ile birlikte DA artar. Bu da duyu korteksindeki aktif hale gelen kanal ile aktif olan giriş arasındaki bağlantıların artırılması anlamına gelir. Ödül alınmaması durumunda ise aktif olan giriş hücreleri ile uyarılan korteks kanalındaki hücreler arasındaki bağlantılar DA miktarı az olduğu için düşürülür.

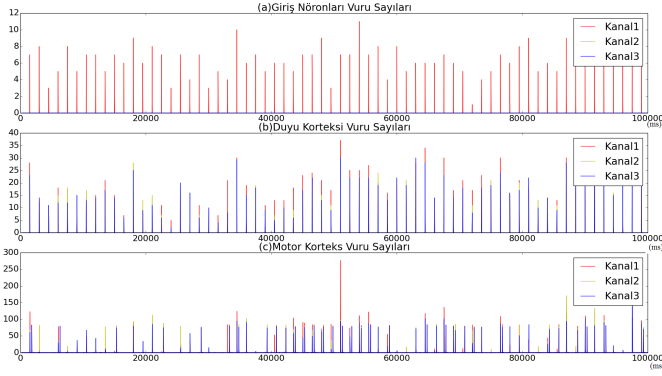
Tablo III: STDP bağlantı parametreleri.

w_{max}	w_{min}	τ_c	τ_d	τ_{pre}	τ_{post}	baseline
20.0	3.0	500 * ms	800 * ms	50 * ms	50 * ms	0.01

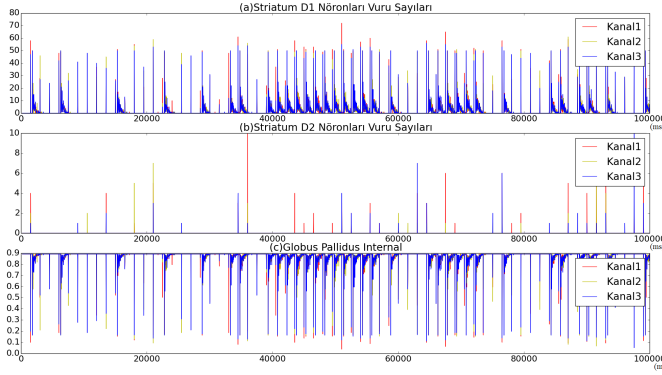
B. Benzetim Ortamı

Hesaplamalı modelin benzetimi, Python programlama dili üzerinde NEST benzetim kütüphanesi kullanılarak gerçekleştirilmiştir [8]. Sinir hücreleri ve bunların arasındaki bağlantılar, bu kütüphane içinde tanımlandığı şekilde ve yukarıda verilen parametreler ile oluşturulmuştur. Duyu girişleri ile duyu korteksi arasındaki bağlantılar dışındaki tüm bağlantılar için statik bağlantı kullanılırken girişler ve korteks arasında "stdp_dopamine_synapse" bağlantısı kullanılmıştır. Bu bağlantı için kullanılan parametreler Tablo III ile verilmiştir. Diğer parametreler için değerler ise [7] çalışmasından alınmıştır. Buna göre, ödev sırasında ilk olarak duyu korteksine uyarılan verilir. Başlangıçta girişler ve korteks arasındaki bağlantılar 10.0 ± 0.05 olacak şekilde rastgele seçilmiştir. Uyarılan ve bağlantılara göre ateşleyen duyu korteksindeki kanalın vuruları striatum ve bazal ganglia yapıları üzerinden talamusa ve motor kortekse aktarılır. Talamus'a gelen işaret yeterince büyükse bunun etkisi motor korteks üzerinde görülür ve bir eylem diğerlerine üstün gelir.

Seçilen eylem istenen hareket ise hesaplamalı modele ödül verilir ve ortamdaki DA miktarı artar. Böylelikle duyu girişleri ve korteks arasındaki bağlantılar duyu korteksindeki



Şekil 2: (a): Giriş Nöronları, (b): Duyu Korteksi, (c): Motor Korteks Vuru Sayıları.

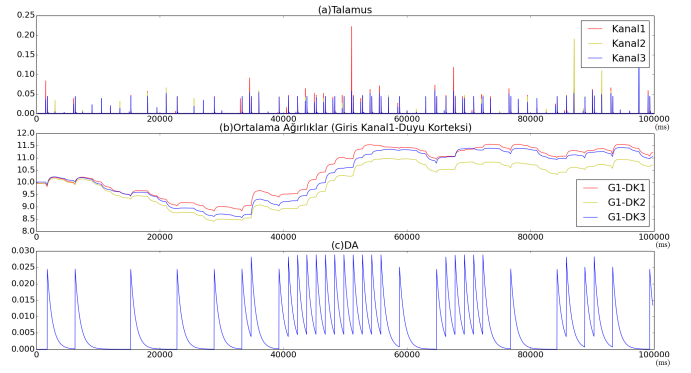


Şekil 3: (a): Striatum D1, (b): D2 nöronları vuru sayıları. (c): Globus Pallidus İnternal yığın modeli değerleri.

vuru sayısına bağlı olarak artar. Motor kortekste seçilen eylem istenen eylem değilse, bu durumda ödül alınmadığından ortamdaki DA miktarı DA taban seviyesi olan "baseline" değerinden düşük olacak ve duyu korteksindeki ateşleyen kanala ait ağırlıklar azaltılacaktır. Böylelikle bir sonraki uyarın geldiğinde daha önce seçilmiş olan kanalın tekrar seçilme ihtimali azaltılacaktır. Bu sürecin devam etmesiyle uyarın ile eylem birbiriyle eşleştirilmiş olur. Bununla birlikte striatumda bulunan D1 ve D2 türündeki sinir hücresi gruplarının ilgili kanalları aynı anda duyu korteksinden gelen uyarılarla tetikleneceği için hareketin talamusa aktarılabilmesi ancak duyu korteksindeki uyarın yeterince güçlüyse gerçekleşmiş olur. Böylelikle de eylem seçiminde bir eşik oluşturulur ve kuvvetlenmesi istenen bağlantıların daha fazla artırılması, diğer bağlantıların ise daha da azaltılması sağlanır.

III. SONUÇLAR

Bölüm II'de detayları anlatılan hesaplamalı modelin çalışmasını bazal ganglia, talamus ve korteks döngüsünün çalışması üzerinden test etmek için birinci kanala ait giriş sinir hücreleri belirli zaman aralıklarında aktif hale getirilmiştir. Şekil 2(a)'da birinci kanaldaki giriş nöronlarının farklı seviyelerde uyarılması görülmektedir. Giriş nöronlarının aktivitesine duyu korteksinin cevabı ise Şekil 2(b) ile verilmiştir. Benzetimin ilk 20 saniyesinde uyarana birinci kanal dışındaki kanallar da cevap verirken Şekil 4(b)'de birinci kanala ait ağırlıkların daha fazla artmasıyla duyu korteksinde birinci kanala ait nöronlar daha fazla vuru üretmiştir. Bu durum, Şekil 2(c) ile verilen motor korteks nöronlarında da



Şekil 4: (a): Talamus yığın modeli değerleri. (b): Duyu girişleri ile duyu korteksi kanalları arasındaki bağlantı ağırlıkları. (c): Verilen ödül ile dopamin (DA) değerindeki değişim.

birinci kanala ait eylemin seçilmesini sağlamış ve sonuç olarak ödül verilmiştir. Ödül ile birlikte artan dopamin miktarı Şekil 4(c)'de görülür. Striatumda bulunan D1 ve D2 nöronlarının aktivitesi duyu korteksinden gelen bağlantılar ile artırılır. Buna ek olarak dopamin miktarının yüksek olması beklenildiği üzere striatumda bulunan D1 nöronlarının aktivitesini artırırken, D2 nöronlarının aktivitesini de azaltmıştır (Şekil 3(a),(b)). Bu durum uyarın geldiğinde hareket seçilmesini engelleyen ve sürekli aktif olan GPi'nin aktivitesini bastırması (Şekil 4(c)) ve böylelikle talamusun aktivitesini (Şekil 4(a)) ve dolayısıyla motor korteksin aktivitesini artırarak duyu korteksinde aktif olan kanalın motor kortekse aktarılmasını sağlamıştır. Şekil 4(b) ve (c)'de 40000-60000 ms arasında ağ yapısının sürekli ödül almasıyla birinci kanal ve üçüncü kanala ait bağlantıların değerleri birbirine yaklaşmış ve motor kortekste eylemler arasında ayırım tam olarak yapılamadığı için öğrenme süreci tekrar başlamıştır. Modele ilişkin sonuçlar [2] çalışması ile örtüşmektedir. Bu çalışmada yer verilmeyen sonuçlara www.simmag.itu.edu.tr sayfasında yer verilmiştir. Benzetim sonuçlarından da takip edilebileceği gibi, iki farklı kipte çalışan model, amaca yönelik davranışı gerçekleştirmekte başarılı olmuştur.

KAYNAKÇA

- [1] G. Alexander, M. Crutcher, and M. DeLong, "Basal ganglia-thalamocortical circuits: parallel substrates for motor, oculomotor, "prefrontal" and "limbic" functions," *Progress in brain research*, vol. 85, pp. 119–146, 1990.
- [2] M. R. DeLong and T. Wichmann, "Circuits and circuit disorders of the basal ganglia," *Archives of Neurology*, vol. 64, no. 1, pp. 20–24, 2007.
- [3] N. Şengör, O. Karabacak, and U. Steinmetz, "A computational model of cortico-striato-thalamic circuits in goal-directed behaviour," in *Artificial Neural Networks - ICANN 2008*, 2008, vol. 5164, pp. 328–337.
- [4] B. Denizdurduran and N. S. Şengör, "A realization of goal-directed behavior-implementing a robot model based on cortico-striato-thalamic circuits," in *ICAART (1)*, 2012, pp. 289–294.
- [5] M. D. Humphries, R. D. Stewart, and K. N. Gurney, "A physiologically plausible model of action selection and oscillatory activity in the basal ganglia," *The Journal of Neuroscience*, vol. 26, no. 50, pp. 12 921–12 942, 2006.
- [6] E. Izhikevich, "Simple model of spiking neurons," *Neural Networks, IEEE Transactions on*, vol. 14, no. 6, pp. 1569–1572, Nov 2003.
- [7] E. M. Izhikevich, "Solving the distal reward problem through linkage of stdp and dopamine signaling," *Cerebral Cortex*, vol. 17, no. 10, pp. 2443–2452, 2007.
- [8] M. Gewaltig and M. Diesmann, "NEST (NEural Simulation Tool)," *Scholarpedia*, vol. 2, no. 4, p. 1430, 2007, revision #130182.