

T.C. EGE ÜNİVERSİTESİ
SOSYAL BİLİMLER ENSTİTÜSÜ
Psikoloji Anabilim Dalı
DeneySEL Psikoloji Bilim Dalı

GÜVERCİN (COLUMBIA LIVIA) PREFRONTAL KORTEKSİNİN
UYARICILARIN AYIRT EDİLMESİNDEKİ İŞLEVİNİN NÖRONAL VE
DAVRANIŞSAL DÜZEYDE İNCELENMESİ

DOKTORA TEZİ

Evrım GÜLBETEKİN

Danışman
Doç. Dr. Sonia AMADO

İZMİR 2010

Ege Üniversitesi Sosyal Bilimler Enstitüsü Müdürlüğüne sunduğum GÜVERCİN (COLUMBIA LIVIA) PREFRONTAL KORTEKSİNİN UYARICILARIN AYIRT EDİLMESİNDEKİ İŞLEVİNİN NÖRONAL VE DAVRANIŞSAL DÜZEYDE İNCELENMESİ adlı doktora tezinin tarafımdan bilimsel, ahlak ve normlara uygun bir şekilde hazırlandığını, tezimde yararlandığım kaynakları bibliyografyada ve dipnotlarda gösterdiğimi onurumla doğrularım.

Evrım GÜLBETEKİN

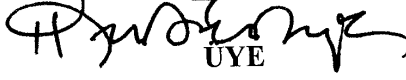
TUTANAK

Ege Üniversitesi Sosyal Bilimler Enstitüsü Yönetim Kurulu'nun 02/06/2010 tarih ve 19/9 sayılı kararı ile oluşturulan jüri, Psikoloji anabilim dalı Deneysel Psikoloji bütünlük doktora öğrencisi Evrim GÜLBETEKİN'in aşağıda başlığı belirtilen tezini incelemiş ve adayı 09/07/2010 günü saat 13.30'da 100 dakika süren tez savunmasına almıştır.

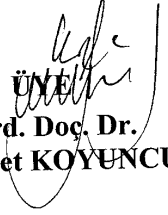
Sınav sonunda adayın tez savunmasını ve jüri üyeleri tarafından tezi ile ilgili kendisine yöneltilen sorulara verdiği cevapları değerlendirerek, tezin başarılı olduğuna oybirliğiyle karar vermiştir.

BAŞKAN
Doç. Dr. Sonia AMADO


Başarılı
Başarısız
Düzeltilme (6 ay süreli)


ÜYE
Doç. Dr.
Hakan ÇETİNKAYA


Başarılı
Başarısız
Düzeltilme (6 ay süreli)


ÜYE
Yrd. Doç. Dr.
Mehmet KOYUNCU

Başarılı
Başarısız
Düzeltilme (6 ay süreli)


ÜYE
Yrd. Doç. Dr.
Metehan IRAK

Başarılı
Başarısız
Düzeltilme (6 ay süreli)


ÜYE
Prof. Dr.
Lutfiye KANIT

Başarılı
Başarısız
Düzeltilme (6 ay süreli)

Tezin Türkçe Başlığı : Güvercin (*Columbia Livia*) Prefrontal Korteksinin Uyarıcıların Ayırt Edilmesindeki İşlevinin Nöronal ve Davranışsal Düzeyde İncelenmesi
Tezin İngilizce Başlığı : Neuronal and Behavioral Examining of Pigeon (*Columbia Livia*) Prefrontal Cortex Function in Stimulus Discrimination

TEŞEKKÜR

Sunulan tez çalışması TÜBİTAK Yurt Dışı Araştırma Bursu ile desteklenmiş ve Almanya Ruhr Üniversitesi Bochum, Biyopsikoloji Bölümünde Prof. Dr. Onur Güntürkün'ün danışmanlığında yürütülmüştür. Öncelikle bana bu imkanı sağlayan TÜBİTAK'a ve benden desteğini hiçbir zaman esirgemeyen, kendisinden çok şey öğrendiğim değerli hocam Prof. Dr. Onur Güntürkün'e sonsuz teşekkürlerimi sunarım.

Doktora sürecinin başından beri beni hep destekleyen, çalışma azmi ile bana örnek olan ve her şeyden önemlisi özgür çalışma fırsatı veren Tez Danışmanım Doç. Dr. Sonia Amado'ya emeklerinden dolayı teşekkürü bir borç bilirim.

Bilimsel çalışmaya adımımı ilk defa yanında attığım, yaratıcılığında ilham aldığım, akademik hayatta karşılaşılan zorluklarla birlikte mücadele ettiğim, on yıldır desteğini hep hissettiğim hocam Doç. Dr. Hakan Çetinkaya'ya tez jürimde yer aldığı için teşekkür ederim.

Doktora sürecinde kendilerinden aldığım derslerle davranışa ilişkin farklı bakış açıları kazanmamı sağlayan hocalarım, Prof. Dr. Lütfiye Kanıt'a, Prof. Dr. Yurdal Topsever'e, Prof. Dr. Ersin Koylu'ya ve Yrd. Doç. Dr. Metehan Irak'a tez jürimde buldukları için çok teşekkür ederim. Ayrıca, tez izleme komitemde yer alan ve ilginç fikirleriyle tezime katkıda bulunan Yrd. Doç. Dr. Mehmet Koyuncu'ya teşekkür ederim.

Almanya'da tez çalışmamı yürütürken bana yardımcı olan ve bilgilerini benimle paylaşan Maik Stüttgen'e, Qian Xiao'ya, Nadja Freund'a, Jonas Rose'a, Josine Verhaal'a, teknik yardımlarından dolayı Ariane Schwarz'a ve Tobias Otto'ya teşekkürlerimi sunarım.

Tüm akademik hayatım boyunca hep yanımda olan, beni cesaretlendiren, sayısız fedakarlıkta bulunan biricik anneme ve babama, tez sürecinde beni yalnız bırakmayan tüm akrabalarım ve eşimin ailesine sonsuz teşekkürlerimi sunarım.

Tez çalışmam boyunca her ne kadar yakınımda olamasa da maddi manevi her türlü desteğini benden esirgemeyen ve doktora süreci boyunca yaşadığımız ayrılığa sabırla katlanan eşim Nurhat Gülbetekin'e, doktoraya kendisi ile birlikte başladığım ve

bu süreci kendisi ile birlikte tamamladığım, küçük yaşına rağmen yaşadığım güçlükleri benimle paylaşan sevgili oğlum Yiğit Eren'e çok teşekkür ederim.

İÇİNDEKİLER

İÇİNDEKİLER	i
ŞEKİL LİSTESİ.....	iv
TABLO LİSTESİ.....	vi
GİRİŞ	1
Uyarıcı Ayırt Etme ve Kategorileme	3
Güvercinlerde Uyarıcı Ayırt Etme ve Kategorileme Süreçleri.....	8
Uyarıcı Ayırt Etme ve Kategorileme ile İlişkili Sinirsel Yapılar	12
Prefrontal Korteks (PFC).....	12
Inferotemporal Korteks (ITC).....	18
Medial Temporal Loblar.....	25
Hipokampus	25
Güvercinlerde Uyarıcı Ayırt Etme ve Kategorilemeye İlişkin Sinirsel Yapılar.....	29
Güvercinlerde Görsel Sistem ve Entopallium	29
Nidopallium Caudolaterale (NCL)	32
Hipokampus	36
DENEY I.....	42
Yöntem	42
Denekler.....	42
Araçlar	42
Uyarıcılar	42
İşlem Yolu	44
İlk Eğitim Aşaması	44
Ayırt Etme Görevi	45
Ameliyat	45
Transfer Testleri	46

Enjeksiyonlar	47
Histoloji	49
BULGULAR.....	50
Operasyon-öncesi Eğitim.....	50
Operasyon-sonrası Eğitim	50
Transfer Testleri.....	52
Histoloji Sonuçları	60
TARTIŞMA	62
DENEY II.....	72
GİRİŞ	72
Yöntem	75
Denekler.....	75
Elektrot Bölgelerinin Hazırlanması	76
Araçlar	76
Koşullama Prosedürü.....	78
Kayıt Alma Prosedürü	80
BULGULAR.....	81
TARTIŞMA	94
DENEY III	102
GİRİŞ	102
Yöntem	106
Denekler.....	106
Araçlar	106
İşlem Yolu	106
Transfer Görevi.....	106
Tersini Öğrenme	106

BULGULAR.....	110
TARTIŞMA	117
GENEL TARTIŞMA	120
Kısıtlılıklar ve Öneriler.....	131
KAYNAKÇA.....	134
Ek-1.Deney II’de Sağ ve Sol NCL’den Toplanan Tepkisel Nöronların Tepki Örüntüleri ve Bunlara İlişkin Yapılan t-testlerinin Sonuçları.....	145

ŞEKİL LİSTESİ

<i>Şekil 1.</i> Prefrontal korteks (PFC) çok sayıda duyuşal ve motor bölgelerden girdi almaktadır.....	13
<i>Şekil 2.</i> İnsan beyinde inferotemporal korteksin (ITC), prefrontal korteksin (PFC) ve çevrelerinde yer alan diđer merkezlerin gösterimi.....	18
<i>Şekil 3.</i> Soga ve Kashimori'nin modelinin yapısı.....	23
<i>Şekil 4.</i> Hipokampusun yerleşimi.....	25
<i>Şekil 5.</i> Kuşlarda talamofugal ve tektofugal projeksiyonlar.....	30
<i>Şekil 6.</i> Güvercinlerde görsel yollar ve NCL arasındaki bağlantıların gösterimi.....	31
<i>Şekil 7.</i> NCL'in çeşitli bağlantılarını gösteren basitleştirilmiş şema diyagramı.....	33
<i>Şekil 8.</i> İnsan beyinde PFC'nin ve güvercin beyinde NCL'in gösterimi.....	34
<i>Şekil 9.</i> Güvercin beyinde hipokampusun yerleşimi.....	36
<i>Şekil 10.</i> Deney I'de kullanılan deneysel düzenek.....	43
<i>Şekil 11.</i> Deney I'de kullanılan pozitif (A) ve negatif uyarıcılara (B) ilişkin örnekler.....	43
<i>Şekil 12.</i> Çiftli kanülaların yerleşimi.....	46
<i>Şekil 13.</i> Deneyde uygulanan üç bloklayma koşulunun örnek gösterimi.....	48
<i>Şekil 14.</i> Deneklerin operasyon-öncesi ayırt etme (ρ) performanslarına ilişkin edinim eğrileri.....	50
<i>Şekil 15.</i> Deneklerin operasyon-sonrası eski (A) ve yeni (B) uyarıcılara verdikleri ayırt etme tepkileri (ρ değerleri).....	51
<i>Şekil 16.</i> TTX ve salin koşullarında tüm bölgelerin "bellekten geri getirme puanlarına" ilişkin elde edilen ortalamalar.....	54
<i>Şekil 17.</i> Sol NCL ve sol hipokampusun TTX ile bloklanması sonucunda elde edilen bellekten geri getirme puanları.....	55
<i>Şekil 18.</i> Sol hipokampusun ve sağ hipokampusun TTX ile bloklanması sonucunda elde edilen bellekten geri getirme puanları.....	55
<i>Şekil 19.</i> Bloklayan beyin bölgelerine göre elde edilen genel bellek puanları.....	56
<i>Şekil 20.</i> Sağ NCL'in ve sağ hipokampusun TTX ile bloklanması sonucunda elde edilen bellekten geri getirme puanları.....	57
<i>Şekil 21.</i> Sağ NCL'in ve sağ hipokampusun TTX ile bloklanması sonucunda elde edilen bellekten geri getirme puanları.....	57

Şekil 22. Bloklanan beyin bölgelerine göre elde edilen kategorik transfer puanları.....	58
Şekil 23. Sol NCL'in ve sol hipokampusun TTX ile bloklanması sonucunda elde edilen kategorik transfer puanları	59
Şekil 24. Sol NCL'in ve sağ NCL'in TTX ile bloklanması sonucunda elde edilen kategorik transfer puanları.	60
Şekil 25. Kanülaların ilgili bölgelerin sınırları içinde olduğunu gösteren örnek kesitler	60
Şekil 26. İmmunohistokimya işlemi sonuçları	61
Şekil 27. Deneysel düzenek.....	77
Şekil 28. Eckhorn multielektrot sistemi	77
Şekil 29. Deney prosedürü.....	79
Şekil 30. Sağ ve sol NCL'deki tepkisel nöronların uyandırıcı ve ketleyici tepkilerinin gruplandırılması.	82
Şekil 31. CS ⁺ ya ve CS-ye verilen uyandırıcı tepkilere ilişkin örnekler.	84
Şekil 32. CS ⁺ ya ve CS-ye verilen ketleyici tepkilere ilişkin örnekler.....	86
Şekil 33. CS ⁺ sunumundan sonra suya verilen uyandırıcı tepkiler.....	87
Şekil 34. A. Eğitim aşamasında uygulanan ayırt etme paradigmasının örnek gösterimi. B. Transfer denemesinin örnek gösterimi.	108
Şekil 35. A. Eğitim aşamasında uygulanan ayırt etme paradigmasının örnek gösterimi. B. Tersini öğrenme paradigmasının örnek gösterimi.....	109
Şekil 36. Denek 777'nin sol hemisferden sağ hemisfere ve sağ hemisferden sol hemisfere transfer farkı puanları.	111
Şekil 37. Denek 292'nin sol hemisferden sağ hemisfere ve sağ hemisferden sol hemisfere transfer farkı puanları.	111
Şekil 38. Denek 253'ün sol hemisferden sağ hemisfere ve sağ hemisferden sol hemisfere transfer farkı puanları.	112
Şekil 39. Denek 777'nin eğitim aşamasında (A) ve tersini öğrenme aşamasında (B) gösterdiği ayırt etme performansı.	113
Şekil 40. Denek 292'nin eğitim aşamasında (A) ve tersini öğrenme aşamasında (B) gösterdiği ayırt etme performansı	114
Şekil 41. Denek 253'ün eğitim aşamasında (A) ve tersini öğrenme aşamasında (B) gösterdiği ayırt etme performansı.	115

TABLO LİSTESİ

Tablo 1. Her bir deneğin maruz kaldığı on iki farklı enjeksiyon koşulu.	48
Tablo 2. Deneklerin bloklanan bölgelere göre aldıkları “bellekten geri getirme puanlarının” ortalama ve standart sapma değerleri.	53
Tablo 3. Deneklerin bloklanan bölgelere göre aldıkları “genel bellek puanlarının” ortalama ve standart sapma değerleri.	56
Tablo 4. Deneklerin bloklanan bölgelere göre aldıkları “kategorik transfer puanlarının” ortalama ve standart sapma değerleri.	58
Tablo 5. NCL’de Tepkisel Olan Nöronların Verdiği Uyandırıcı ve Ketleyici Tepki Sayısı	88
Tablo 6. Hemisferlere göre Tepkisel Nöronların Verdiği Uyandırıcı ve Ketleyici Tepki Sayısı	88
Tablo 7. NCL’deki Nöronların “Sağ Göze Sunulan CS+”ya Verdikleri Uyandırıcı ve Ketleyici Tepki Sayısı	89
Tablo 8. NCL’deki Nöronların “Sağ Göze Sunulan CS-”ye Verdikleri Uyandırıcı ve Ketleyici Tepki Sayısı	89
Tablo 9. NCL’deki Nöronların “Sol Göze Sunulan CS-”ye Verdikleri Uyandırıcı ve Ketleyici Tepki Sayısı	89
Tablo 10. Sağ ve Sol NCL’de Tepkisel ve Tepkisel Olmayan Nöronların Sayısı	90
Tablo 11. Hemisferlere göre “ Pozitif Uyarıcılara” Farklı Tepkilerde Bulunan Nöronların Sayısı	91
Tablo 12. Hemisferlere göre Nöronların “Negatif Uyarıcılara” Verdikleri Farklı Tepki Sayısı	91
Tablo 13. Hemisferlere göre Pozitif ve Negatif Uyarıcılara Farklı Tepkide Bulunan Nöronların Sayısı	92
Tablo 14. Kontralateral ve İpsilateral Yöndeki Uyarıcılara Verilen Güçlü Tepkilerin Sayısı	93
Tablo 15. Hemisferlere göre “Kontralateral ve İpsilateral” Yönde Sunulan Uyarıcılara Güçlü Tepkilerde Bulunan Nöronların Sayısı	93

GİRİŞ

İnsan ve hayvan davranışını açıklamaya yönelik çalışmalar, bugün uzayda koloniler kurmayı planlayan insanoğlunun zihninin işleyişini ve sınırlarını anlamaya ilişkin önemli katkılarda bulunmuştur. Psikoloji biliminde davranışı açıklamak üzere uyarıcı-tepki sürecine dayanan çok sayıdaki model, “uyarıcıların ayırt edilmesi”nin davranışın ortaya çıkmasındaki anahtar rolüne işaret etmiştir. İnsan, hayvan ve hatta makine zekasında temel süreçlerden birisi olan uyarıcı ayırt etme ve kategorileme günümüzde Psikoloji, Nörobilim, Felsefe, Bilgisayar Bilimleri, Linguistik gibi pek çok disiplinin ortak olarak çalıştığı bir konu haline gelmiştir.

Felsefede kategorileme sürecine ilişkin ilk katkılar Platon ve Aristo’dan gelmektedir. Platon ilk kez nesnelere benzer özelliklerine göre gruplandırmanın önemine işaret etmiştir. Aristo ise kategorileme sürecini ilk kez sistematik hale getirmiş ve yaşayan şeyleri (hayvanları ve bitkileri) çeşitli özelliklerine göre gruplandırma girişiminde bulunmuştur. Böylece Aristo, bilimde bugün kullanılan doğal taksonominin temellerini atmıştır.

Uyarıcı ayırt etme ve kategorileme süreci bilimsel bilginin organize edilmesinden, günlük hayatımıza kadar her alanda vazgeçilmez bir zihinsel işlem olarak karşımıza çıkmaktadır. Uyarıcı ayırt etme becerimiz olmaksızın yemek yemek, konuşmak, karar vermek, tehlikelerden korunmak, sosyal ilişkilerimizi sürdürdürmek gibi temel aktivitelerimizi gerçekleştirmemiz olanaksızdır. Kategorileme ise, algı, dil, ekonomik düşünme, belleği organize etme ve problem çözme gibi bilişin her yönüne katkısı olan önemli bir zihinsel işlemdir.

Pek çok psikopatolojinin altında da uyarıcıları doğru değerlendirememesi ve kategorilendirememesi probleminin yattığı görülmektedir. Örneğin fobilerde korkulan nesneye olan abartılmış korku duygusu, korku nesnesine benzer olan ya da olmayan pek çok uyarıcıya ya da farklı ortamlara genellenmektedir. Korku nesnesine ilişkin ayırt etme ya da korku duygusunun sadece uygun uyarana yönlendirilmesi ve diğer uyarıcı durumlarında gösterilmemesi kişide bir rahatlama sağlayabilmektedir. Benzer şekilde bazı sınır kişilik bozukluklarında geçmişte oluşturulan yanlış kategorilendirmeler kişinin tüm davranışlarını, sosyal ilişkilerini, karar verme ve problem çözme süreçlerini

etkilemektedir. Örneğin, “Tüm kadınlar günahkardır” gibi bir kategorilendirme yapan bireyin kadınlara ilişkin davranışlarının normal olması beklenemez. Şizotipal kişilik bozukluğunda da birey duyduğu sesleri ve gördüğü görüntüleri kendisi dışında başka bir şeye atfeder. Yaşadığı hallüsinasyonları ve gerçek duyularını ayırt edemediği için dünyaya ilişkin algısı, karar verme süreçleri ve problem çözme becerileri bozulur. Tüm bu örneklerde uyarıcı ayırt etmeye ilişkin problemlerin yaşandığı dikkati çekmektedir.

İnsanlarda uyarıcı ayırt etme süreci, bebeklik döneminde başlamaktadır. Bebek ilk olarak annesinin görüntüsü, kokusu, sesi gibi çeşitli özellikleri ayırt etmeyi öğrenir. Sonrasında yakınında bulunan insanları ve yabancıları ayırt etmeye başlar. Etrafındaki nesnelere ve insanlarla olan etkileşimi sonucunda ayırt etme becerisi gelişir. Hatta çocuklarda dil becerisi tam olarak gelişmeden önce “araba” ve “köpek” gibi basit kategoriler ayırt edilebilir. Çocukların kategori üyeliklerini öğrenirken uyarıcıların benzerliklerine ve farklılıklarına odaklandıkları ve yetişkinlerin bu konuda çocukları yönlendirerek kategori öğrenmeyi kolaylaştırdıkları düşünülmektedir. Bu şekilde çocuklar, sayısı giderek artan yeni uyarıcılarla karşılaştığında onları uygun kategorilere göre gruplandırabilmektedir.

İnsanlar da dahil olmak üzere tüm organizmaların yaşam-kalımı ve genlerinin devamı için doğal ortamlarda karşılaşılan şeylerin belirli özelliklerine göre kategorilendirilmesi ve davranışlarının ona göre ayarlanması gerekmektedir. Örneğin, organizmanın karşılaştığı bir şeyin zehirli olup olmadığı, av mı yoksa avcı mı olduğu veya türdaşın cinsiyetinin ayırt edilmesi organizmanın yaşam-kalımı için kritik görünmektedir. Bu nedenle bu zihinsel mekanizmanın tüm türlerde farklı düzeylerde de olsa ortak olarak geliştiği görülmektedir.

Sunulan araştırmada, insanlarla ve diğer memeli türlerle pek çok ortak zihinsel işleme sahip olan güvercinlerde uyarıcı ayırt etme ve kategorileme sürecinin altında yatan sinirsel sistemlerin ve nöronal işleyişin incelenmesi hedeflenmiştir. Bu amaçla güvercin beynindeki bazı yapıların bu zihinsel süreçlere katkısının davranışsal yöntemlerle ve tek-hücre kaydı yöntemiyle incelenmesi planlanmıştır.

Uyarıcı Ayırt Etme ve Kategorileme

Organizmalar hayatları boyunca çeşitli uyarıcı kaynaklarının bombardımanı altındadır. Ancak sınırlı enerji kapasitesi nedeniyle organizmalar sadece kendileri için önem taşıyan uyarıcılara tepkide bulunma eğilimi gösterirler. Buna bağlı olarak, bazı uyarıcıların varlığında belirli davranışların ortaya çıkarılması buna karşın diğer uyarıcıların varlığında ortaya çıkarılmaması “uyarıcı ayırt etme” ve uyarıcıların ortak özelliklerine göre oluşturulmuş gruplar arasındaki ayırt etme işlemi de “kategorileme” olarak adlandırılır. Uyarıcı ayırt etme süreci en basit öğrenme formu olan alışmadan, en karmaşık karar verme süreçlerine kadar pek çok bilişsel işlemin altında yatmaktadır. Doğada karşılaşılan bazı uyarıcı durumlarında belirli bir tepkinin ortaya konulması pekiştirici bir durum ile sonuçlanırken, bazı uyarıcı durumlarında tepki vermek negatif bir durum ile sonuçlanır ya da organizma için anlamlı bir sonuca yol açmaz. Temelde organizmalar enerjilerini saklama eğiliminde oldukları için anlamlı bir sonuca yol açmayan uyarıcıya tepki vermemeyi öğrenmek de organizmanın yaşam kalımına dolaylı olarak katkıda bulunur. Genellikle ayırt etme deneylerinde iki uyarıcıdan birinin sunumu doğada olduğu gibi pekiştireçle sonlanırken, diğerinin sunumu pekiştireç ile sonlandırılmaz. Öğrenme psikolojisinde pekiştireç ile sonlanan uyarıcı S+ ve pekiştireç ile sonlanmayan uyarıcı da S- olarak ifade edilir.

Ancak, çevremizdeki uyarıcılar çok çeşitli biçimlerde ve görünümde oldukları için bazı durumlarda davranışlarımızı basit uyarıcı-tepki örüntülerine göre organize etmemiz mümkün değildir. Karşılaştığımız eski ve yeni uyarıcıları etkili bir şekilde kodlayabilmemiz için bunları kategorilememiz gerekmektedir. Kategorileme, kategori bilgisinin uyarıcı sınıfının yeni üyelerine transfer edilmesini gerektirir. Dolayısıyla, kategorileme, duyuşal girdileri yorumlama ve entegre etme becerimizi ifade eder.

Güvercinlerin ve diğer hayvanların geniş bir uyarıcı seti içerisindeki uyarıcıları ayırt edebildikleri çeşitli çalışmalarla gösterilmiştir. Herrnstein’a (1979) göre hayvanlar eğitim aşamasında kullanılan uyarıcıları birebir öğrenmekten ziyade ayırt etmeyi bir takım sınıflama kurallarına göre gerçekleştirirler. Örneğin, görsel uyarıcılar dalga boyu, şiddeti ve açı gibi standart fiziksel boyutlar bakımından kategorilendirilebilir.

Kategorileme süreçlerini ve altında yatan mekanizmaları açıklamak için çeşitli teoriler ortaya atılmıştır. Bunlardan biri olan karar sınırı teorisi (*decision bound theory*), deneklerin tepkilerini, algısal alanın farklı bölgelerine göre ayırmayı öğrendiklerini varsayar. Bir nesneyi kategorilendirirken, o nesnenin hangi alana düştüğüne karar verir ve onunla ilişkili bir tepki veririz. Birbiriyle yarışan tepkilerle ilişkili olan bölgeler arasındaki bölünme, “karar sınırı” olarak adlandırılır. Kategori öğrenme karar sınırlarının öğrenilmesi olarak tanımlanmaktadır (bkz. Ashby ve Maddox, 2005). İnsanlarda kategori öğrenmesini test etmek amacıyla kural-temelli kategorileme görevi, değiştirilmiş prototip görevi, hava tahmini görevi ve bilgi-entegrasyon görevi gibi çeşitli kategorileme görevleri kullanılmaktadır. Ashby ve Maddox (2005), bu görevlerde farklı kategori sistemlerinin devreye girdiğini öne sürmektedir.

Smith ve Grossman (2008) ise, üç farklı kategori öğrenme sisteminin olduğunu öne sürmüştür: (1) Çalışma belleği (*working memory*) , (2) açık uzun süreli bellek (*explicit long-term memory*), (3) örtük uzun-süreli bellek (*implicit long-term memory*).

Çalışma Belleği: Çalışma belleği sınırlı miktardaki bilginin (kabaca 4 madde) sınırlı bir zaman içerisinde (saniyeler) aktif tutulması ve manipüle edilmesidir. Bilginin açık olarak temsil edildiği varsayılır. Bu sistemin kısmen de olsa prefrontal korteks ve posterior parietal korteks tarafından yönetildiği düşünülmektedir. Çalışma belleğinin kural-temelli kategorilemeye katkıda bulunduğu öne sürülmektedir. Kural-temelli kategorilemede ilgili kategorinin kriterleri açık bir şekilde tanımlanır ve kategorileme işlemi, bu kriterlere göre yapılır. Bu şekilde yapılan kategorileme, çalışma belleğinin standart işlevleri olan seçici dikkati ve geçici depolamayı gerektirir.

Açık Uzun-Süreli Bellek: Büyük miktardaki bilginin pasif bir şekilde uzun süreli olarak (saat-yıl) depolanmasıdır. Bilginin burada kodlanmasının medial temporal lob ile ilgili olduğu, bu sistemden bilginin geri getirilmesinin ise, frontal korteks alanları ile ilgili olduğu öne sürülmektedir. Açık uzun-süreli bellek örnek-temelli ve prototip-temelli kategorileme ile ilişkilendirilir.

Örtük Uzun-Süreli Bellek: Bu sistemin özelliği farkındalığın olmamasıdır. Bu sistem prefrontal korteks, posterior parietal korteks ya da medial temporal lob tarafından yönlendirilmez. Farkındalık olmadan işleyen bu sistem için pek çok yapının katkısının

olabileceği düşünülmektedir. Örtük uzun-süreli belleğin ilişkili olduğu kategorileme türleri teori-temelli kategorileme ve alışma öğrenmesidir (*habit learning*). Teori-temelli kategorilemede bir test maddesinin belirli bir kategoriye dahil olup olmadığı, bu test maddesinin özelliklerinin kategoriye açıklayan “teori” ile uyuşup uyuşmadığına bağlıdır. Alışma öğrenmesi ise, hava tahmini görevi ile açıklanmaktadır. Bu görevde her bir denemede 1-3 görsel örüntü sunulmaktadır. Katılımcıların, her bir setteki uyarıcıların GÜNEŞ ya da YAĞMUR kategorilerinden hangisine ait olduğuna karar vermeleri gerekmektedir. Ancak buradaki kategorileme olasılıksaldır. Çünkü her bir denemenin ardından bir geribildirim verildiği için öğrenen kişi kategorilerin kritik özelliklerine ilişkin hipotez test etmek durumundadır. Hipotez test etmeye dayanan bu kategorileme türü alışma öğrenmesi olarak adlandırılır.

Smith ve Grossman (2008), hem kural-temelli hem de benzerlik-temelli kategorilemenin aynı anda ve etkileşim içerisinde çalıştığını öne sürmektedir. Buna örnek olarak da Allen ve Brooks’un (1991) yaptığı deneyin sonuçlarını ele almışlardır. Bu deneyde katılımcılardan, kendilerine gösterilen yapay hayvanları YAPICILAR ve KAZICILAR olmak üzere iki kategoriye göre ayırmaları istenmiştir. Eğitim aşamasında bir grup deneğe uyarıcıları hangi kurallara göre kategorilendirecekleri söylenmiştir (örneğin, eğer bir hayvan şu özelliklerden en az ikisine sahipse –uzun bacaklar ve sivri bir vücut ve noktalarla kaplıysa bir YAPICI’dır; değilse KAZICI’dır). İkinci gruba da aynı uyarıcılar sunulmuş ancak herhangi bir kural söylenmemiş, kategoriye kendilerinin tahmin etmesi beklenmiştir. Böylece kural grubunda, çalışma belleği temelinde, benzerlik grubunda ise örtük uzun-süreli bellek temelinde kategorilemenin yapılması sağlanmıştır. Test aşamasında bazı özellikleri bakımından YAPICI, bazı özellikleri bakımından KAZICI grubuna giren yabancı uyarıcılar sunulmuştur. Kurala göre YAPICI grubuna dahil olan, görüntü bakımından da eski setteki YAPICI’ya benzeyen uyarıcılar “pozitif uyum”; kurala göre YAPICI olan ama görüntü bakımından KAZICI’ya benzeyen uyarıcıya da “negatif uyum” adı verilmiştir. Eğer kural grubundaki denekler, yabancı uyarıcıları gerçekten kurala göre kategorilendiriyorsa, hem pozitif uyum hem de negatif uyum uyarıcılarını, YAPICI olarak kategorilendirecektir. Eğer denekler örnek-temelli bir kategorileme yapıyorsa, o zaman pozitif uyum uyarıcılarını YAPICI olarak, negatif uyum uyarıcılarını KAZICI olarak

değerlendireceklerdir. Kural grubundaki denekler, negatif uyum uyarıcılarının % 55'ini YAPICI olarak değerlendirirken, benzerlik grubunda yer alan denekler, % 86'sını KAZICI olarak değerlendirmiştir. Smith ve Grossman'a göre, bu sonuçlar çalışma belleğine dayanan kural-temelli kategorilemeye ve açık uzun-sürelili belleğe dayanan örneğe benzerlik temelinde kategorilemeye işaret etmektedir.

Açık uzun süreli bellek içerisinde ele alınan kategorilemenin soyutlama-temelli ve örnek-temelli olmak üzere iki şekilde gerçekleşebileceği öne sürülmektedir. Soyutlama-temelli (*abstraction-based*) kategorileme, organizmanın kategori bilgisini yeni durumlara taşımasını sağlarken, örnek-temelli (*exemplar-based*) kategorileme, yaşantının detaylarıyla birlikte kodlanmasını sağlamaktadır (bkz. Cook ve Smith, 2006). Örnek-temelli akılda tutmada organizma, kategori örneklerini ayrı, bireysel bellek yaşantıları olarak yeni karşılaştığı uyarıcıları kategorilemekte kullanır. Soyutlamada ise, organizma örnekler ile varolan yaşantılardan yola çıkarak, bu örneklerin özelliklerine ilişkin bir soyutlama yapar ve bir prototip oluşturur. Karşılaştığı yeni uyarıcıları, bu prototipe göre değerlendirir. Soyutlama yaparak tanımada görsel sistemin, farklı girdi şekillerini, hiç benzer olmasalar bile, aynı çıktı temsiline göre kodlamayı öğrenmesi gerekir. Örnekleme temelinde tanımada ise, çok benzer olsalar bile farklı girdi şekillerinin farklı temsiller olarak işlenmesi gerekmektedir.

Prototip kodlama nöronal düzeyde çalışıldığında, bir kategorinin tüm örneklerine tepkide bulunan ancak başka kategorilerin örneklerine tepkide bulunmayan üniteler (nöronlar) olması beklenir. Örnek-temelli kodlamada ise, farklı ünitelerden (nöronlardan) oluşan bir popülasyon, bir kategoriye ait sınırlı sayıda örneğe tepkide bulunur. Böyle bir durumda her bir nöron, küçük bir örneklem setine tepkide bulunur ve bu örnekler nöronun seçici olduğu belirli özellikleri paylaşır (Vogels, 1999).

Marsolek (1999), soyutlama-temelli ve örnekleme-temelli kategorileme stratejisinin birbiriyle çeliştiğini; bu nedenle bu stratejilerin bütün bir sistemden ziyade farklı alt sistemler tarafından kullanıldığını öne sürmektedir. Bu teoriye göre, soyutlama kategori altsistemi sol hemisferde etkili bir şekilde işlenirken, örnekleme altsistemi, sağ hemisferde etkili bir şekilde işlenmektedir. Ayrıca Marsolek'in ortaya koyduğu önemli bir nokta da bu iki stratejinin görsel bölgeler ve daha üst düzey bölgelerde nasıl temsil

edildiğine ilişkindir. Marsolek'e göre, soyutlama kategori alt sistemi, bir görsel altsistemdir ve sadece görsel yapıya ilişkin bilgiyi işler. Ancak farklı girdi şekilleri, görsel alan-sonrası (*post-visual*) alt sistemlerde ortak olarak aynı anlamsal bilgiye ulaşıyorsa, görsel altsistemin bir parçası bu etkileşimli geribildirim duyarlı hale gelebilir. Bu geribildirim sonucunda görsel altsistem bu girdi şekillerini kategorilemeyi öğrenir ve aynı çıktıyı harekete geçirir.

İnsanlarda her iki stratejinin kategorileme sürecinin farklı aşamalarında çalıştığı öne sürülmektedir. Güvercinlerin de önce örnek-temelli akılda tutma stratejisini kullandığı; sonra bu örneklerden soyutlama yaptığı ifade edilmektedir. Örneğin Cook ve Smith (2006), insanların ve güvercinlerin kategorileme stratejilerinin karşılaştırıldığı çalışmalarında, farklı renkler içeren örüntülerin her iki tür tarafından benzer şekilde kategorilendirildiğini göstermiştir. Her iki tür de prototipleri ve tipik örüntüleri, istisna örüntülerden daha hızlı öğrenmiştir. Öncelikle tipik özellikler ve sonrasında bu tipik özellikleri taşımayan örnekler öğrenildiğine göre ilk aşamada soyutlama, sonrasında örnekleme-temelli akılda tutma stratejisi kullanılmaktadır. Bu nedenle, araştırmacılar, kategori öğrenmenin, soyutlama aşamasından, örnekleme-temelli akılda tutma aşamasına doğru ilerlediğini öne sürmektedirler.

Smith, Chapman ve Redford (2009) insanları ve maymunları bir kategori öğrenme görevinde test etmişlerdir. Cook ve Smith'in çalışması ile benzer bir şekilde bu iki tür de öğrenmenin erken aşamalarında tipik uyarıcıları, istisna uyarıcılardan daha iyi öğrenmişlerdir. Bu durum, kategorilerin genel yapısındaki ilk uzmanlaşma olarak değerlendirilmiştir. Görevde uzmanlaşma arttıkça, hem insanların hem de maymunların istisna uyarıcılara ilişkin kategorileme performansları yükselmiştir. Bu da, kategorilerin öğrenilmesinde ikincil olarak devreye giren örnek-temelli akılda tutma stratejisine işaret etmektedir. Söz konusu kategorileme süreçlerinin insanlarda, primatlarda ve kuşlarda benzer şekilde çalıştığı görülmektedir.

Güvercinlerde Uyarıcı Ayırt Etme ve Kategorileme Süreçleri

Uyarıcı ayırt etme ve kategorileme insanların yaşamında olduğu gibi diğer organizmaların yaşamında da kritik rol oynadığı için pek çok türde yaygın olarak gözlenmektedir (maymunlarda: Dasser, 1988; Freedman, Riesenhuber, Poggio ve Miller, 2003; şempanzelerde: Thompson, Oden ve Boysen, 1997; sıçanlarda: McDonald, Jones, Richards ve Hong (2006); sakalarda: Watanabe, Mayer ve Bischof, 2008; güvercinlerde: Ghosh, Lea ve Noury, 2004; Lazareva, Freiburger ve Wasserman, 2006).

Çok sayıdaki deneysel bulgu güvercinlerin de ağaçlar, su yüzeyi ve insan yüzleri (Herrnstein, Loveland ve Cable, 1976; Huber, Troje, Loidolt, Aust ve Grass, 2000) gibi doğal kavramları ve harfler, seçkisiz noktalardan oluşan örüntüler (Blough, 1982; 1985), çizgiler (Cerellaa, 1980) gibi yapay kavramları öğrenebildiklerini göstermiştir. Güvercinler daha önceden ayırt etme becerisine sahip olmadıkları bu uyarıcıları hem ayırt etmeyi hem de öğrenilen bilgiyi yeni uyarıcılara transfer etmeyi öğrenebilmektedirler.

Güvercinlerde diğer kuş türlerinden farklı olarak dişi ve erkek güvercinlerin görünüşleri arasında belirgin farklılıklar yoktur. Güvercinlerin de kendilerine yabancı olan güvercinlerin cinsiyetini görüntülerine bakarak belirleyemedikleri öne sürülmektedir. Ancak, Nakamura, Ito, Croft ve Westbrook (2006), güvercinlerin, eğitildiğinde diğer güvercinleri resimlerine bakarak cinsiyetlerine göre ayırt etmeyi öğrenebildiklerini ve bu ayırt etme becerisini yeni resimlere transfer edebildiklerini göstermişlerdir.

Güvercinlerin soyutlama becerisine ilişkin bir çalışmada ise Cook, Katz ve Cavato (1997), güvercinleri dört farklı ayırt etme görevinde eğitmişlerdir. Bu görevler uyarıcı resimlerin şekilleri, renkleri, büyüklüğü ve örüntüsü bakımından değişiklik göstermektedir. Güvercinler tüm ayırt etme görevlerini öğrenmişler; ayrıca bu ayırt etme bilgisini yeni örneklerle transfer edebilmişlerdir. Bu sonuçlar, primat türlerinde olduğu gibi güvercinlerin de görsel bilgiyi soyutlayabildiğini göstermiştir.

Bu uyarıcıların dışında güvercinlerin insan resimleri ile insan olmayan resimleri birbirinden ayırt edebildiklerine ve bu resimleri nasıl işlediklerine ilişkin pek çok çalışma bulunmaktadır. Güvercinlerde insan figürü ayırt etme ilk olarak Herrnstein, Loveland ve Cable'ın (1976) çalışmalarıyla test edilmiştir. Araştırmacılar (1976) güvercinleri sadece insan resmini gâlamaları üzerine eğitmişlerdir ve eğitim sürecinden sonra güvercinler ilk kez gördükleri insan resimlerini ayırt etmede oldukça başarılı tepkiler vermişlerdir.

Aust ve Huber (2001) bu ayırt etme görevini yaparken ya da uyarıcıları kategorilerken güvercinlerin nasıl bir strateji kullandıkları üzerinde durmuştur. Araştırmacılar maddeye-özgü (*item-specific*) ve kategorik (*categorical*) olmak üzere iki tip stratejinin kullanılabileceğini ifade etmiştir. Güvercinler maddeye özgü kategorilemede, eğitim aşamasında kullanılan uyarıcılara ilişkin özellikleri akılda tutup; bunları geçmişteki pekiştirilen ve pekiştirilmeyen örneklerin psikofizik özellikleri temelinde yeni uyarıcılara genelleyebilirler. Kategorik veya analitik kategorilemede ise, güvercinler kategoriye özgü özellikleri soyutlayıp, yeni uyarıcılara bu özellikler temelinde benzer tepkilerde bulunabilirler.

Aust ve Huber (2001) iki çalışma ile güvercinlerin hangi stratejiyi kullandığını test etmiştir. Araştırmacılar (2001) denekleri bir grup insan-insan olmayan renkli resmi ayırt etmek ve bu ayırt etme becerisini yeni uyarıcılara transfer etmek üzere eğitmişlerdir. Daha sonra resimler deneklere siyah-beyaz olarak ya da piksellerinde bozulma yaratılarak sunulmuş ve güvercinlerin performansı test edilmiştir. Denekler maddeye-özgü stratejiyi kullanıyorsa, renkleri veya pikselleri değiştirilmiş uyarıcılara tepkide bulunmamaları gerekir. Ancak analitik bir kategorileme stratejisi kullanıyorsa psikofizik özellikleri bakımından yeni olan ancak, diğer örneklerle ortak noktalar taşıyan yeni resimleri doğru bir şekilde ayırt edebileceklerdir. Deneyin sonuçları güvercinlerin uyarıcı ayırt etme sürecinde uyarıcı renginin önemli bir faktör olduğunu ve kategorilemede global özelliklerden ziyade önceden sunulan örneklerin yapısına ait küçük elemanların tanınmasının gerekli olduğunu göstermiştir. Diğer bir deneyde de kategorik bilginin kullanılıp kullanılmadığını test etmek için güvercinlerin negatif uyarıcı olarak tanıdığı fon resimleri, üzerine tanıdık olmayan insan resimleri

yapıştırılarak sunulmuştur. Denekler bu şekilde sunulan insan resimlerine yüksek bir tepkide bulunmuştur. Bu bulgu güvercinlerin insan resmine ilişkin bir soyutlama yaptığını ve bu özellikleri yeni uyarıcıları kategorilemekte kullandığını göstermiştir. Araştırmacılar, son deneyi de göz önünde bulundurarak, hem maddeye-özgü hem de kategorik bilginin paralel bir şekilde depolandığını ve kategorileme sürecinde bu ikisinin de gerekli olduğunu öne sürmüşlerdir.

Aust ve Huber (2002) bir sonraki çalışmalarında insan ve insan olmayan resimleri ayırt etme sürecinde hangi uyarıcı özelliklerinin kritik rol oynadığını anlamak için bu görevde eğitilmiş güvercinlere farklı uyarıcı özelliklerini içeren resimler sunmuşlardır. Hedefin boyutu ve yapısının önemli olduğu, insan silüetlerinin tepkiyi ortaya çıkarmak için yeterli olmadığı bulunmuştur. Buna ek olarak eller ve kollar gibi bazı elemanların insan kategorisi için iyi bir yordayıcı olduğu; buna karşın, ayaklar, bacaklar ve derinin renginin önemli olmadığı bulunmuştur.

Güvercinler insan figürünü ayırt edebilmektedir; ancak; söz konusu ayırt etme iki boyutlu bir figürün belirli fiziksel özellikleri karşılaması sonucunda mı ortaya çıkmaktadır yoksa güvercinler insan figürüne ilişkin bir temsil oluşturup, insan resimlerini bu temsile göre mi değerlendirmektedir? Aust ve Huber (2006) bu soruyu cevaplamak üzere güvercinlere bazı kısımları eksik olan insan resimleri göstermişlerdir. Denekler bu resimlerle eğitildikten sonra, eksik parçaları içeren resimlere, içermeyen resimlerden daha çok tepkide bulunmuşlardır. Bu bulgu resimlerin aslında temsili olarak tanındığını ve güvercinlerde temsili kavramanın olduğunu göstermiştir. Ancak temsilin oluşturulmasında uyarıcıya ait küçük elemanların önemli olduğu görülmüştür. Takip eden çalışmalarında Aust ve Huber (2009), insanlarla yaşantısı olan, eğitimden geçirilmiş güvercinleri, “kafası olmayan insan resimleri” ile eğitilmiş güvercinleri ve daha önce hiç insan kafası görmemiş güvercinleri test etmişlerdir. Test sürecinde güvercinlerin (1) eğitimde gördükleri vücut bölümleri ve eksik olan vücut bölümleri arasında; (2) önceden görülen bölümler ve rasgele deri görüntüleri arasında ve (3) önceden eksik olan bölümler ve deri görüntüleri arasında seçim yapmaları gerekmiştir. Bu testlerde kafası olmayan insanlarla eğitilmiş güvercinler ve hiç insan kafası görmemiş olan denekler, eksik vücut bölümlerine (örneğin kafa eksik) tepkide

bulunmada başarısız olmuşlardır. Bu çalışma güvercinlerde temsili kavramanın olduğu görüşünü desteklemiştir. Herrnstein (1979), güvercinlerin uyarıcıları bazen belirli özellikleri temelinde, bazen de daha soyutlama temelinde ayırt ettiklerini öne sürmüştür. Soyutlama düzeyinin mekanik örüntü tanıma sistemi ile simüle edilmesi zordur. Ingle'a (akt. Herrnstein, 1979) göre, bu daha alt düzey organizmalarda görsel ayırt etmenin özelleşmesiyle evrimsel süreçte daha geç ortaya çıkmış bir kapasite olabilir.

Yamazaki, Aust, Huber, ve Güntürkün (2007), Aust ve Huber'in (2002) yaptığı deneylere benzer bir dizi deney yapmış, ancak güvercinleri monoküler ve binoküler koşullarda test etmişlerdir. Kuşlarda sağ ve sol gözden gelen bilginin optik kiyazmada tamamen çaprazlanması bilgisinden yola çıkarak, güvercinlerin sağ ya da sol hemisferinin kategorileme sürecine nasıl bir katkı yaptığını incelemiştir. Yamazaki ve arkadaşları (2007) yaptıkları ilk deneyde sol göz / sağ hemisfer koşulunda deneklerin eğitildikleri insan ve insan olmayan resimleri daha iyi ayırt ettiğini gözlemişlerdir. Ancak yeni resimleri içeren transfer testinde iki koşul arasında anlamlı bir fark olmadığı bulunmuştur. Araştırmacılar yeni, eski figür ve arkaplan resimlerinin çeşitli kombinasyonlarını sunduklarında, deneklerin sol göz / sağ hemisfer koşulunda, sağ göz / sol hemisfer koşulundan daha çok zorlandıklarını bulmuşlardır. Genel olarak sol göz / sağ hemisferin tanıdıklık ve konfigürasyon ile ilgili kararlardan; sağ göz / sol hemisferin ise yerel ipuçları temelinde kategori-tanımlayıcı özellikleri işlemekten sorumlu olduğu öne sürülmüştür.

Güvercinler farklı türden çok sayıdaki uyarıcıyı ayırt etme kapasitesine sahiptir. Kirsch, Kabanova ve Güntürkün (2008), güvercinlerin uyarıcıları hangi özelliklerine bağlı olarak kategorilediğini inceledikleri çalışmalarında güvercinleri uyarıcıları renkleri temelinde ve şekilleri temelinde gruplamak üzere eğitmişlerdir. Çalışmada örneğe-eşleme (*matching to sample*) işlem yolu izlenmiş; güvercinin örnek ile şekil veya renk bakımından aynı kategoriye dahil olan uyarıcıya (S+) tepki vermesi; ancak ilgisiz olan uyarıcıya (S-) tepki vermemesi gerekmiştir. Çalışma bulguları güvercinlerin kategorileme sürecinde öncelikle rengi kullandıklarını; şekle göre kategorileme yapabilseler de bu bilgiye en son başvurduklarını göstermiştir. Ayrıca güvercinlerin tepkilerini şekillendirmekte S+'nın, S-den daha etkili olduğu bulunmuştur.

Kategorilme stratejisini etkileyebilecek bir başka faktör de uyarıcı setinin büyüklüğüdür. Kendrick ve Wright (1990), eğitim aşamasında kullanılan örneklerin sayısına bağlı olarak kavram öğrenme performansının arttığını gözlemişlerdir. Öğrenilen uyarıcı sayısı arttıkça öğrenilen kavramın soyutlama olasılığı da artmaktadır. Ayrıca, araştırmacılar, küçük uyarıcı seti kullanıldığında ezbere akılda tutma yoluyla öğrenmenin gerçekleştiğini öne sürmüşlerdir. Daha fazla uyarıcı olduğunda örnek-temelinde işleme devreye girerken, uyarıcı sayısı daha da fazla olduğunda prototip-temelinde işleme söz konusu olmaktadır. Uyarıcı sayısı çok arttığında uzun süreli bellek kapasitesi yeterli olmadığı için güvercinler uyarıcıların ortak özelliklerine ilişkin bir soyutlama yapmak zorunda kalabilirler. Bu bulgular, kuşlarda değişen koşullara bağlı olarak devreye giren birbirinden farklı iki kategorileme sisteminin varlığına işaret etmektedir.

Uyarıcı Ayırt Etme ve Kategorileme ile İlişkili Sinirsel Yapılar

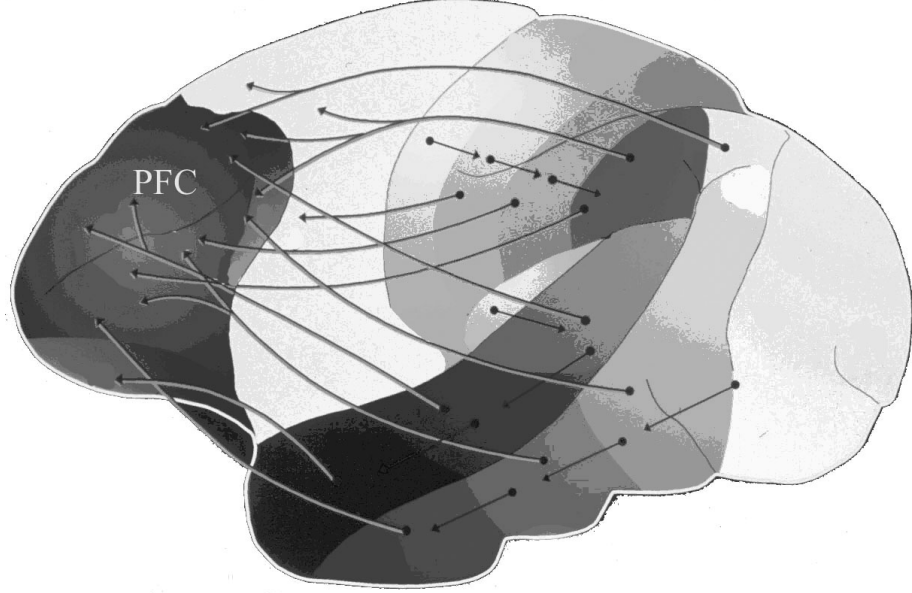
Gerek insanlarla gerek hayvanlarla yapılan kategorileme çalışmaları, basit uyarıcı ayırt etme ve kategorileme süreçlerinde farklı stratejilerin kullanıldığını göstermiştir. Bu durum, uyarıcı ayırt etme ve kategorileme süreçlerinde tek bir sinirsel birimden ziyade birden fazla sinirsel birimin etkileşimli olarak rol oynadığına işaret etmektedir. Bundan sonraki bölümde insanlarda ve primatlarda bu süreçlerde rol oynadığı düşünülen bazı sinirsel yapılara ilişkin literatüre yer verilmektedir.

Prefrontal Korteks (PFC)

Prefrontal korteks (PFC) tüm kortikal duyuşal sistemlerle ve premotor kortikal alanlarla karşılıklı bağlantılar içermektedir (Şekil 1). Bu denli geniş bir sinir ağı ile kuşatılmış olması nedeniyle PFC, pek çok duyuşal, motor ve yönetici işlevlerde rol oynamaktadır. Dolayısıyla, bu bölgenin aynı zamanda uyarıcıların kodlanması, kategori öğrenme veya bunun davranışsal sonuçlarında da rol oynayabileceği öngörülebilir.

Bir fMRI çalışmasında (Reber, Wong, Buxton, 2002) denekler noktalardan oluşan örüntüleri kategorileme görevini yaparken, oksipital kortekste azalan aktivite ve PFC’de artan bir aktivite olduğu bulunmuştur. Muhtemelen, ilk aşamada oksipital loblarda işlenen görsel bilgi, kategorileme sırasında PFC’ye transfer edildiği için artık oksipital

lobların işlem yapması gerekmemektedir. Bu durum kategorileme sürecinde PFC'nin önemli bir rol üstelendiğine işaret etmektedir.



Şekil 1. Prefrontal korteks (PFC) çok sayıda duyuşal ve motor bölgelerden girdi almaktadır.

Kategorileme sırasında PFC düzeyindeki nöronal tepkilerin incelenmesi amacıyla maymunlarla yapılan elektrofizyoloji çalışmaları da PFC'nin önemine işaret etmektedir. Örneğin Muhammad, Wallis ve Miller (2006), rhesus maymunlarında prefrontal korteksin kategorileme sürecinde soyutlama kuralları ve davranışsal tepkilere ilişkin nöronal sinyallerin en güçlü şekilde ve ortalama olarak en erken dönemde ortaya çıktığı bölgelerden birisi olduğunu göstermiştir.

Görsel şekillerin kategorilenmesinde PFC'nin nasıl bir rol oynadığını incelemek üzere yapılan bir çalışmada Freedman, Riesenhuber, Poggio ve Miller (2002), rhesus maymunlarının PFC bölgesinden kategorileme görevi sırasında elektrofizyolojik kayıt almıştır. Çalışmada maymunlara sunulan uyarıcıların kedi ve köpek kategorisine göre sınıflandırılmasını gerektiren bir görev öğretilmiştir. Araştırmacılar üç boyutlu *morph* programı kullanarak belirli derecelerde kedi ve belirli derecelerde köpek imgesine benzeyen uyarıcılar hazırlamışlardır. Maymunlar uzun bir eğitim sürecinin ardından kategori sınırlarını (*category boundry*) doğru bir şekilde ayırt edebilir hale gelmişlerdir

ve kategoriye gecikmeli-eşleme (*delayed-match to category*) görevinde test edilmişlerdir. Bu görevde maymunlara sunulan ilk kategori resmi ile sonradan sunulan morf uyarıcısı aynı kategoriye dahil ise, maymunun pedalı bırakması gerekmektedir. Bu koşulda maymun meyve suyu ile ödüllendirilmektedir. Eğer morf uyarıcısı farklı bir kategoriye dahil ise, maymunun tepkide bulunmaması ve ikinci uyarıcı sunulana kadar beklemesi gerekmektedir. Maymunların eğitim aşaması tamamlandıktan sonra lateral PFC'den ve inferotemporal korteks (ITC) ile bağlantılı olan PFC'den kayıt alınmıştır. Araştırmacılar, PFC'deki nöronların, uyarıcı kategorisini temsil eden bir aktivite örüntüsü gösterdiğini gözlemişlerdir. Örneğin denekler % 60 oranında kendi kategorisine dahil olan bir uyarıcıya ve % 60 köpek kategorisine dahil olan uyarıcıya farklı tepki örüntüleri göstermiştir. "Kategori-seçici" nöronlar, aynı kategorideki uyarıcı çiftleri için benzer ateşleme örüntüsü gösterirken, farklı kategorilere ait uyarıcı çiftlerine gösterilen ateşleme örüntüleri farklı olmuştur. Örneğin, ilk kategoride yüksek bir ateşleme örüntüsü gösteren bir nöron, ikinci uyarıcının farklı bir kategoriye dahil olması durumunda düşük bir ateşleme örüntüsü göstermiştir. PFC'deki bu nöronlar, görevdeki gecikme ve test aralığı boyunca güçlü kategori sinyalleri göstermiştir. Bu gecikme sırasında devam eden aktivitenin uyarıcının akılda tutulması ve çalışma belleği ile ilgili olduğu düşünülebilir. Ayrıca bu bölgedeki nöronların aktivitesinin, maymunların davranışları ile ilişkili bulunması kategorileme sürecinde ve kategorileme sürecine bağlı olarak motor tepkilerde PFC'nin önemli bir rol oynadığına işaret etmektedir.

Freedman ve arkadaşları (2002), buldukları etkinin öğrenmeden kaynaklanıp kaynaklanmadığını anlamak için maymunları aynı uyarıcılarla yeni üç kategoriye öğrenmeleri için eğitmişlerdir. Uzun bir eğitim döneminin ardından araştırmacılar yine önceden kayıt aldıkları PFC bölgelerinden kayıt almışlar ve yeni öğrenilen üç kategoriye özgü seçici nöronal tepkiler gözlemişlerdir. Ancak, ilginç bir şekilde buradaki nöronların artık eski iki kategoriye göre değil, yeni kategorilere göre kodlama yaptığı bulunmuştur. Sonuçlar, buradaki nöronların öğrenmeye bağlı bir plastisite gösterdiğine işaret etmiştir.

Freedman ve Miller (2008), yaptıkları çalışmaların sonucunda görsel uyarıcıların kategorilenmesine ilişkin iki öneri getirmiştir: (1) Şekil kategorileri önce görsel

kategorileme ile ilgili alanlar (ITC) tarafından kodlanır. Bu durumda, karşılıklı bağlantılarından dolayı, ITC'nin kategori seçici girdileri, PFC'de kategori bilgisine ulaştırılır. (2) PFC, ilk kategori işleme sürecinde daha aktif bir rol oynarken; ITC, üst-düzyer görsel şekil özelliklerini yansıtır; ancak, kategori üyeliğine ilişkin olarak daha soyut bir bilgi işleme görevinde yer almaz.

Kategorileme sürecinde üzerinde durulması gereken bir başka konu da kategori öğrenmenin ilk aşamalarında ve öğrenme gerçekleşikten sonra hangi bölgelerde aktivasyonun ortaya çıktığı sorusudur. Genellikle çalışmalar, kategori bilgisi kazanıldıktan sonra ortaya çıkan beyin aktivasyonu üzerinde durmuştur. DeGutis ve D'Esposito (2009) ise, ilk öğrenme aşamasından sonra kategorizasyonun iyi öğrenilmiş kategorizasyona dönüştürülmesi sırasındaki sinirsel değişiklikleri anlamak için insanlarla bir fMRI çalışması yapmıştır. Deneklerin eğitim aşamasındaki 100. denemesi ve 4250. denemesindeki performansları sırasında hangi beyin bölgelerinin aktif olduğunu incelemişlerdir. Kategori öğrenmenin ilk aşamalarında da, iyi öğrenmenin gerçekleştiği sonraki aşamalarda da ITC, medial temporal loblar (MTL), basal ganglia, premotor korteks (PMC) ve prefrontal korteks gibi alanlarda aktivite gözlenmiştir. Ancak, araştırmacılar, iyi öğrenilmiş görevde kategori kararı sırasında, ITC, MTL ve PMC arasındaki koordinasyonun arttığına dikkati çekmişlerdir.

PFC'nin kural öğrenmede ve davranışsal kategorilemede nasıl bir rol oynadığını inceleyen bir başka çalışmada Wallis, Anderson ve Miller (2001), maymunlara belirli bir kurala göre tepkide bulunmaları karşılığında ödül elde edebilecekleri bir görev öğretmişlerdir. Araştırmacılar, önce hangi kuralın geçerli olacağını belirlemeye yönelik olarak farklı modalitelere (görsel, işitsel, tad) ait bir ipucu vermiştir. Sonrasında ard arda iki resim sunmuşlardır. Sunulan ipucuna bağlı olarak farklı kurallar devreye girmiştir. Örneğin, deneklere önce yeşil bir ekran sunulduğunda (ipucu), ikinci uyarıcının ilk gösterilen uyarıcıdan farklı olması durumunda tepkide bulunmak ödüle ulaşmayı sağlamaktadır. Ancak, ikinci gösterilen uyarıcı ilk uyarıcı ile aynı ise, maymunun tepkide bulunmaması gerekmektedir. Diğer bir ipucu olarak meyve suyu tadı sunulduğunda ise, kural ilk ve ikinci uyarıcının aynı olması sonucunda tepkide bulunulmasıdır. Bu durumda iki uyarıcı farklı ise maymunun tepkide bulunmaması

gerekmektedir. Denekler bu görevde uzmanlaştıktan sonra PFC bölgesinden kayıt alınmıştır. Araştırmacılar kuralı belirleyen ipucunun verildiği dönemde tepkide bulunan nöronlar tespit etmişlerdir. Ayrıca, hem ipucundan sonra hem de ilk gösterilen uyarıcıdan sonra bu nöronların aktivitesinde artış olduğu gözlenmiştir. Genel olarak bulgular, PFC nöronlarının ipuçlarını davranışsal kategorilere göre gruplayabildiğini göstermiştir.

PFC'nin yukarıdan aşağıya (*top-down*) işleme süreçlerinde de önemli bir rolü olduğu bilinmektedir. Yukarıdan aşağıya kontrol sürecinde PFC'nin, diğer beyin bölgelerindeki bir dizi işlemi yönlendirdiği düşünülmektedir. Buna ilişkin teorilere göre, bilginin ilk olarak görsel sistem yoluyla aşağıdan yukarıya geçişinden sonra yukarıdan aşağıya kontrol süreçleri kritik bir rol oynamaktadır (Ganis, Schendan ve Kosslyn, 2007). Yukarıdan-aşağıya işleme süreçleri, nesnelere gölgede kalma, diğer nesnelere tarafından kapatılma, zayıf ışık koşulları gibi nedenlerden dolayı net bir şekilde algılanamadıkları durumlarda kategorileme sürecinde devreye girmektedir. Bu gibi durumlarda nesnelere ilişkin kategorileme süresi önemli ölçüde artmaktadır (Schendan ve Kutas, 2007; akt. Ganis, Schendan ve Kosslyn, 2007). Ganis, Schendan ve Kosslyn (2007), nesnelere belirsiz görünüşleri söz konusu olduğunda nasıl kategorilendiğini anlamak için fMRI ve davranışsal interferans metodunun kullanıldığı iki çalışma düzenlemişlerdir. Araştırmacılar, piksellerinde çıkarma yapılarak görüntüsü zayıflatılmış olan nesnelere ilişkin kategorilemenin yukarıdan-aşağıya işleme sürecinde yer alan fronto-parietal beyin ağları ile daha ilişkili bulunacağını öne sürmüşlerdir. Bu nedenle böyle durumlarda, PFC, inferior ve superior parietal alanlarda daha fazla aktivasyon olacağını ayrıca görsel bilgi üzerinde daha fazla işlem yapılacağı için oksipital, ventral temporal ve inferior posterior parietal kortekste de daha güçlü aktivasyon ortaya çıkacağını öne sürmüşlerdir. Buna karşın alternatif bir açıklama ise, belirsiz imgelerde daha az görsel özellik olduğu için bunların daha az üniteye aktivasyona yol açacağı yönündedir. Çalışmanın fMRI bulguları, fronto-parietal beyin bölgelerinin görüntüsü zayıflatılmış imgelerin kategorilemesinde, uzun-süreli belleğin geri getirilmesinde, çalışma belleği ve örtük dikkatin yukarıdan-aşağıya kontrolünde rol oynadığına işaret etmektedir. Ayrıca bulgular belirsiz imgelerin kategorilemesi

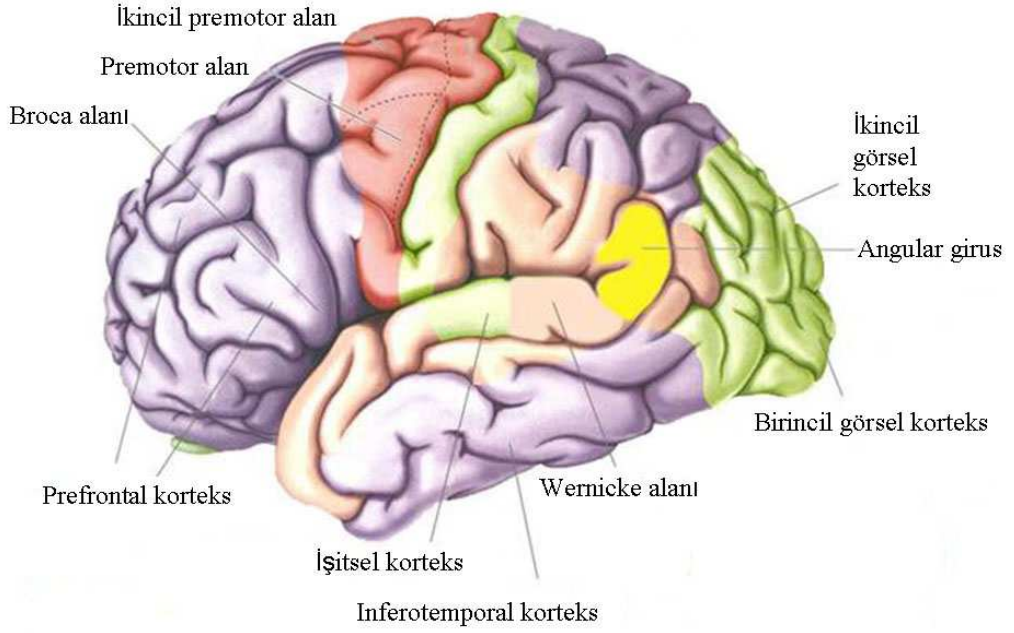
sürecinde aşağıdan yukarıya değil, yukarıdan aşağıya kontrolün etkili olduğunu göstermiştir.

Viggiano ve arkadaşları (2008) da, nesnelerin kategorilenmesinde görüntünün belirsiz olmasının etkilerini farklı bir yöntemle çalışmışlardır. Araştırmacılar (2008) bu süreçte PFC'nin bir altalanı olan dorsolateral prefrontal korteksin (DLPFC) rolünü transmagnetik uyarım yöntemini (rTMS) kullanarak incelemiştir. rTMS uyardığı bölgedeki nöral aktiviteyi geçici olarak durdurmakta ve uyarıldığı bölgenin işlevini test etmeye imkan sağlamaktadır. Araştırmacılar deneklere kısa süreli olarak farklı kategorilere ait (canlı ve canlı-olmayan) resimler sunmuşlardır. Bu resimlerin görüntüsü farklı derecelerde bulanık hale getirilmiştir. Deneklerden en kısa sürede resimlerin ne olduğunu tahmin etmeleri istenmiştir. Kontrol koşulunda ise uyarıcılar deneklere net bir şekilde sunulmuştur. Deney sırasında sağ ve sol DLPFC'ye transmagnetik uyarım yapılmıştır. Genel olarak rTMS'in tepki süresini arttırdığı; ve bu etkinin kategoriye özgü olduğu bulunmuştur. rTMS, "canlı" kategorisinde tepki süresinde artışa yol açarken, "canlı-olmayan" kategorisinde böyle bir artışa yol açmamıştır. Ayrıca rTMS hem sol hem de sağ DLPFC'ye uygulandığında canlı imgelere ilişkin tepkiler önemli bir biçimde azalmıştır. Fakat canlı kategorisindeki bu etkiye sol DLPFC'nin daha büyük katkıda bulunduğu gözlenmiştir. Ancak, imgelerin net olduğu kontrol koşulunda rTMS ile DLPFC uyarımı hiç bir etki yaratmamıştır. Bu durum, özellikle duyuşal bilginin zayıf olması durumunda nesne tanımadaki sinirsel ağda DLPFC'nin kritik rolüne işaret etmektedir. Görsel bilginin net ve zengin olduğu kontrol koşulunda muhtemelen görsel bilgi DLPFC'ye ulaşmadan önce ITC gibi görsel bilgi işleme merkezlerinde işlenmekte olduğu için DLPFC'nin geçici olarak bloke edilmesi performans üzerinde bozucu bir etkiye yol açmamıştır. Ayrıca Viggiano ve arkadaşları uyarıcıların belirsizliği durumunda tepkide bulunmanın insanlar için atasal dönemden kalma bir öneme sahip olduğunu ve DLPFC'nin bu konuda özelleşmiş olabileceğini öne sürmüşlerdir.

Sunulan literatür ışığında PFC'nin kategorilemenin çeşitli aşamalarında ve çeşitli türlerinde önemli bir rol oynadığı ve kategorileme ile ilişkili olan duyuşal ve motor bölgelerle etkileşim içinde olduğu görülmektedir.

Inferotemporal Korteks (ITC)

Kategori bilgisinin işlenmesi için aday olarak düşünülebilecek beyin bölgelerinden birisi temel görsel özellikleri işlemekten sorumlu olan inferotemporal kortekstir (ITC). Temporal lobun anterior ventral bölümünde yer alan inferotemporal korteks (Şekil 2), V4 ve posterior IT korteks gibi görsel form işleme ve şekil tanıma bölgelerinden girdiler almaktadır. ITC aynı zamanda medial temporal yapılarla, PFC ile ve parietal korteks ile bağlantılıdır (Freedman ve Miller, 2008). ITC nöronlarının çeşitli uyarıcıların görsel kategorilenmesinde rol oynadığına ilişkin çalışmalar (Freedman ve Miller, 2008; Sigala ve Logothetis, 2002; Vogels, 1999) mevcuttur.



Şekil 2. İnsan beyninde inferotemporal korteksin (ITC), prefrontal korteksin (PFC) ve çevrelerinde yer alan diğer merkezlerin gösterimi.

Örneğin, Vogels'in (1999) tek-hücre çalışmasında maymunlar ağaç ve ağaç olmayan resimleri ayırt etmek üzere eğitilmiştir. Eğitimden geçen denekler, kategorileme görevini yaparken ITC'den tek-hücre kaydı alınmıştır. Anterior temporal

korteksteki nöronların uyarıcılara seçici olarak tepki verdiği bulunmuştur. Bunlardan bazıları bir kategorinin tüm örneklerine tepkide bulunurken; bazıları sadece eğitildikleri kategorinin örneklerine ilişkin seçicilik göstermiştir. Dolayısıyla bu nöronlar tam olarak bir kategori prototipini yansıtmamaktadır. Fakat belirli bir nöron popülasyonunun eğitim alınan kategorinin tüm olası üyelerine tepkide bulunması, bu nöronların örnek-temelli kodu kullanarak kategorilemeye katkıda bulunduğuna işaret etmektedir. Vogels'e göre, anterior temporal korteks, posterior ITC'den girdi almaktadır ve bu yapı, görsel bilginin ve nesne ile ilişkili bilgilerin daha ileri düzeyde işlenmesiyle ilgilidir.

Logothesis ve Pauls (1995; akt. Vogels, 1999) ITC nöronlarının aynı uyarıcının farklı görünümüne farklı tepkilerde bulunduğunu, dolayısıyla bu nöronların tek bir objenin sınırlı sayıdaki görünümünü kodladığını öne sürmüştür. Vogels (1999), anterior temporal korteksteki nöronların kayıt sırasında kategorilene karmışık uyarıcılara seçici olarak tepkide bulunduğunu gözlemiştir. Bu nöronlardan bazıları kategoriye özgü bir şekilde tepkide bulunmuş ve talim edildikleri kategorinin örnekleri tarafından da aktive edilmiştir. Buna karşın, tek bir temporal nöronun aktivasyonu bir kategori prototipini temsil etmemektedir. Vogels böyle nöron popülasyonlarının örnek-temelli kodlama yaparak kategorilemeye katkıda bulunabileceğini öne sürmüştür.

Sigala ve Logothesis (2002) maymunların ve insanların aynı kategorileme stratejilerini kullandığını göstermiştir. Araştırmacılar (2002) makaklara çizgilerden oluşan yüz resimleri ve balık resimleri göstermişlerdir. Her bir şematik yüz, dört değişen özelliğe sahiptir: Gözün yüksekliği, gözlerin yakınlığı, burnun uzunluğu ve ağzın yüksekliği. Maymunların uyarıcıları kategorileyebilmeleri için gözün ve ağzın yüksekliğini dikkate alması gerekmektedir. Şematik balıklar ise yine dört özelliğe sahiptir: Sırt yüzgeci, kuyruk, karın yüzgeçleri ve ağız. Balıklarda ise kategorizasyon ancak sırt yüzgeci ve kuyruk temelinde yapılabilmektedir. Deney sürecinde deneklere tek bir uyarıcı sunulmuş ve uyarıcı birinci kategoriye dahil ise birinci manivelaya, diğer kategoriye dahilse ikinci manivelaya basmaları gerekmiştir. Maymunlar bu görevde % 98'lik bir başarı gösterdikten sonra anterior inferior temporal korteksten tek-hücre kaydı alınmıştır. Çalışma bulguları kategorileme yapmak için önemli olan uyarıcı özelliklerinin, ITC'deki nöronlar tarafından kodlandığını göstermiştir.

Muhammad, Wallis ve Miller (2006) ise, kategorileme sürecinde soyutlama kurallarına ilişkin hangi nöral yapının kodlama yaptığını incelemek üzere rhesus maymunlarını eğitmişlerdir. Söz konusu görevde iki soyutlama kuralı bulunmaktadır: Maymunlar birbirini izleyen iki resmin aynı ya da farklı olmasına bağlı olarak manivelayı tutmak ya da bırakmak zorundadır. Birbiriyle uyumlu resimlerin gelmesi durumunda maymun manivelayı bırakırsa ödül almaktadır. Uyumsuz gelmesi durumunda ise maymunun manivelayı tutması gerekmektedir. Dolayısıyla maymun, davranışını o anda hangi kuralın geçerli olduğuna bağlı olarak belirlemek durumundadır. Denekler bu görevde uzun bir süre eğitildikten sonra % 85’lik başarı göstermişlerdir. Deney sırasında prefrontal korteks, premotor korteks (PMC), inferior temporal korteks (ITC) ve dorsal striatumdaki (STR) nöronlardan kayıt alınmıştır. Buna göre, kurallar ve davranışsal tepkiler en güçlü şekilde ve ortalama olarak en erken dönemde PMC’de sonra PFC’de ve sonra STR’de ortaya çıkmıştır. ITC’deki nöronların çok azı kuralları ve davranışları temsil etmiştir. Buna karşın, algısal bilgi, daha güçlü bir şekilde ve ortalama olarak daha erken dönemde ITC’de ortaya çıkmıştır. Bunu PFC izlemiş; PMC’de ve STR’de algısal bilgiye ilişkin olarak olsa bile çok zayıf nöral aktivite olduğu gözlenmiştir. Bu durum kategorileme sürecinin ilk aşaması olan algılama sürecinde ITC’nin rol oynadığına; kategorilemenin görece olarak sonraki aşaması olan kategoriye ilişkin davranışın ortaya çıkarılması sürecinde PFC, PMC ve STR’nin rolüne işaret etmektedir.

Freedman, Riesenhuber, Poggio ve Miller (2003), kategorileme sürecinde PFC ve ITC’nin rolünü karşılaştırabilmek için bir araştırma desenlenmişlerdir. Maymunlar kategoriye gecikmeli-eşleme görevinde eğitildikten sonra PFC ve ITC’deki nöronlardan tek-hücre kaydı almıştır. Kategori görevi, maymunların kedi ve köpek kategorilerine göre uyarıcıları ayırt etmesini gerektirmiştir. Araştırmacılar (2003), *morph* programı kullanarak kedi ve köpek resimlerini birleştirmişler; belirli derecelerde kedi ve belirli derecelerde köpek olan çeşitli resimler üretmişlerdir. DMC görevinde, maymunların arka arkaya sunulan örnek ve test uyarıcısının aynı kategoriye ait olup olmadığını belirlemesi gerekmektedir. Eğer örnek ve test uyarıcısı aynı kategoriye ait ise, denek manivelaya basarak meyve suyunu içebilmektedir. Eğer örnek ve test uyarıcısı farklı kategorilere ait ise, maymun test uyarıcısı sırasında tepki vermeden beklemeli ve

ardından gelen test uyarıcısına (ikinci uyarıcı mutlaka örnek uyarıcı ile aynı kategoriden olmaktadır) manivelayı kullanarak tepkide bulunmalıdır. Maymunlar bu işlem yolu ile aylarca eğitildikten sonra kategori sınırlarını öğrenmişlerdir. Sonra ITC'deki ve PFC'deki nöronlardan kayıt alınmaya başlanmıştır. Araştırmacılar ITC'deki nöronların şekil ya da özellik işleme ve algısal öğrenmeye ilişkin tepki örüntüleri sergilediğini; PFC'de olduğu gibi kategoriye özgü bir seçicilik göstermediklerini bulmuşlardır. ITC nöronları tipik olarak tercih ettikleri uyarıcılara güçlü tepkide bulunmuş; aynı zamanda tercih edilen uyarıcıya daha az benzer olan uyarıcılara da zayıflayan tepkilerde bulunmuşlardır. Bu nöronların görsel benzerlik temelinde tepkide bulunduğu; ancak, kategori üyeliğine göre tepkide bulunmadığı rapor edilmiştir.

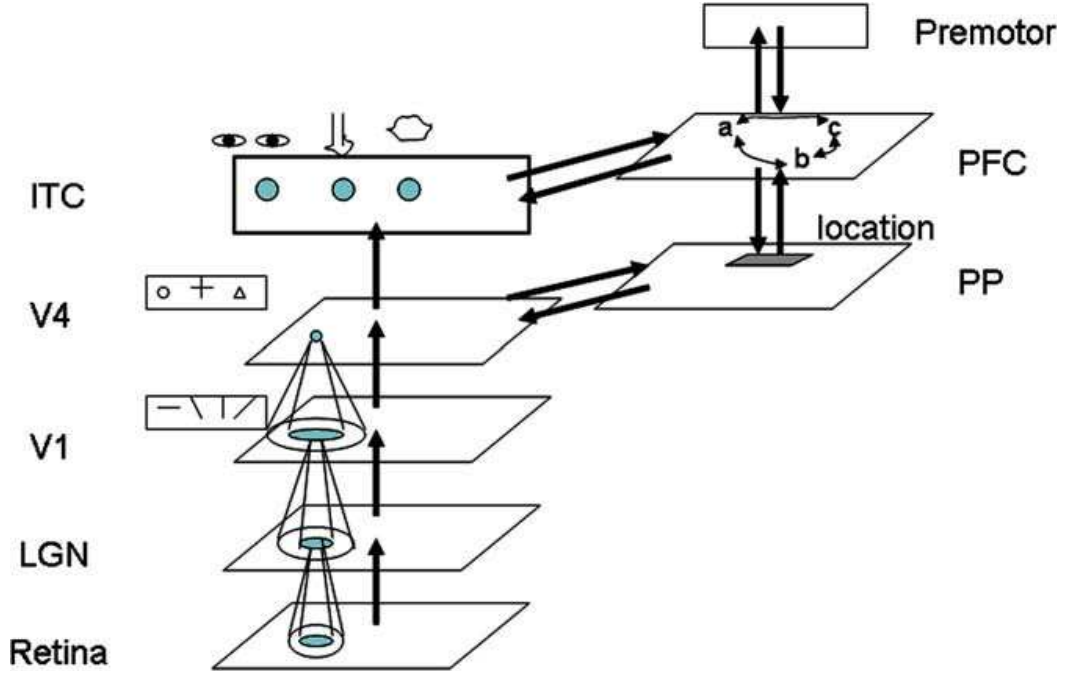
Benzer bir görevin kullanıldığı elektrofizyoloji çalışmasında (Akrami, Liu, Treves ve Jagadeesh, 2009), gecikmeli örneğe eşleme görevi sırasında maymunların inferotemporal korteksinden kayıt alınmıştır. Maymunlara ilk olarak örnek resim, örnek resimin ardından da başka iki resim sunulmuştur. Denekten örnek resme en benzer olan morf resmini gözün sakkadik (*saccades*) hareketleri yoluyla seçmesi beklenmiştir. Uyarıcı olarak hem öğrenilmiş hem de tamamen yeni olan örüntüler sunulmuştur. Nöral anlamda sadece öğrenilmiş uyarıcılar için kategori temsili ortaya çıkmış; yeni uyarıcılar için temsil oluşmamıştır. Dolayısıyla, bu kategori temsillerinin sadece bellek temsiline katkıda bulunan nöronlarda ortaya çıktığı öne sürülmüştür. Diğer bir ifadeyle ITC nöronları sadece daha önceden öğrenmiş oldukları uyarıcılara tepkide bulunmakta dolayısıyla, kategori bilgisini yeni uyarıcılara transfer edememektedirler.

Bu bulgulara ilişkin bir açıklama ITC'nin uyarıcıların fiziksel özelliklerine ilişkin kodlama yapması ve PFC'den gelen geribildirim sonucunda tekrar aynı uyarıcıyla karşılaşma durumunda tepkide bulunması olabilir. Bu görüşle tutarlı olarak bir grup çalışma (Freedman, Riesenhuber, Poggio ve Miller, 2003; Muhammad, Wallis ve Miller, 2006), ITC'nin son dönemde öğrenilen görsel uyarıcıları kodlamadığını, bunun için PFC'nin katkısının gerekli olduğunu öne sürmektedir. Bu çalışmalarda ITC'deki nöronların tepkiselliğinin öğrenme ve yaşantı sonucunda şekillendiğine ilişkin bir takım veriler elde edilmiştir. Örneğin Freedman, Riesenhuber, Poggio ve Miller (2006), daha önce yaptıkları çalışmada (Freedman, Riesenhuber, Poggio ve Miller, 2003)

kullandıkları denekler ve uyarıcılarla yeni bir çalışma tasarlamışlardır. Denekler önceki çalışmada kullanılan kedi ve köpek uyarıcıları ile uzun bir yaşantıya sahiptir. Araştırmacılar (2006), bu çalışmada aynı uyarıcıları, duruş açılarını değiştirerek deneklere sunmuşlardır. ITC'den yapılan kayıtlar, sunulan uyarıcının duruş açısı orijinal sunumdan uzaklaştıkça, nöronal seçiciliğin gücü ve keskinliğinde azalma olduğunu bulmuşlardır. Bu azalma, yönü değiştirilmiş uyarıcılara ilişkin davranışsal performanstaki bozulmayla da ilişkili bulunmuştur. Eğer ITC'deki nöronlar tam olarak kategori üyeliğine ilişkin kodlama yapıyor olsalardı, bu nöronların uyarıcının duruş açısı değişmesine rağmen -söz konusu olan aynı kategorik uyarıcı olduğu için- güçlü nöral tepki vermeye devam etmeleri beklenirdi. Ancak, bulgular figürün yönünün değişmesi ile birlikte nöral tepkilerin azaldığına işaret etmiştir. Bu durum, ITC nöronlarının kategoriden ziyade şekil özellikleri ile ilgili kodlama yaptığını göstermektedir. Buna ek olarak araştırmacılar, maymunların pasif bir şekilde deneyimledikleri, ancak eğitilmedikleri diğer uyarıcılara verdikleri ITC tepkilerini de incelemişlerdir. Araştırmacılar bu uyarıcıları maymunların aşına oldukları uyarıcılarla birlikte seçkisiz bir şekilde sunmuşlardır. ITC nöronları, tanıdık olan uyarıcılara daha keskin bir seçicilik göstermiştir. Bu bulgular, yaşantının, ITC'deki nöronların ortalama ateşleme oranından bağımsız olarak şekle ilişkin seçiciliğini arttırdığına işaret etmektedir.

Soga ve Kashimori (2009), kategorileme sürecinde ITC'nin diğer beyin bölgelerinden aldığı geribildirim sonucunda kategorilemeye katkıda bulunduğunu destekleyecek bir model geliştirmiştir. Araştırmacılar (2009), Sigala ve Logothetis'in (2002) maymunlarla yaptıkları çalışmalarında kullanılan yüz çizimlerinin kategorizasyonunu modellemişlerdir. Bu nöral ağ modelinde görsel girdinin retinaya girmesinden, ITC, PFC ve posterior parietal bölge (PP) gibi üst düzey beyin bölgelerinde analiz edilmesine kadar sürdüğü varsayılan kategorizasyon işlemine ilişkin olarak bir nöral ağ modeli oluşturulmuştur. Model sekiz nöral modülden oluşmaktadır: *retina*, *lateral geniculate nucleus (LGN)*, *primary visual cortex (V1)*, *extrastriate cortex (V4)*, *inferior temporal cortex (ITC)*, *posterior parietal cortex (PP)*, *prefrontal cortex (PFC)*, ve *premotor area* (Şekil 3). Modele göre, bu alanlar arasındaki sinaptik bağlantılar, görevin davranışsal sonuçlarına göre organize edilmektedir. Bu alanlar

arasındaki işlevsel bağlantı, öğrenme ve bu görev için kritik olan nesne özellikleri ile ilgili bağlantılar tarafından organize edilmektedir. Sonra PFC'den ITC'ye olan geribildirim sinyali, görev için kritik olan nesne özelliklerine tepki veren ITC nöronlarının duyarlılığını artırır. Yine PFC'den PP'ye gelen geribildirim sinyali, görevi yapmak için dikkatin yönlendirilmesinin gerekli olduğu nesnenin yerini belirler. Böylece, PFC, ITC ve PP arasındaki geribildirim etkileşimi ITC ve PP nöronlarının duyarlılığını artırarak, maymunun göreve-bağlı kategorizasyonu etkili bir şekilde yapmasını sağlar. Sunulan model Sigala ve Logothetis'in (2002) nöral verileri ile oldukça tutarlı bulunmuştur.



Şekil 3. Soga ve Kashimori'nin (2009) modelinin yapısı. Model, primat görsel korteksinin ventral görsel yolağına benzer şekilde yapılandırılmış sekiz modülden oluşmaktadır. Sekiz modül şu yapılardan oluşmaktadır: Retina, lateral geniculate nucleus (LGN), primary visual cortex (V1), extrastriate cortex (V4), inferior temporal cortex (ITC), posterior, parietal (PP), prefrontal cortex (PFC), ve premotor cortex. Retinadan, ITC'ye giden yolak, reseptif alanlardaki artışa paralel olarak uyarıcıların

daha karmaşık özelliklerini seçmektedir. Görsel çalışma belleğinin dinamik bileşenleri PFC ağındaki a-c ile betimlenmiştir.

Benzer şekilde Miyashita ve Hayashi de (2000, akt. Akrami ve ark., 2009), hem retinadan gelen aşağıdan-yukarıya (bottom-up) sinyallerin hem de PFC'den gelen yukarıdan aşağıya (top-down) sinyallerin ITC'deki bağlantısal kodların geri getirilmesini tetikleyebildiğini bunun da bilinçli geri çağırmanın sinirsel temelini oluşturduğunu öne sürmektedir.

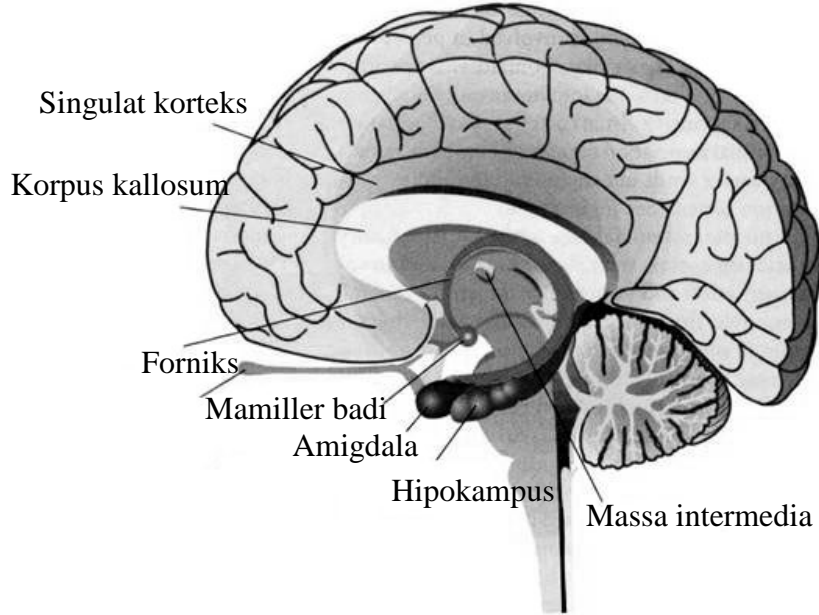
Özetlemek gerekirse ITC nöronları uyarıcıların görsel özelliklerini temsil etmekte; daha üst düzey beyin bölgelerine bu uyarıcı özelliklerine ilişkin bilgi göndermekte ve tekrar bu bölgelerden aldığı geribildirimlerle tepkilerini organize etmektedir.

Medial Temporal Loblar

Temporal lobun bir alt alanı olarak tanımlanan medial temporal lob (MTL) hipokampus, amigdala, perirhinal korteks, entorhinal korteks ve parahipokampal korteks gibi özelleşmiş altyapıları içermektedir. Ancak sunulan tez çalışmasının kapsamı bakımından sadece hipokampuse ilişkin literatüre yer verilmiştir.

Hipokampus

Medial temporal lobun önemli elemanlarından birisi olan hipokampusun (Şekil 4), en önemli işlevlerinden birisinin uzun süreli bellek olduğu düşünülmektedir. Uyarıcıların doğru bir şekilde kategorilenebilmesi için kategori bilgisinin bellekte tutulması ve yeni uyarıcıların varlığında bu bilginin bellekten geri getirilip, yeni uyarıcı bilgisi ile karşılaştırılması gerekmektedir. Bu nedenle hipokampusun kategorileme sürecinde rol alan yapılardan birisi olabileceği düşünülmüştür.



Şekil 4. Hipokampusun yerleşimi.

Hipokampus lezyonlu hastalarla yapılan çalışmalar hipokampusun bu süreçte nasıl bir rol oynadığına dair bilgi sağlamaktadır. Graham ve arkadaşları (2006) hipokampus lezyonu bulunan hastaların karmaşık yüz uyarıcılarına ilişkin olarak normal kategorileme yaptığını ve algısal öğrenmede bir bozulma yaşamadıklarını gözlemiştir.

Ancak, hastaların sanal-gerçek sahnelere ilişkin kategorileme ve algısal öğrenme performansının bozulduğu gözlenmiştir. Aynı zamanda uyarıcıların tanıdık olmasının hem kontrollerin hem de amnezik hastaların doğruluk performansı üzerinde olumlu bir etkisinin olduğu bulunmuştur. Ancak uyarıcıları değerlendirirken kontrollerin tepki süresi kısalırken, hastaların tepki süresi uzamıştır. Çalışmada hipokampus lezyonlu hastaların sadece uzamsal bilgilere ilişkin performansında bozulma gözlendiği için hipokampusun uzamsal işleme ve uzamsal bellek üzerinde etkili olduğu öne sürülebilir.

Öte yandan hipokampusun uzamsal bellek dışındaki bellek süreçlerinde de rol aldığına ilişkin veriler elde edilmiştir. Örneğin, Quiroga, Kreiman, Koch ve Fried (2005), derin elektrotlar yerleştirilmiş sekiz epilepsi hastasıyla yaptıkları deneyde laptop ekranından çeşitli uyarıcılar sunmuşlar ve bu sırada hipokampus, amigdala, entorinal korteks ve parahipokampal girusdaki nöronlardan kayıt almışlardır. Çalışmada nöronların (ünitelerin) ateşleme örüntüsünde şaşırtıcı şekilde bir stabilite gözlenmiştir. Örneğin bir ünite sadece Bill Clinton'ın farklı imgelerine tepki vermiş; başka bir hastadaki bir ünite sadece Beatles'ın imgelerine tepki vermiş, diğerleri ise Michael Jordan'ın resimlerine tepki vermiştir. Bu bulgulardan hareketle, Quiroga ve arkadaşları (2005) MTL nöronlarının yüksek dereceli bilginin soyut temsilini kodlayabildiğini öne sürmüşlerdir. Araştırmacılar sol posterior hipokampustan alınan tek-hücre kaydını incelediklerinde bu ünitenin seçici olarak Jenifer Aniston'un resimlerine tepkide bulunduğunu, diğer ünlü (çok zayıf tepki) ve ünlü olmayan insan resimlerine, hayvan ve nesne resimlerine tepkide bulunmadığını gözlemişlerdir. Bir başka hastanın sağ anterior hipokampusunda benzer şekilde özel olarak Halle Berry'nin farklı resimlerine tepki veren bir ünite bulmuşlardır. Ayrıca bu ünite "HALLE BERRY" şeklinde sunulan harflere de benzer şekilde tepkide bulunmuştur. Buna paralel olarak "Sydney Opera" ve "Baha'i Tapınağı" gibi yerlerin farklı resimlerine ve harflerine de tepkide bulunan üniteler tespit edilmiştir. Bu tepkisel ünitelerin, bölgelerde kayıt alınan tüm ünitelere oranına bakıldığında hipokampusta % 45, parahipokampal girusta % 55, amigdalada % 27 ve entorinal kortekste % 23 oranında tepkisel ünite bulunduğu gözlenmiştir. Ancak harf dizileri ile ortak olarak resimlere tepkide bulunan ünitelerin çoğunluğu hipokampustan elde edilmiştir. Medial temporal lobta böyle yüksek dereceli görsel tepkilerin varlığı, uzun-sürelili bellek ile ilişkili görünmektedir. Araştırmacılar,

MTL'deki nöronların soyut temsiller arasındaki bağlantıların öğrenilmesinde temel bir rol oynayabileceğine dikkati çekmişlerdir.

Epileptik hastalarla uyarılmış potansiyellerin kaydedildiği bir çalışmada (Seeck ve ark., 1995), hipokampusun çalışma belleği ve obje sınıflandırması ile ilişkili olduğu bulunmuştur. Ayrıca benzerliğin algılanmasının ve objelerin sınıflandırılmasının midtemporal ve inferotemporal korteks ile, görsel objelerin çalışma belleğinde tutulmasının ise lateral frontal korteks ile ilişkili olduğu bulunmuştur.

Hipokampus hasarının madde tanıma belleğinde (*item recognition memory*) bozulmalara yol açtığı öne sürülmektedir (bkz. Burgess, Maguire ve O'Keefe, 2002). Öte yandan, tanıma belleğinin hipokampusun temel bir işlevi olmadığını savunan bir başka görüş daha mevcuttur. Örneğin, Burgess, Maguire ve O'Keefe'ye (2002) göre, hipokampusun hem uzamsal hem de epizodik bellek ile ilgili görevlerdeki rolü, bu görevlerin özgün tipteki ilişkileri ve bağlantıları içermesi ile ilişkilidir. Benzer şekilde Cohen, Poldrack ve Eichenbaum (1997) hipokampusun ilişkisel bilgileri depoladığını öne sürmektedir.

Hipokampusun bir başka işlevinin de yabancıyı tespit etmek olduğu öne sürülmektedir. Bir nesnenin belirli bir kategoriye dahil olup olmadığını anlamak için öncelikle o nesnenin tanıdık olan kategoriye dahil olup olmadığını tespit edilmesi gereklidir. Genel olarak eski / yeni uyarıcı tanıma işleminin hipokampusun ve onu saran parahipokampal girusun (PHG) da dahil olduğu medial temporal lobların (MTL) entegrasyonuna bağlı olduğu kabul edilmektedir (Daselaar, Fleck, ve Cabeza, 2006). Bazı çalışmalar (Fell ve ark., 2004; Trautner ve ark., 2004) insanlarda yabancıyı tespit etmede hipokampusun rol oynadığına işaret etmektedir. Daselaar, Fleck ve Cabeza (2006) iki anterior MTL bölgesinin -hipokampusun anterior yarısının ve *rhinal* korteksin- yabancı ile ilişkili aktivite gösterdiğini bulmuştur. Ayrıca çalışmada posterior hipokampal bölgenin hatırlama ile, posterior PHG bölgesinin ise, tanıdıklık ile ilişkili olduğu ortaya konmuştur. Bunların dışında, ventrolateral PFC bölgesinin hatırlama ile sağ dorsolateral PFC'nin ise yabancı ile ilgili aktivite gösterdiği bulunmuştur. Çalışmalarda ortaya konan hipokampusun yabancıyı tespit etme işlevi kategorileme sürecinde etkili oluyor olabilir.

Destekleyen bir başka çalışmada (Öngür ve ark. 2005) sağ hipokampusun, daha önceden öğrenilmiş uyarıcı çiftlerinin ayırt edilmesi sırasında, yabancı uyarıcı çiftlerinin ayırt edilmesine göre, daha aktif olduğunu bulmuşlardır. Araştırmacılar bunun dışında, medial prefrontal korteks, anterior ve posterior singulat korteksler ve medial talamus gibi çeşitli beyin bölgelerinde de aktivite gözlemişlerdir. Bu bulgular, hipokampusun uyarıcıları teker teker kodlamadığına, ancak uyarıcılar arasındaki bağlantıları kodladığına işaret etmektedir.

Kategorileme süreçlerine ilişkin bir fMRI çalışmasında (Yago ve Ishai, 2006) deneklere bir grup uyarıcı (portreler, manzaralar ve soyut kompozisyonlar) sunulmuştur ve deneklerden ressamın karakteristik stilini yansıtan prototipleri öğrenmeleri ve akılda tutmaları istenmiştir. Tekrar test oturumunda deneklere, tanıdıkları prototipler ve yeni örnekler sunulmuş ve bu resimleri daha önce görüp görmedikleri sorulmuştur. Hipokampus, tanıdık olan uyarıcılardan ziyade yabancı uyarıcılar tarafından aktive edilmiştir. Ancak tanıdık prototiplere ilişkin olarak görsel kortekste aktivite ortaya çıktığı bulunmuştur. Yeni örnekler, parietal bölgelerde, tanıdık uyarıcılar ise, kaudatta, insulada ve singulat kortekste, yeni uyarıcılara göre daha güçlü aktivasyonlara yol açmıştır. Bunların dışında, yeni uyarıcılar prekunes (*precuneus*), superior temporal ve superior frontal girusta aktivite yaratmıştır.

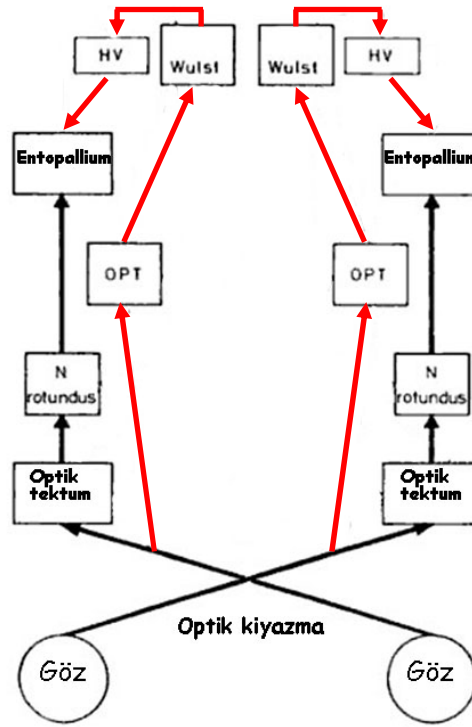
Bazı çalışmalar ise hipokampus lezyonlarının madde tanıma belleğini tamamen bozmadığını göstermiştir. Pascalis, Hunkin, Holdstock, Isaac ve Mayes (2004) hipokampus lezyonunun hatırlamayı (*recollection*) ve geriçağırma (*recall*) bozduğunu, buna karşın, madde tanıma belleğini bozmadığını rapor etmişlerdir. Benzer bir çalışmada Mayes ve arkadaşları (2004), seçici hipokampus hasarı olan bir hastanın iyi bir madde tanıma belleği gösterdiğini ancak farklı türdeki bilgiler arasındaki bağlantıların hatırlanmasında ve geri çağırılmasında bozulma gösterdiğini belirtmiştir. Hastalarda seçici olarak hipokampus lezyonu olduğu için sağlam durumda olan neokorteks ve entorhinal korteks gibi diğer MTL yapıları madde tanıma performansının korunmasında etkili olmuş olabilir.

Güvercinlerde Uyarıcı Ayırt Etme ve Kategorilemeye İlişkin Sinirsel Yapılar

Güvercinlerde Görsel Sistem ve Entopallium

Kuşlarda görsel sistem oldukça gelişmiştir. Güvercinlerin retinası üst düzey görme için iki alana bölünmüştür. Bunlardan birisi yandaki monoküler görsel alanlara bakan merkezi foveadır. Diğeri ise dorsotemporal retinada yer alan hayvanların inferior frontal görsel alanı gördüğü “kırmızı alan” olarak adlandırılan bölümdür. Kuşların görsel sisteminde bu iki merkezden kaynaklanan tektofugal (*tectofugal*) ve talamofugal (*thalamofugal*) olmak üzere iki ana projeksiyon izlenebilir (Şekil 5). Talamafugal yol, gözden çıkıp, başlıca *opticus principalis thalami* (OPT) kompleksi olmak üzere çeşitli anatomik çekirdeklere ve sonra da görsel *wulsta* giden yoldur (Karten ve Shimizu, 1989). Lateral gözlere sahip olan kuşlarda tektofugal sistem, talamofugal sistemden daha ön plana çıkar (Shimizu ve Karten, 1990; akt. Bischof ve Watanabe, 1997). Talamofugal yol, frontaldan ziyade yanal görsel alanları işler. Bu nedenle talamofugal lezyonlar frontal alandan sunulan uyarıcıları işlemekte çok küçük bozulmalara yol açarken; yanal olarak sunulan uyarıcıların işlenmesinde büyük bozulmalara yol açmaktadır (Güntürkün ve Hahmann, 1999). Talamofugal sistem avlanarak beslenen kuşlar için daha önemli bir işleve sahiptir. Çünkü lateral görmede özelleştiği bilinen bu sistem kartal ve şahin gibi kuşların avlarına uzaktan odaklanabilmesini sağlar ve bu tür kuşlar avına yaklaştığında frontal görme sistemini devreye sokarlar. Ancak güvercin gibi yem yiyerek beslenen kuşlarda talamofugal sistem avcı kuşlarda olduğu kadar kritik görünmemektedir.

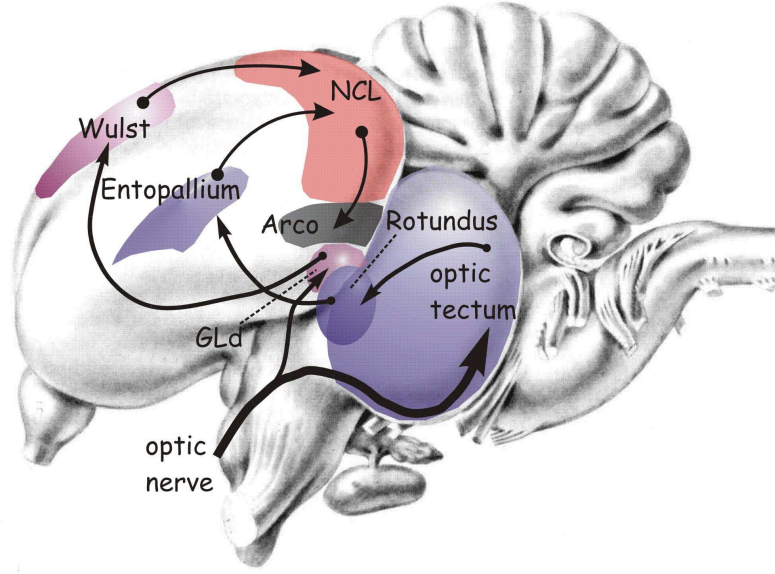
Memelilerdeki *extrastriate cortex*'e karşılık geldiği düşünülen tektofugal yol frontal görmeden sorumludur. Buradaki ilk istasyon optik tektumdur (*optic tectum*). Optik sinirler optik kiyazmaya ulaşmadan önce tamamen çaprazlanır. Retinadan tektuma uzanan projeksiyon topografik bir organizasyona sahiptir. Örneğin, görsel alanın alt ve üst bölümleri tektumun dorsal ve ventral bölgelerinde temsil edilirken; görsel alanın frontal ve ventral alanları tektumun anterior ve posterior bölgelerinde temsil edilir.



Şekil 5. Kuşlarda talamofugal ve tektofugal projeksiyonlar. Siyah çizgiler tektofugal, kırmızı çizgiler talamofugal projeksiyonları göstermektedir. OPT, *nucleus opticus principalis thalami*, HV, *hyperstriatum ventrale*.

Görsel bilgi tektal ağda işlendikten sonra, tektumun derin katmanlarından ayrılarak, başlıca *stratum griseum centrale* (SGC) olmak üzere diensefalunun büyük çekirdeği olan *nucleus roduntusa* iletilir. Roduntus 4-5 farklı çekirdekten oluşur ve bu çekirdekler entopalliuma projeksiyon yaparlar. Entopallium ise, tektofugal yolağın, telensefalik istasyonudur (Bischof ve Watanabe, 1997).

Sunulan tez çalışması kapsamında ele alınan entopallium, entopallial çekirdek (*core*) ve entopallial kuşak (*belt*) olmak üzere iki yapı olarak incelenir. Entopallial çekirdekten gelen bilgi, önce entopallial kuşağa sonra da *nidopallium laterale*ye gönderilir. Ayrıca kuşlardaki diğer görsel yolak olan talamofugal yolağın telensefalik son durağından doğrudan tektuma ve dolaylı olarak da entopalliuma bilgi gönderilir (Bischof ve Watanabe, 1997). Tez çalışması kapsamında entopalliumun NCL ile olan bağlantıları ele alınmıştır. Şekil 6 entopallium ve NCL arasındaki bağlantıları göstermektedir.



Şekil 6. Güvercinlerde görsel yollar ve NCL arasındaki bağlantıların gösterimi. Optik sinirden çıkan görsel bilgi tektofugal ve talamofugal yol olmak üzere ikiye ayrılır. Tektofugal yolda bilgi önce optik tektuma sonra roduntusa ve sonra entopalliuma gider. Entopallium'dan da NCL'e gönderilir. Talamofugal yolda ise, optik sinirden gelen bilgi önce GLd'ye (*nucleus geniculatus lateralis pars dorsalis principalis*) sonra da görsel Wulst'a buradan da yine NCL'e gönderilir. NCL ise motor bölge olan *arcopalliuma* projeksiyon yapar.

Güvercinlerin tektofugal sisteminde sol hemisferin baskın olduğu bir asimetri gözlenmektedir. Manns ve Güntürkün'e (2009) göre güvercin yavrularının yumurtadan çıkmadan önce kritik bir zaman dilimi içerisinde asimetric görsel uyarımı tektofugal yolaktaki yapısal asimetrielerin ortaya çıkmasını sağlar. Bu görsel asimetri bir defa kurulduktan sonra güvercinlerin karmaşık öğrenme ve ayırt etme görevlerinde sol hemisferik başatlık ortaya çıkmasına neden olur. Yukarı çıkan tektofugal yolak, hücre boyutu bakımından ve sol hemisfere daha fazla bilateral görsel bilgi taşıması bakımından bir asimetri gösterir. Manns ve Güntürkün, tektofugal görsel sistemde sol hemisfer aktif olduğu zaman, sağ hemisfere doğru daha güçlü bir inhibisyonun olduğunu öne sürmektedir.

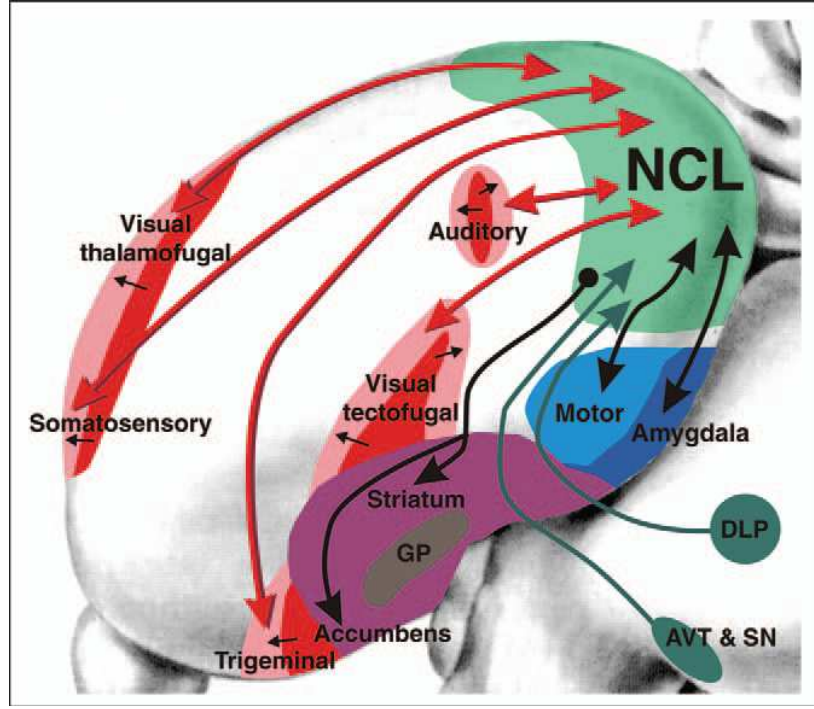
Tektofugal sistemin önemli bir yapısı olan entopallium görsel örüntü ayırt etmede, renk ayırt etmede ve yoğunluğun (*intensity*) ayırt edilmesinde (Bessette ve Hodos,

1989; Watanabe, Maier, ve Bischof, 2008) rol oynamaktadır. Ayrıca elektrofizyoloji çalışmaları (Xiao ve Frost, 2009; Xiao, Li, ve Wang, 2006) entopalliumdaki bazı nöronların yaklaşmakta olan nesnelere ilişkin bilgiyi entegre ettiğini göstermektedir. Entopalliumun doğal olmayan uyarıcıların ayırt edilmesinde ve keyfi bir şekilde sınıflanan doğal uyarıcıların ayırt edilmesinde de etkili olduğu bulunmuştur (Watanabe, 1996; Watanabe, 2005a). Buna karşın, basit ayırt etme görevlerinde entopalliumun varlığı gerekli görünmemektedir. Örneğin, Watanabe (2005a) entopallium lezyonlarının doğal kavramların ayırt edilmesinde ya da basit iki nesne ayırt etme görevlerinde bozulmalara yol açmadığını göstermiştir. Muhtemelen, bu gibi temel ayırt etme görevlerinde, tektofugal sistem değil, talamofugal sistem rol oynamaktadır.

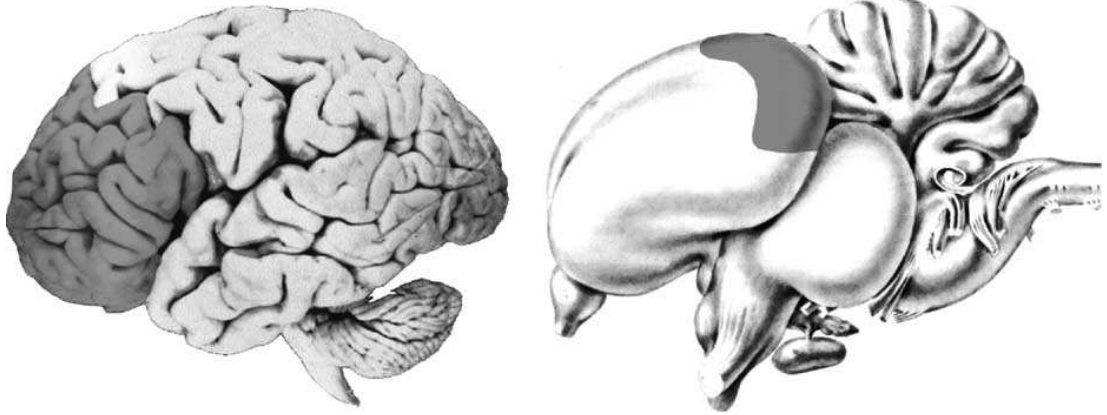
Nidopallium Caudolaterale (NCL)

Güvercinlerde *nidopallium caudolaterale*'nin (NCL) memelilerdeki PFC'nin, işlevsel karşılığı olduğu düşünülmektedir. Kröner ve Güntürkün (1999), PFC'de olduğu gibi NCL'in de tüm modalitelere ilişkin ikincil duyuşsal alanlar ile bağlantılı olduğunu göstermiştir. Ayrıca Kröner ve Güntürkün NCL'in Wulst'un derin katmanlarından, frontolateral neostriatumdan ve talamik çekirdeklerden afferent bağlantılar aldığını buna ek olarak, NCL'in de kuşlardaki basal ganglia'ya *archistriatum*'a ve kuşlardaki amigdalyaya (ventral and posterior *archistriatum*) projeksiyonlar gönderdiğini göstermiştir (Şekil 7). Bu bağlantılar, NCL'in duyuşsal, limbik ve motor sistem ile ilişkili olduğunu; bu sistemlerin entegrasyonunda rol oynayabileceğini göstermektedir.

NCL'e hem tektofugal hem de talamofugal sistem projeksiyon yapmaktadır. Çalışma kapsamında NCL'in tektofugal sistem ile bağlantıları önem kazanmaktadır. Kröner ve Güntürkün NCL'den entopalliuma projeksiyonların olduğunu göstermiş ve NCL'in bu yönüyle tektofugal sistemin üçüncü telensefalik bileşeni olduğunu rapor etmiştir. Talamo ve tektofugal görsel yolların lateral ve frontal görmeyi farklı şekillerde temsil ettikleri için NCL'de de bunu tamamlayıcı bir temsiline olduğunu düşünülmektedir.



Şekil 7. NCL'in çeşitli bağlantılarını gösteren basitleştirilmiş şema diyagramı. Birincil duyuşsal alanlarla olan karşılıklı bağlantılar kırmızı ile ikincil duyuşsal alanlar pembe ile gösterilmiştir. Talamofugal ve tektofugal sistemler memelilerdeki *geniculocortical* ve *colliculo-pulvino-extrastriate* görsel sistemlere karşılık gelmektedir. Motor olarak adlandırılan bölüm *archopallium*'dur. Talamik afferentler *nucleus dorsolateralis posterior thalami*'den (DLP) çıkmaktadır. Dopaminerjik afferentler de kaynağını *area ventralis tegmentalis*'den (AVT) ve *substantia nigra*'dan (SN) almaktadır. GP, *globus pallidus*. Şekil Güntürkün'den (2005b) alınmıştır.



Şekil 8. Solda insan beyninde PFC gri renkle gösterilmiştir. Sağdaki resimde ise güvercin beyninde NCL gri renk ile gösterilmiştir. Beyinler ölçeğe göre çizilmemiştir. Şekil Güntürkün'den (2005a) alınmıştır.

Güvercinlerde NCL, ilk defa dopaminerjik sistem ile ilişkisi bakımından memelilerdeki PFC ile karşılaştırılmıştır (Divac ve Mogensen, 1985). Her iki yapı da ortabeyinden çok sayıda dopaminerjik girdi almaktadır (Durstewitz, Kröner ve Güntürkün, 1999; Waldmann ve Güntürkün, 1993). Kuşlarda ve memelilerde dopaminin salınımının ve D1 reseptörlerinin aktivasyonunun gecikme hücrelerinin (*delay cell*) uzayan aktivitesinde ve hayvanların çalışma belleği görevlerindeki performanslarında rol oynadığı düşünülmektedir (Güntürkün, 2005b).

Sonradan yapılan çok sayıdaki çalışma, NCL'in PFC ile ortak olarak, çalışma belleği (Diekamp, Gagliardo ve Güntürkün, 2002; Karakuyu, Herold, Güntürkün ve Diekamp, 2007; Lissek ve Güntürkün, 2004), karar verme (Kalenscher, Diekamp ve Güntürkün, 2003; Kalenscher ve ark., 2005), yönetici işlevler (Milmine, Rose, ve Colombo, 2008; Rose ve Colombo, 2005), kategorik kodlama (Kalt, Diekamp ve Güntürkün, 1999; Kirsch ve ark., 2009) ve tersini öğrenme (Hartmann ve Güntürkün, 1998; Lissek, Diekamp ve Güntürkün, 2002) gibi pek çok bilişsel işleve sahip olduğunu göstermiştir.

PFC ile paralellik gösteren bir başka bulgu ise NCL'in güvercinlerin seçme davranışını etkilemesidir. Kalenscher, Diekamp ve Güntürkün (2003), NCL'e TTX enjekte ederek bu bölgeyi geçici olarak inaktif hale getirdikten sonra güvercinlerin normal seçme davranışlarının nasıl etkilendiğini incelemişlerdir. NCL'in

inaktivasyonundan sonra, tepki seçme sürecinde güvercinlerin zamana ve bağlama bağlı ödül beklentisini entegre etme becerisinde bozulma olduğu gözlenmiştir.

Güvercinlerde NCL lezyonlarının bilişsel esnekliği de etkilediği bilinmektedir. Güvercinler bir uyarıcının ödülü sinyallediğini öğrendikten sonra, başka bir uyarıcı ödülü sinyaller ve ilk öğrenilen uyarıcı sinayellemez ise tepkilerini yeni duruma göre şekillendirmek zorundadır. Normal koşullar altında güvercinler bu bilişsel esnekliği gösterebilirken, NCL lezyonundan sonra böyle bir esneklik gösterememektedirler. Örneğin, NCL’de bulunan NMDA reseptörlerinin blokladığı bir çalışmada (Lissek, Diekamp ve Güntürkün, 2002) güvercinlerin ilk aşamadaki renk ayırt etme öğrenmesinde bozulma gözlenmezken, tersini öğrenmeye ilişkin performanslarında bozulma olduğu gözlenmiştir. Dolayısıyla NMDA reseptörlerinin bloklanmasının deneklerin yeni uyarıcı ilişkilerini öğrenmelerini engellediği; dolayısıyla bilişsel esnekliği olumsuz yönde etkilediği bulunmuştur.

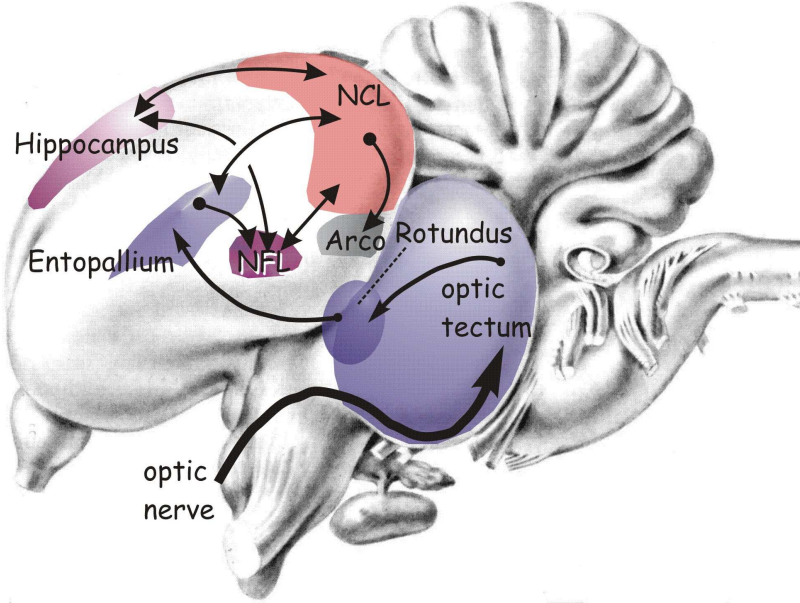
Diekamp, Gagliardo ve Güntürkün (2002) güvercin NCL’inde çift taraflı dorsal ve ventral lezyonlar yaratarak güvercinlerin nesnelere ilişkili uzamsal olmayan çalışma belleği performansını test etmişlerdir. Bunun için kullandıkları gecikmeli örneğe-eşleme görevinde deneklerin örnek uyarıcının rengini gecikme dönemi boyunca akılda tutmaları gerekmiştir. Hem ventral hem de dorsal NCL lezyonu sonucunda gecikmeli örneğe eşleme görevindeki performansın düştüğü gözlenmiştir.

NCL’in kategorileme sürecinin de altında yattığı düşünülmektedir. Buna ilişkin olarak Kirsch ve arkadaşlarının yaptıkları çalışmada (2009), güvercinlere görüntü olarak farklı olan; ancak anlam bakımından ortak olan (ödülü sinyalleyen) uyarıcılar sunulmuştur. Bu iki pozitif uyarıcının sunumunda tepkide bulunmak ve diğer iki negatif uyarıcının sunumunda tepkide bulunmamak ödüllendirilmiştir. Öğrenmenin farklı aşamalarında güvercinler bu görevi yaparken NCL’de bulunan nöronlardan kayıt alınmıştır. Öğrenmenin erken aşamalarında nöronlar ödülün çok kısa bir süre önce ve ödülün sunumu sırasında aktif iken; öğrenme sürecinin ilerleyen aşamalarında nöronlar ödül sırasında değil; ödülün önce gelen ve bu kategoriyi temsil eden uyarıcının sunumu sırasında aktif hale gelmiştir. Ayrıca öğrenmenin başlangıcında sadece pozitif uyarıcılara tepki verilirken; öğrenmenin ilerleyen aşamalarında negatif uyarıcılara özgü

tepki örüntüleri ortaya çıkmıştır. Bu çalışma NCL nöronlarının uyarıcıları davranışsal önemine göre kategorileyebildiğini göstermesi bakımından önemlidir.

Hipokampus

Kuşlarda hipokampusun yerleşimi, memelilerden farklıdır. Şekil 9’da güvercinlerde hipokampusun yerleşimi, NCL ve entopallium ile olan bağlantıları gösterilmektedir. Memelilerde hipokampus entorinal korteks yoluyla, kuşlarda ise *area parahippocampalis* yoluyla görsel bilgiyi almaktadır (Watanabe, Maier ve Bischof, 2008). Britto ve arkadaşlarına (2006) göre hipokampus bu yoldan gelen görsel bilgi için geçici bir depo olarak görev yapmaktadır. Memelilerde çeşitli bellek görevlerinde yer aldığı bilinen hipokampusun, güvercinlerde de benzer şekilde kategori bilgisinin akılda tutulmasında ve yeni uyarıcıların eski uyarıcılardan ayırt edilmesinde rol oynayacağı düşünülmektedir.



Şekil 9. Güvercin beyninde hipokampusun yerleşimi. NFL, nidopallium frontale, pars lateralis.

Colombo ve Broadbent (2000) memelilerde ve kuşlarda bir dizi hipokampus lezyon çalışmasını karşılaştırmıştır. Araştırmacılar ortak olarak, hipokampus lezyonu ile birlikte bazı uzamsal görevlerde, otoşekillendirme tepkilerinde ve tepkilerin baskılanmasında bozulmalar olduğunu tespit etmişlerdir. Ancak, hem memelilerde hem

de kuşlarda hipokampus hasarının örneğe gecikmeli-eşleme, eş zamanlı ayırt etme ve bir görsel ayırt etmenin akılda tutulması gibi saf görsel olan görevlerdeki performansı etkilediğine dair çok az kanıt olduğunu ifade etmişlerdir. Ancak, hipokampus hasarları her iki türde de uzamsal becerileri etkilemiştir. Örneğin Colombo ve Broadbent kuşların, yeni bir navigasyonel harita oluşturma, dönüm noktalarının (*landmark*) yerini belirlenme ve aynı zamanda Morris su labirentinin kuru versiyonunda gösterdikleri performansta bozulmalar olduğunu bildirmişlerdir. Kontrol grubundaki güvercinler, ilk kriter gününde ve ikinci günde farklı yolları tercih ederken, hipokampus lezyonu olan güvercinler hergün aynı basmakalıp stratejiyi kullanmışlardır.

Hipokampusun bir başka işlevinin de davranışsal baskılama / inhibisyon olduğu öne sürülmektedir. Colombo ve Broadbent çalışmalarında hipokampus hasarının, uygun olmayan davranışın baskılanmasında bozulma ile sonuçlandığını gözlemişlerdir.

Bir başka çalışmada Colombo, Broadbent, Taylor ve Frost (2001) yine hipokampus lezyonu olan güvercinleri otoşekillendirme, zaman ayırt etme, örüntü ayırt etme ve uzamsal bellek görevlerinde test etmişlerdir. Hipokampus lezyonunun otoşekillendirme tepkisinin kazanımını bozduğunu bulmuşlardır. Bu bulgu, otoşekillendirme görevinin bağlamsal özellikleri nedeniyle performansta düşüşe neden olduğu şeklinde yorumlanmıştır. Aynı zamanda güvercinlerin radyal labirent benzeri görevdeki performansında da düşüşün meydana geldiği gözlenmiştir. Ancak, hipokampus lezyonu olan güvercinlerin bu görevi farklı bir strateji kullanmak yoluyla çözdüğü belirtilmiştir. Hipokampuste ortaya çıkan hasar ve problem çözmedeki bozulma NCL gibi diğer önbeyin yapıları tarafından telafi edilmiş olabilir.

Sıçanlarda perirhinal korteks ve parahipokampal girus lezyonlarının görsel görevlerdeki performansta bozulmaya yol açtığı bilinmektedir. Ancak Colombo ve Broadbent'in (2000) de belirttiği gibi kuşlardaki hangi yapıların, memelilerdeki bu sinirsel yapılara karşılık geldiği hakkında yeterli bilgi mevcut değildir.

Watanabe (2005b) insanlarda bilişsel esnekliği (*cognitive flexibility*) ölçmek için kullanılan Wisconsin Kart Eşleme Testini güvercinlere uyarlayarak güvercinlerde bilişsel esnekliği çalışmıştır. Bilişsel esneklik, bir problemi farklı durumlarda çözebilmek için strateji değiştirebilme becerisi olarak tanımlanmaktadır. Watanabe'ye

göre bilişsel esneklikten sorumlu üç aday beyin bölgesi vardır: Frontal loblar (dorsolateral), bazal ganglionlar ve hipokampus. Kuşlarda *pallio-striatal* sistemin bilişsel esneklikte bir rol oynadığı düşünülmektedir. *Lobus parafactorium* (LPO / kuşlarda bazal ganglionların bir bölümü) ve Wulst lezyonlarının bilişsel esneklik görevlerinde bozulmaya yol açtığı ancak, entopallium lezyonlarının böyle bir etkiye yol açmadığı bulunmuştur (bkz, Watanabe, 2005b). Watanabe Wisconsin Kart Eşleme testini modellemek için iki görev kullanmıştır (gagalama anahtarının rengi ve yeri). Güvercinin ilk olarak ödüllendirilen gagalama anahtarının rengini ve ikinci olarak da yerini ayırt etmeyi öğrenmesi gerekmektedir. Bilişsel esnekliği ölçmek için tersini öğrenme paradigmasından yararlanılmıştır. LPO'da veya hipokampuste lezyon yaratıldıktan sonra denekler test edilmiştir. Her iki bölgede ortaya çıkan lezyonun da performansı bozduğu; ancak, LPO lezyonlarının hata sayısını arttırdığı, buna karşın hipokampus lezyonunun kritere ulaşmak için yapılan deneme sayısını arttırdığı bulunmuştur.

White, Strasser ve Bingmann (2002) ise, güvercinlerde dönüm noktaları / işaret temelli uzamsal bellekte hipokampusun rolünü incelemişlerdir. Araştırmacılar (2002), hipokampus lezyonu olan güvercinleri, ödüle ulaşmak için beş dönüm noktası ve üç farklı renkteki kap arasındaki uzamsal ilişkilerin öğrenilmesinin gerekli olduğu bir laboratuvar görevinde test etmiştir. Güvercinler iki koşulda eğitime tabi tutulmuştur: birinci koşulda kırmızı renkteki kap, ikinci koşulda yeşil renkteki kap doğrudur. Ancak, güvercinlerin hangi kabın içinde yem olduğunu belirleyebilmesi için işaretler arasındaki ilişkiyi anlamaları gerekmektedir. Araştırmacılar hipokampus lezyonlu güvercinlerin renk ve ödül bağlantılandırabildiğini, ancak işaretler arasındaki ilişkiyi kullanarak hangi renk kabın yiyecek içerdiğini belirleyemediğini bulmuşlardır. Araştırmacılar ikinci deney ile hipokampus hasarlı deneklerin başarısızlığının görevin koşullama özelliğinden mi yoksa uzamsal içeriğinden mi kaynaklandığını belirlemeyi hedeflemişlerdir. Bu deneyde ilkinden farklı olan yiyecek içeren kabın rengini belirleyen durum odanın rengidir (siyah oda / beyaz oda). Eğer odanın rengi siyah ise, ödüllendirilen kap yeşil, odanın rengi beyaz ise, ödüllendirilen kap kırmızıdır. Hipokampus lezyonlu denekler oda rengine koşullanmış görevde hiç bir bozulma

göstermemiştir. Bu çalışma hipokampusun uzamsal görevlerde rol oynadığını; ancak görsel koşullama görevleri üzerinde bir etkisi olmadığını göstermiştir.

Watanabe ve arkadaşları (2008) sakalarda (*zebra finches*) entopalliumun ve hipokampusun örüntü tanımadaki rolünü incelemiştir. Deneyde çizgili desene sahip dört besleyici ve nokta desenine sahip bir besleyici bulunmaktadır. Bunların arasından sadece nokta desenli besleyicide yiyecek bulunmaktadır. Kuşlar hipokampuse ve entopalliuma hasar verildikten sonra aynı görevde tekrar test edilmişlerdir. Entopallium hasarı doğru tepkilerin yüzdesinde azalmaya yol açarken, hipokampus hasarı görevde herhangi bir bozulmaya yol açmamıştır. Sonuçlar, güvercinlerde olduğu gibi sakalarda da örüntü ayırt etmede tektofugal sistemin kullanıldığına ve hipokampusun bu ayırt etme görevinde rol almadığına işaret etmektedir.

Sunulan tez çalışmasında yapılan üç deney ile iki tip uyarıcı ayırt etme sürecinde güvercinlerde *nidopallium caudolaterale* (NCL) olarak bilinen, işlevleri yönünden memelilerdeki prefrontal kortekse karşılık gelen bölgenin rolü incelenmiştir. Davranışsal yöntemlerin kullanıldığı ilk çalışmada güvercinlerde uyarıcı ayırt etmenin görel olarak daha karmaşık bir formu olan kategori öğrenme süreci incelenmiştir. Bunun için denekler bir “yap/yapma” (*go/nogo*) görevinde insan ve insan olmayan resimleri ayırt etmek üzere eğitilmiştir. Denekler ayırt etmeyi öğrendikten sonra eğitim sürecinde kullanılan eski uyarıcılarla ve tamamen yeni olan uyarıcılarla test edilmiştir. Deneklerin uyarıcıları “insan” kavramına göre kategorilendirmesinde NCL, entopallium ve hipokampus gibi sinirsel yapıların rolü incelenmiştir. Bu amaçla ilgili beyin bölgeleri bloklanarak bu bölgeler arasındaki etkileşimlerin kategorileme süreci üzerindeki etkisi çalışılmıştır. Sunulan davranışsal çalışmaya ilişkin hipotezler aşağıda yer almaktadır:

1. Entopallium ve kontralateral NCL’in bloklanması koşulunda eski uyarıcıların kategorilendirilmesinde bir bozulma olmazken; kategori bilgisinin yeni uyarıcılara transferinde bozulma meydana gelecektir.

2. Entopallium ve kontralateral hipokampusun bloklanması koşulunda eski uyarıcıların hatırlanmasında bozulma meydana gelecektir.

3. Entopallium, kontralateral NCL ve hipokampusun birlikte bloklanması sonucunda hem eski hem de yeni uyarıcıların kategorilendirilmesinde bozulma meydana gelecektir.

Sunulan hipotezleri test etmek amacıyla deneklerin ilgili beyin bölgelerinin bloklanması durumunda gösterdikleri davranışsal performanslar karşılaştırılmıştır.

İlk deneyde daha karmaşık bir uyarıcı ayırt etme görevi olan kategorileme sürecinde NCL'in etkisini ortaya koyduktan sonra, ikinci deneyde NCL'in uyarıcı ayırt etmedeki rolünün daha detaylı incelenmesi hedeflenmiştir. Bu amaçla görel olarak daha basit olan renk ayırt etme öğrenmesinde NCL'deki nöronların tepkileri incelenmiştir. Güvercinlerin her bir gözüne birisi pozitif (CS+) ve diğeri negatif (CS-) olmak üzere toplam dört renkli ışık sunulmuştur. Pozitif ve negatif uyarıcı çiftlerinden birisi sadece sağ göze; diğeri çift ise sadece sol göze sunulmuştur. Pozitif uyarıcıların sunumu appetitif bir uyarıcı olan su ile sonlanır; negatif uyarıcıların sunumu su verilmeden tamamlanmıştır. Denekler sunulan uyarıcıları ayırt ederken, uyarıcı sunumunun yapıldığı göze kontralateral ve ipsilateral yönde olan NCL'den tek-hücre kaydı (*single-cell recording*) yapılmıştır. Deney II'ye ilişkin genel hipotezler şu şekilde sıralanabilir:

1. NCL'de bulunan bir grup nöron pozitif uyarıcılara farklı tepki örüntüleri geliştirecektir.
2. NCL'de bulunan bir grup nöron negatif uyarıcılara farklı tepki örüntüleri geliştirecektir.
3. NCL'de bulunan bir grup nöron pozitif ve negatif uyarıcılara farklı tepkilerde bulunacaktır.
4. Sağ ve sol NCL'deki tepkisel nöron sayısı arasında fark vardır.
5. Kayıt alınan hemisferdeki NCL'e kontralateral yönde sunulan uyarıcılar, ipsilateral yönde sunulan uyarıcılardan daha güçlü tepki örüntülerine yol açacaktır.

Deney II'ye ek olarak yapılan Deney III'de ise güvercinler "interoküler transfer" ve "tersini öğrenme" görevinde test edilmiştir. Kuşlarda her bir gözden gelen görsel bilgi, o gözün karşıt yönündeki beyin hemisferine gitmektedir (Bischof, Herrmann ve

Engelage, 1991). Dolayısıyla öncelikle sağ göze sunulan uyarıcı bilgisi sol hemisfere ve sol göze sunulan uyarıcı bilgisi sağ hemisfere gönderilmektedir. Ancak kuşlarda hemisferler arasında görsel bilgi geçişine kısmen izin veren küçük sinirsel bağlantıların olduğu bilinmektedir. Buradan hareketle interoküler transfer görevinde deneyler boyunca (Deney II’de) sağ göze sunulan uyarıcılar sol göze ve sol göze sunulan uyarıcılar sağ göze sunulurken hangi hemisfere daha fazla transferin olduğu incelenmiştir. Bu şekilde görsel uyarıcıların hangi hemisferde daha fazla temsil yarattığını belirlemek hedeflenmiştir.

Tersini öğrenme, memelilerde prefrontal korteksin, kuşlarda NCL’in aktif olduğu bir görev olarak tanımlanmaktadır. Tersini öğrenmede önceden kazanılmış olan uyarıcı ayırt etme öğrenmesinin değiştirilmesi hedeflenmektedir. Bu amaçla renk uyarıcıları Deney II’deki orijinal sunum yönlerinde sunulmuştur. Ancak su ile birlikte sunulan pozitif renk uyarıcıları, bu aşamada su olmadan ve su ile ilişkilendirilmeyen negatif renk uyarıcıları ise su ile birlikte sunulmaya başlanmıştır. Deneklerin bu yeni uyarıcı ilişkilerini hangi göz / hemisfer koşulunda daha önce öğrendikleri incelenmiştir. Deney III’de test edilmesi hedeflenen hipotezler aşağıda belirtilmiştir:

1. İnteroküler transfer görevinde sol göze sunulan uyarıcıların sağ göze sunulması durumunda daha fazla transfer olacaktır.
2. Deneklerin sağ gözüne sunulan uyarıcılara ilişkin tersini öğrenme daha önce gerçekleşecektir.

Özetlemek gerekirse, yapılan üç deney ile görsel uyarıcı ayırt etme sürecinde NCL’in rolüne, lateralizasyonuna ve görsel-sistemlerle etkileşimine ilişkin bilgi edinmek hedeflenmiştir.

DENEY I

Yöntem

Denekler

Çalışmaya 12 güvercin ile başlanmıştır; ancak uzun süren deney prosedürü boyunca kanülaların çıkması ve ölüm gibi nedenlerden dolayı deneyler sekiz güvercin (*Columba livia*) ile tamamlanabilmiştir. Denekler, 12/12 saat aydınlık / karanlık döngüsünde tutulmuştur. Güvercinler, serbest beslenme ağırlıklarının % 80'ini koruyacak şekilde kontrollü bir şekilde beslenmiştir. Deneysel oturumlardan sonra deneklerin bu kiloyu korumaları için gerekli olan yiyecek miktarı ölçülmüş ve telafi edilmiştir. Ayrıca kafeslerde güvercinlerin suya serbest ulaşmaları sağlanmıştır.

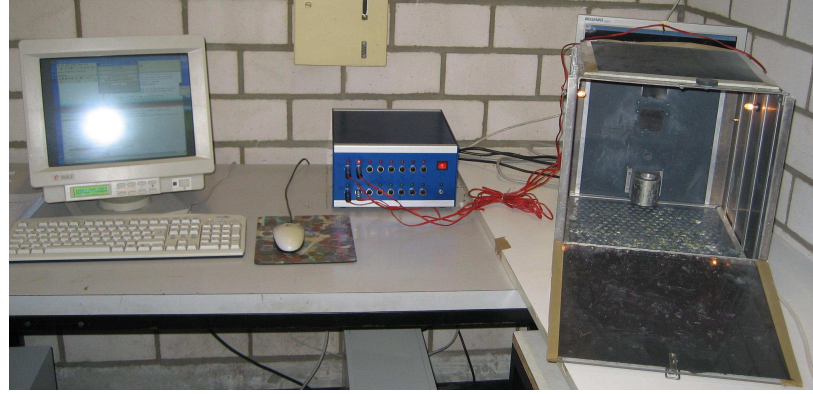
Araçlar

MATLAB programı aracılığı ile kontrol edilen iki operant deney kutusu (33 x 34.5 x 36 cm) deneysel düzenek olarak kullanılmıştır (Şekil 10). Ön panelde kutunun tavanından 2 cm aşağıda şeffaf bir gagalama düğmesi yer almıştır. Uyarıcılar, 1024 x 768 piksel çözünürlüğe sahip 15 inçlik LCD monitör tarafından sunulmuştur. Gagalama anahtarı ve monitör arasında kalan 2 cm boşluk, güvercinin şeffaf gagalama düğmesinden uyarıcıları görmesine olanak tanımaktadır. Ön panelin en altında ortada bulunan bir besleme bölümü yer almıştır. Pekiştirecin verilmesi sırasında, yemin görülebilmesi için besleme bölümü, üzerinde yer alan küçük lamba tarafından aydınlatılmıştır. Deneysel oturumlar boyunca kutunun arka tarafından 5 cm ve yan kısmından 17 cm mesafede bulunan bir ışık açık konumda kalmıştır.

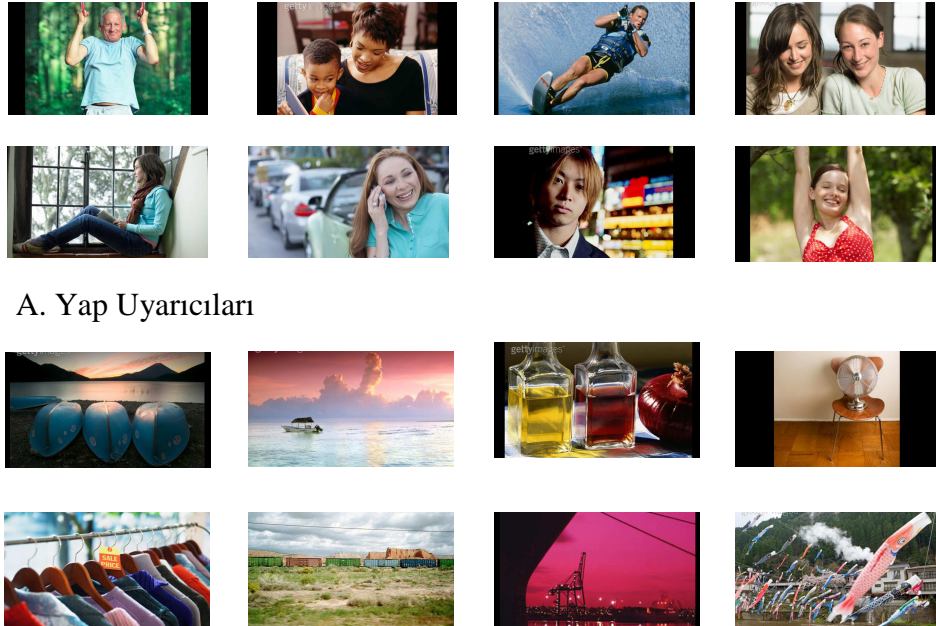
Uyarıcılar

Otoşekillendirme ve ön aşamalarda uyarıcı olarak, şeffaf gagalama düğmesi ile aynı boyutta (5 x 5 cm²) olan beyaz bir kare sunulmuştur. Deneysel oturumlarda ise, 72 dpi çözünürlüğüne sahip insan figürü içeren ve içermeyen resimlerden oluşan uyarıcılar kullanılmaktadır. Çalışmada amaç, güvercinlerin uyarıcıları “insan” kategorisine göre ayırt etmelerini sağlamak olduğu için bu uyarıcılardan bir kısmı en azından bir insanın bulunduğu, diğer grubu ise, manzara, eşya vb. gibi içinde insan resminin bulunmadığı fotoğraflardan oluşmaktadır (Şekil 11). İnsan resimlerinin bulunduğu pozitif uyarıcılar

yap (*go*); insan resimlerinin bulunmadığı negatif uyarıcılar yapma (*nogo*) uyarıcıları olarak adlandırılmıştır. Resimler monitörde 6 x 6 cm² boyutunda sunulmuştur.



Şekil 10. Deney I'de kullanılan deneysel düzenek: operant kutu, operant kutuyu kontrol eden bilgisayar ve bilgisayar ile kutu arasındaki iletişimi sağlayan arayüz.



A. Yap Uyarıcıları



B. Yapma Uyarıcıları

Şekil 11. Deney I'de kullanılan yap (A) ve yapma (B) uyarıcılarına ilişkin örnekler. Yap resimleri bir veya daha fazla sayıda insan resmi içerirken, yapma resimlerinde insan resmi yer almamaktadır.

İşlem Yolu

İlk Eğitim Aşaması

Yiyeceğe ilişkin motivasyon yaratmak amacıyla deneyden iki hafta önce yiyecek yoksunluğuna başlanmıştır. Güvercinler normal ağırlıklarının % 80'ine ulaştığında deneysel oturumlara geçilmiştir. Denekler ilk olarak 40 denemenin olduğu otoşekillendirme işleminden geçirilmiştir. Bunun için beyaz kare 3 saniye boyunca sunulmuş; bunu 2 saniyelik yiyeceğe erişim dönemi takip etmiştir. Denemeler arası aralık 30 saniye olmuştur. Denekler denemelerin % 60'ında düğmeyi gagaladığında otoşekillendirme işlemi sonlandırılmıştır.

Deneklerin tepkilerini güçlendirmek için bir dizi pekiştirme tarifesi (sabit aralıklı (SA), değişken aralıklı (DA), değişken oranlı (DO)) işe koşulmuştur. Hayvanlar, SA1 tarifesi ile başlamış ve bunu DO2, DA3, DA5, DA10 ve DA 15 pekiştirme tarifeleri izlemiştir. Denemelerin % 80'inde tepkide bulunmaları deneklerin ilgili pekiştirme tarifesine göre tepkide bulunmayı öğrendiğini göstermektedir (bkz. Yamazaki, Aust, Huber ve Güntürkün, 2007). Bu nedenle güvercinler her bir pekiştirme tarifesinde denemelerin % 80'ninde tepkide bulununcaya kadar eğitime devam edilmiştir.

Denekler, orijinal ayırt etme görevine geçmeden önce, orijinal görevin basitleştirilmiş bir versiyonunda eğitilmişlerdir. Bu görev dört uyarıcının sunulduğu toplam 60 denemeden oluşmuştur. Uyarıcılardan ikisi pozitifdir, yani güvercinin belli bir tepkide bulunması sonucunda ödülün verilmesi ile sonuçlanır. İkisi ise negatiftir. Denek bu uyarıcıları gördüğünde tepkide bulunursa ödülün olmadığı 8 saniyelik fazladan bekleme cezası ile karşılaşmaktadır. Pozitif uyarıcılardan biri otoşekillendirme ve ön eğitim aşmalarında kullanılmış olan beyaz karedir. Diğeri ise insan fotoğrafı bulunan bir uyarıcıdır. Bu görevde denemeler arası aralık 2 saniye olmuştur. Deneklerin pozitif ve negatif uyarıcıları ayırt etme kriteri olarak Rho (ρ) değeri esas alınmıştır. Bu değer 1'e yaklaşması çok iyi ayırt etmenin olduğunu, .50'ye yaklaşması ayırt etmenin olmadığını göstermektedir (Herrnstein, Loveland ve Cable, 1976). Denekler .74'lik bir ρ değerine ulaştıktan sonra orijinal ayırt etme oturumlarına geçilmiştir.

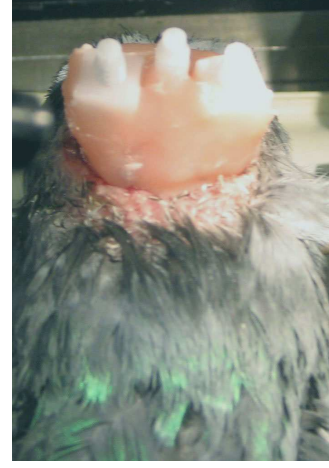
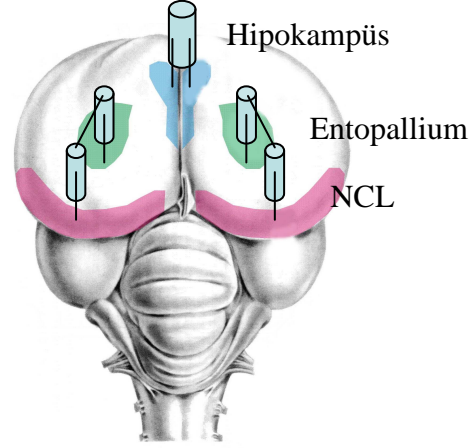
Ayırt Etme Görevi

Çalışmada Yamazaki, Aust, Huber ve Güntürkün'ün (2007) kullandığı ayırt etme işlemine benzer bir yol izlenmiştir. Yapı denemelerinde insanın olduğu bir fotoğraf SA10 ve sonra DA10 tarifesi kullanılarak sunulmuştur. Değişken aralıklı tarifesinden sonra deneğin yiyeceği elde edebilmek için 2 saniye içerisinde iki defa tepkide bulunması gerekmektedir. Sadece SA10 tarifesi boyunca verilen tepkiler sonraki analizlere dahil edilmiştir. Yapma denemelerinde insan fotoğrafı olmayan bir uyarıcı SA10 ve DA10 tarifeleri kullanılarak sunulmuştur. Bu denemelerde deneğin DA10'dan sonraki 8 saniye içerisinde tepkide bulunmaması gerekmektedir. Bu 8 saniyelik periyotta verilen bir tepki, ödüksüz geçen bu uyarıcı sunumunun yeni bir 8 saniye boyunca uzamasına neden olmaktadır. İki oturumda da uyarıcı sunumunun sonlanmasının ardından siyah ekranın belirmesiyle başlayan 20 saniyelik uyarıcılar arası aralık yer almaktadır. Her bir oturum 30 yapı ve 30 yapıma denemesinin olduğu toplam 60 denemeden oluşmaktadır. Her bir oturumda yapı ve yapıma uyarıcılarının sunum sırası seçkisizleştirilmiştir. Güvercinler belirli bir ayırt etme kriterine ($p \geq .74$) ard arda üç defa ulaştığında kanülaların yerleştirilmesi için ameliyata alınmıştır.

Ameliyat

Çalışmanın amacı kategori öğrenmesinde farklı önbeyin yapıları arasındaki etkileşimi incelemektir. Bu nedenle entopallium, NCL ve hipokampus gibi kritik yapılarıdaki sinirsel aktiviteyi geçici olarak bloklamak için *Tetrodotoxin* (TTX) kullanılmıştır. Yapılar arasındaki bilgi akışını engellemek için bir hemisferdeki entopallium ve diğer hemisferdeki NCL veya hipokampus veya her ikisi (NCL ve hipokampus) TTX ile bloklanmıştır. Bu nedenle, her bir deneğe üç çiftli kanüle (*double cannula*) kronik olarak yerleştirilmiştir. Her bir hemisferde entopalliuma ve NCL'e bir çiftli kanüle yerleştirilmiştir (kanülünün bir ucu entopalliuma bir ucu NCL'e ulaşmaktadır. Kanülünün uzunluğu 8 mm ve kanüle uçları arasındaki aralık ise, 3.8 mm'dir. Hipokampus için ise 9 mm uzunluğunda ve uçlar arasındaki aralığı 2 mm olan bir çiftli kanüle kullanılmış; kanülünün bir ucu sağ hipokampuse, diğer ucu ise sol hipokampuse yerleştirilmiştir. Koordinatlar Karten ve Hodos'un (1967) güvercin beyin atlasına göre belirlenmiştir. Entopallium: A9, L6, D4; NCL: A5.33, L7; hipokampus:

A7.5, L1, D1. Tüm dorsoventral koordinatlar beyin yüzeyine göre belirlenmiştir. Kanülalar stereotaksik cihaz kullanılarak, *equithesin* (0.33 ml/100g) anestezisi altında yerleştirilmiştir.



Şekil 12. Çiftli kanülaların yerleşimi. Sağ ve sol hipokampüse bir, sağ entopallium ve NCL'e bir ve sol entopallium ve NCL'e bir çiftli kanüla yerleştirilmiştir.

Ameliyattan sonra güvercinler iyileşmeleri için 7 gün süreyle kafeslerinde tutulmuş ve su, yiyecek sınırlaması yapılmamıştır. Bunu takiben tekrar yoksunluk tarifesine başlanmıştır.

Transfer Testleri

Güvercinlerin ayırt etme becerilerini yeni insan-insan olmayan resimlere transfer edip edemediklerini test etmek amacıyla transfer testleri kullanılmıştır. Toplamda 25 farklı transfer testi kullanılmıştır. Testlerin her biri birbirinden farklı 30 insan ve 30 insan olmayan uyarıcı içermektedir. Transfer testlerinin uygulaması ve sunum koşulları ilk aşamada kullanılan ayırt etme testi ile aynıdır. Ancak farklı olarak transfer testlerinde 16 yeni (8 insan ve 8 insan-olmayan resim) ve 44 eski (22 insan ve 22 insan olmayan resim) uyarıcı kullanılmıştır. Bu şekilde deneklerin eski ve yeni uyarıcılara olan tepkilerini tek test ile ölçmek mümkün hale gelmiştir. Bu durum, deneklerin bellek-temelli (eski uyarıcı) ve saf kategori-temelli (yeni uyarıcı) ayırt etme becerilerini test etmeye olanak sağlamıştır. Bir denek bir transfer testini sadece bir defa almıştır. Sonraki oturumda başka bir transfer testi kullanılmıştır. Yirmibeş transfer testinin sunum sırası tüm deneysel oturumlar boyunca denekler arasında değişimlenmiştir.

Denekler üst üste üç denemede kritere ($\rho \geq .74$) ulaştıklarında güvercinlere enjeksiyon yapılarak diğer transfer testleri ile devam edilmiştir.

Enjeksiyonlar

Güvercinler ameliyattan iyileştikten sonra transfer testleri ile test edilmişlerdir. Denekler üç deneme boyunca hem eski hem yeni uyarıcılar için kritere ($\geq .74$) ulaştıktan sonra ilgili beyin bölgelerine enjeksiyonlar başlamıştır.

Her bir güvercin altı bloklama koşulunda hem TTX hem de salin ile test edilmiştir. Bu nedenle toplamda on iki bloklama koşulu yer almıştır. (Tablo 1). Enjeksiyonlar, önbeyine görsel bilginin akışını engellemek üzere tasarlanmıştır. Bunu bir örnekle gösterecek olursak sol hemisferde entopalliuma TTX enjekte edildiğinde bu hemisferdeki tüm tektofugal projeksiyonların bloklandığı varsayılabilir. Buna ek olarak sağ hemisferdeki NCL'e TTX enjekte edildiğinde bu yapıdaki sinirsel aktivite de bloklanmış olmaktadır. Bu şekilde, tüm beyin düzeyinde entopallium ve NCL arasındaki bilgi akışı engellenmiş hale gelir. Böyle bir durumda sağ entopalliumun her iki beyin yarıküresindeki hipokampus ile etkileşimi devam etmektedir; ancak görsel bilgi NCL tarafından işlenememektedir. Bu yolla bir hemisferdeki entopallium enjeksiyonları ile NCL veya hipokampus veya NCL + hipokampus enjeksiyonlarını birleştirerek önbeyin düzeyindeki kritik etkileşimleri test edebilmek mümkün olmaktadır. Şekil 13'de bir hemisferdeki üç bloklama koşuluna ilişkin gösterim yer almaktadır.

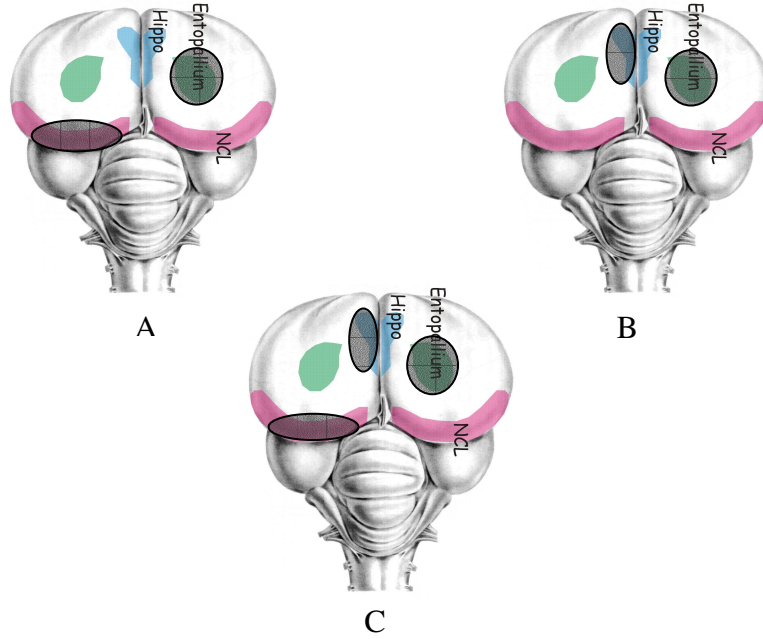
Bloklanmış bölgelerin ve enjeksiyon koşullarının sırasını denekler arasında dengelemek için güvercinler iki gruba ayrılmış; ilk gün birinci gruba salin, ikinci gruba TTX enjeksiyonu ile başlanmıştır. Ayrıca her bir denek için enjeksiyon yapılacak bölgelerin sırası seçkisiz olarak belirlenmiştir.

Enjeksiyon kanülü, kronik ana kanülünün içine yerleştirilerek, güvercinlerin her kanülüne 1 µl TTX veya salin enjekte edilmiştir. 10 µl Hamilton şırınga ile donatılmış bir mikroiğne pompası yardımıyla dakikada 0.2 µl madde ilgili bölgeye enjekte edilmiştir. Maddenin bölgeye iyice nüfuz etmesini sağlamak için enjeksiyon kanülü enjeksiyondan sonra 5 dakika daha bölgede tutulmuştur. Test oturumları enjeksiyonların

hemen ardından başlamıştır. TTX'in etkisi bir günden daha fazla sürdüğü için güvercinler en az 48 saat ara ile test edilmiştir.

Tablo 1. Her bir deneğin maruz kaldığı on iki farklı enjeksiyon koşulu.

Bloklanan Beyin Bölgeleri	Kısaltmalar	Test Koşulları
Sol Entopallium + Sağ Hipokampus	Sağ Hipo	TTX / Salin
Sağ Entopallium + Sol Hipokampus	Sol Hipo	TTX / Salin
Sol Entopallium + Sağ NCL	Sağ NCL	TTX / Salin
Sağ Entopallium + Sol NCL	Sol NCL	TTX / Salin
Sol Entopallium + Sağ NCL + Sağ Hipokampus	Sağ NCL + Sağ Hipo	TTX / Salin
Sağ Entopallium + Sol NCL + Sol Hipokampus	Sol NCL + Sol Hipo	TTX / Salin



Şekil 13. Deneysel koşulların örnek gösterimi: (A) Sağ entopallium ve sol NCL'in bloklanması (B) Sağ entopallium ve sol hipokampusun bloklanması (C) Sağ entopallium, sol NCL + sol hipokampusun bloklanması. Aynı yöntemle sol entopallium ve kontralateral hipokampus ve NCL'in de bloklandığı üç deneysel koşul daha oluşturulmuştur.

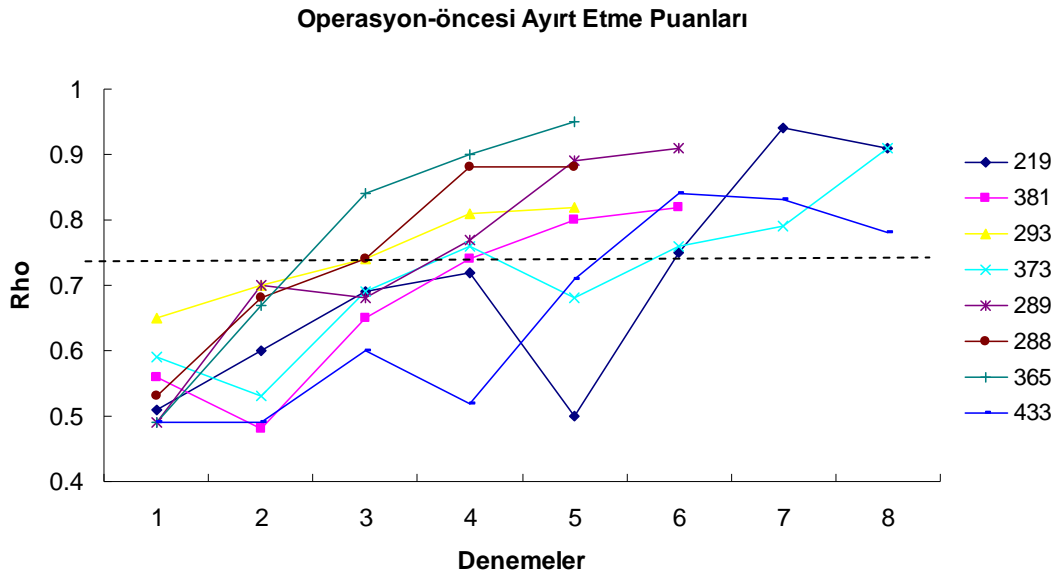
Histoloji

İlgili dokulara yeterli TTX'in gidip gitmediğini immunohistokimya ile tespit etmek için ve kanülaların doğru yerleşimli olup olmadığını saptamak için davranışsal testlerin ardından NCL'deki, hipokampusdaki ve entopalliumdaki tüm kanülalara deney koşullarında olduğu gibi TTX enjekte edilmiştir. Güvercinlere, ilgili bölgelere TTX enjekte edildikten 1 saat sonra perfüzyon yapılmıştır. Deneklere 200 ünite sodium heparin enjekte edilmiş ve yüksek dozda *equithesin* (her 100 g vücut ağırlığı için 0.45 ml) ile derin anestezi sağlanmıştır. Transkardiyal perfüzyon, 0.12 M phosphate tampon maddenin 7.4 pH (PBS) içindeki 100 ml % 0.9'lük *sodium chloride* ve 800 ml soğutulmuş % 4'lük *paraformaldehyde* kullanılarak uygulanmıştır. Beyinler çıkartılmış ve % 30'lük sukroz ile % 4'lük *paraformaldehyde*'in içinde 2 saat bekletilmiştir. Beyinler gece boyunca 0.12 PBS ile birlikte % 30'lük sukroz solüsyonu içinde tutulmuştur. Bunu takiben, dondurulmuş beyin, mikrotom aracılığı ile frontal düzlemde 40 µm'lik kesitlere ayrılmış ve kesitler % 0.1 *sodium azide* içeren PBS'in içinde toplanmıştır. Beyin kesitlerindeki TTX'in dağılımını görebilmek için immuno-ABC tekniği (*immuno-ABC technique*) kullanılmıştır. Kesitler, 30 dakika boyunca distile su içerisindeki % 0.5'lik *hydrogen peroxidase* içine serbest bir şekilde bırakılmıştır. Kesitler, normal at serumunun (0.12 MPBS + 0.3% Triton-X-100 (PBS+)) de Vectastain, Vector, Camon, Wiesbaden, Germany; % 1) içinde 1 saatlik inkübasyonda bekletildikten ve sudan geçirildikten sonra gece boyunca 4°C'de birincil antibadi (*primary antibody*) (Hawaii Biotech 1/200 in PBS+) ile inkübasyonda tutulmuştur. Kesitler sudan geçirildikten sonra biyotinlenmiş ikincil antibadi (*secondary antibody*) (PBS+ içinde *horse anti-mouse*; Vectastain, Vector, Camon; 1/200) solüsyonunda inkübasyona bırakılmıştır. Diğer bir yıkama aşamasından sonra kesitlerin *avidin-biotin-peroxidase* (Vectastain ABC-Elite kit, Vector, Camon; 1/100 in PBS+) içinde inkübasyonu sağlanmıştır. Sudan geçirildikten sonra ağır metalle yoğunlaştırılmış bir 3-diaminobenzidine reaksiyonu (DAB; Sigma) kullanılarak peroksidaz aktivitesi tespit edilmiş ve β -D-*glucose/glucose oxidase* (Sigma) kullanılarak modifiye edilmiştir. Kesitler jelatin-kaplı slaytlara yerleştirilmiş, kurutulmuş ve *Permount* (Fisher Scientific, NJ, USA) ile kaplanmıştır.

BULGULAR

Operasyon-öncesi Eğitim

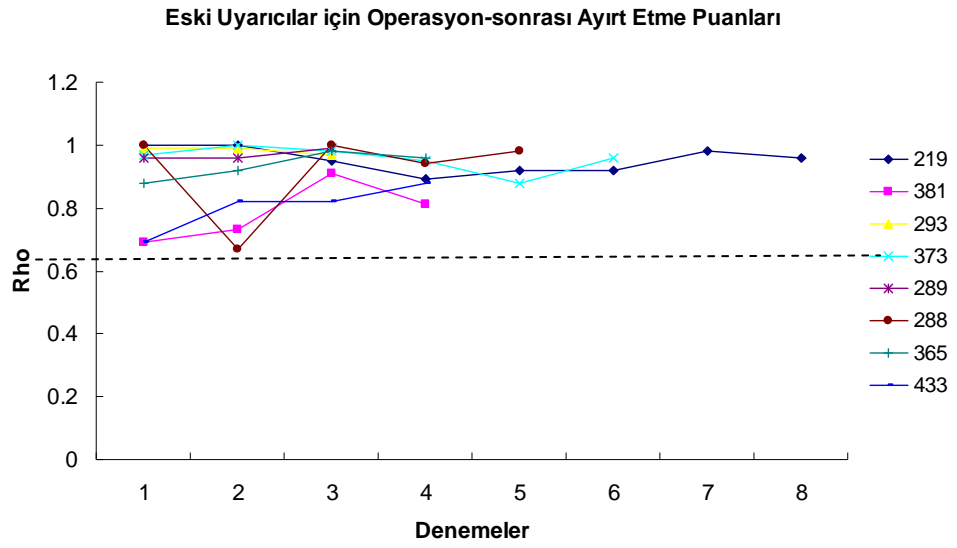
Otoşekillendirme ve ilk eğitim aşamalarından sonra tüm denekler dört oturum içinde $\rho \geq .74$ kriterine ulaşmıştır. Ancak bir sonraki aşamaya geçebilmek için deneklerin arka arkaya üç oturum boyunca bu kriteri koruması gerekmiştir (Şekil 14).



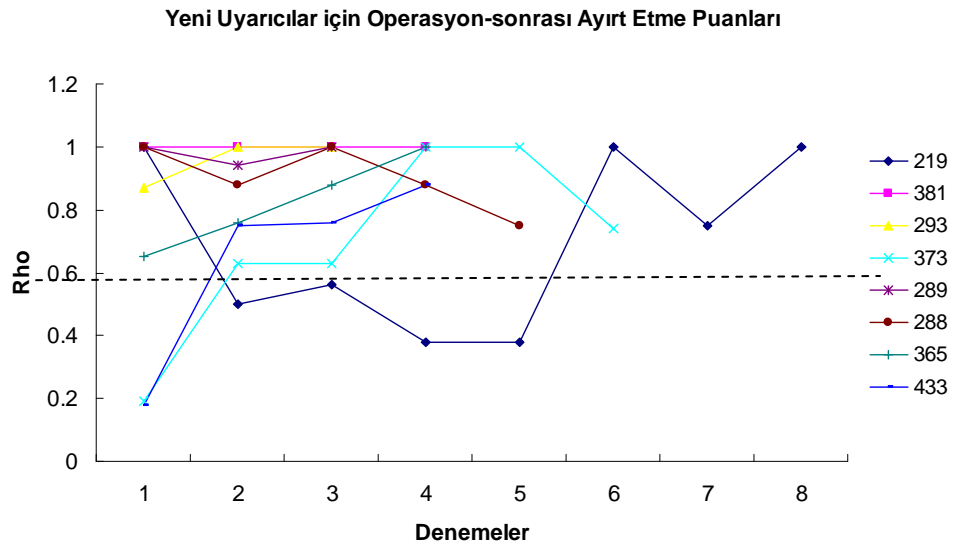
Şekil 14. Deneklerin operasyon-öncesi ayırt etme (ρ) performanslarına ilişkin edinim eğrileri. Tabloda her bir deneğin numarasını gösteren lejant ve ilgili deneğin performansı yer almaktadır.

Operasyon-sonrası Eğitim

Denekler iyileştikten sonra transfer testlerine geçilmiştir. Güvercinler transfer testlerinde hem eski hem de yeni uyarıcılar için arka arkaya üç defa $\rho \geq .74$ kriterine ulaştıktan sonra enjeksiyonlara başlanmıştır. Denekler 5-6 oturum sonucunda kriterine ulaşmıştır. Sadece bir güvercinin (219) kriterine ulaşması 8 denemeye kadar sürmüştür. Şekil 15 eski ve yeni uyarıcılar için operasyon-sonrası ρ değerlerini göstermektedir.



A



B

Şekil 15. Deneklerin operasyon-sonrası eski (A) ve yeni (B) uyarıcılara verdikleri ayırt etme tepkileri (ρ değerleri). İki grafik aynı transfer testlerinden elde edilmiştir; ancak, izleme kolaylığı sağlamak amacıyla yeni ve eski uyarıcılara verilen tepkiler iki ayrı grafik şeklinde sunulmuştur. Tabloda her bir deneğin numarasını gösteren lejant ve ilgili deneğin performansı yer almaktadır.

Transfer Testleri

Farklı koşullar altında test edilen deneklerin insan ve insan olmayan uyarıcıları ne derece ayırt edebildiğini ölçmek için bir kriter belirlenmiştir. Bir deneğin belirli bir oturumda yüksek ayırt etme performansı göstermesi için yap uyarıcılarına yüksek oranda, yapma uyarıcılarına düşük oranda tepkide bulunması gerekmektedir. Bu nedenle tüm koşullar için deneklerin transfer testlerinde eski ve yeni uyarıcılara verdikleri ortalama yap ve yapma tepkileri ayrı ayrı hesaplanmıştır. Deneğin eski yap uyarıcılarına verdiği ortalama tepki sayısından eski yapma uyarıcılarına verdiği ortalama tepki sayısı çıkarılarak eski uyarıcılara ilişkin bir ayırt etme puanı hesaplanmıştır. Benzer şekilde deneğin yeni yap uyarıcılarına verdiği ortalama tepki sayısından yeni yapma uyarıcılarına verdiği tepki sayısı çıkarılmıştır. Böylece deneklerin eski ve yeni uyarıcıları ayırt etme durumunu kabaca belirten bir ayırt etme puanı elde edilmiştir. Ancak hipotezleri test etmek amacıyla bellek-temelli ayırt etme ve kategori-temelli ayırt etme durumlarını ölçmeye yönelik olarak bu ayırt etme puanı üzerinden üç farklı formül geliştirilmiştir.

“**Genel bellek puanı**” olarak tanımlanan formülasyonda eski uyarıcıların ayırt edilmesinde farklı beyin bölgelerinin katkısını incelemek amaçlanmıştır. Bunun için, her bir beyin bölgesine salin enjekte edildiğinde elde edilen ve TTX enjekte edildiğinde elde edilen eski uyarıcı ayırt etme puanları arasındaki fark hesaplanmıştır. Böylece altı bloklama koşuluna ilişkin “**Genel bellek puanları**” elde edilmiştir.

Benzer şekilde yeni uyarıcıların ayırt edilmesi sürecinde farklı beyin bölgelerinin katkısını incelemek üzere, her bir beyin bölgesine salin enjekte edildiğinde ve TTX enjekte edildiğinde elde edilen yeni uyarıcı ayırt etme puanları arasındaki fark hesaplanmıştır. Bu şekilde yine altı bloklama koşuluna ilişkin ayırt etme puanları elde edilmiştir. Yeni uyarıcıların ayırt edilebilmesi için kategori bilgisinin yeni uyarıcılara transfer edilmesi gerektiği için bu bağımlı değişken “**kategorik transfer puanı**” olarak adlandırılmıştır.

Öte yandan, eski uyarıcıların hem bellek-temelli hem de kategori-temelli bir strateji ile ayırt edilmiş olması muhtemeldir. Dolayısıyla eski uyarıcıların sadece bellek-temelli bir strateji ile ne kadar iyi ayırt edildiğini saptamak üzere “**bellekten geri**

getirme” adlı bir değişken tanımlanmıştır. Bellekten geri getirme puanını hesaplamak için deneklerin eski uyarıcılara ilişkin ayırt etme puanından yeni uyarıcılara ilişkin ayırt etme puanı çıkarılmıştır. Bu şekilde, ayırt etme sürecindeki kategori temelli kodlamanın etkisini dışarıda tutmak ve sırf bellek sürecine dayanan bir puan elde etmek amaçlanmıştır.

Analizlerde ele alınan bağımlı değişkenler “puan” değişkeni olmakla birlikte verilerin doğası gereği parametrik testlerin varsayımları karşılanmadığı için tüm karşılaştırmalarda Wilcoxon Testi kullanılmıştır. Bundan sonraki bölümde bellekten geri getirme, kategorik transfer ve genel bellek puanı olmak üzere üç değişkene ilişkin analiz sonuçlarına yer verilmektedir.

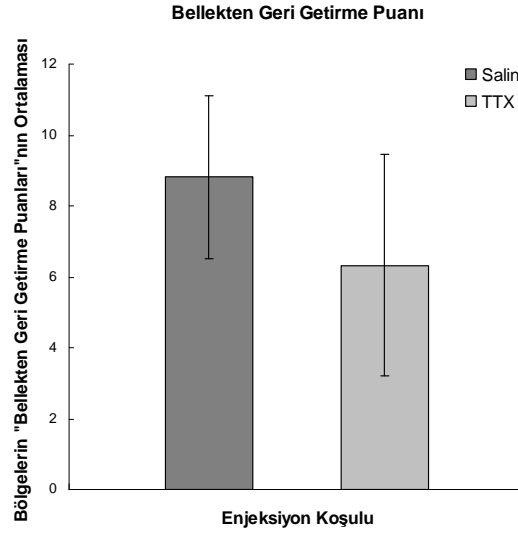
Tüm bölgelerin salin ve TTX ile bloklanması sonucunda alınan **bellekten geri getirme puanlarına** ilişkin ortalama ve standart sapma değerleri Tablo 2’de sunulmaktadır.

Tablo 2. Deneklerin bloklanan bölgelere göre aldıkları “bellekten geri getirme puanlarının” ortalama ve standart sapma değerleri.

	SOL						SAĞ					
	NCL		Hipo		NCL + Hipo		NCL		Hipo		NCL + Hipo	
	Ort	SS	Ort	SS	Ort	SS	Ort	SS	Ort	SS	Ort	SS
TTX	6.95	8.87	-4	16.60	12.42	10.84	3.53	6.59	11.08	5.59	7.98	10.13
Salin	5.42	7.01	1.25	11.76	11.24	7.74	12.20	9.67	11.93	8.98	10.88	9.01

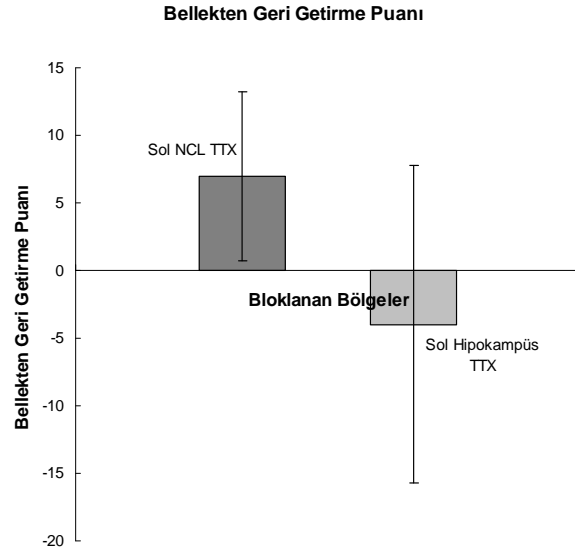
TTX enjeksiyonunun bellekten geri getirme puanları üzerinde bir farklılaşma yaratıp yaratmadığını incelemek üzere, tüm bölgelerin salin koşullarında elde edilen puanlarının ortalaması ve tüm bölgelerin TTX koşullarında elde edilen puanlarının ortalaması hesaplanmıştır. Böylece tüm bölgeler için Salin ve TTX koşulunda alınan puanlar tek bir puana dönüştürülmüştür. Salin ve TTX puanları Wilcoxon Testi kullanılarak karşılaştırılmıştır. Buna göre, salin ve TTX koşulları altında elde edilen bellekten geri getirme puanları arasında anlamlı bir farklılık vardır $z = -2.24$, $p < .03$. Salin ile bloklama koşulunda sıraların ortalaması 4.86, TTX ile bloklama koşulunda

sıraların ortalaması 2.00 olarak bulunmuştur. Bu durum TTX'in bellekten geri getirme puanını anlamlı şekilde düşürdüğüne işaret etmektedir (Şekil 16).



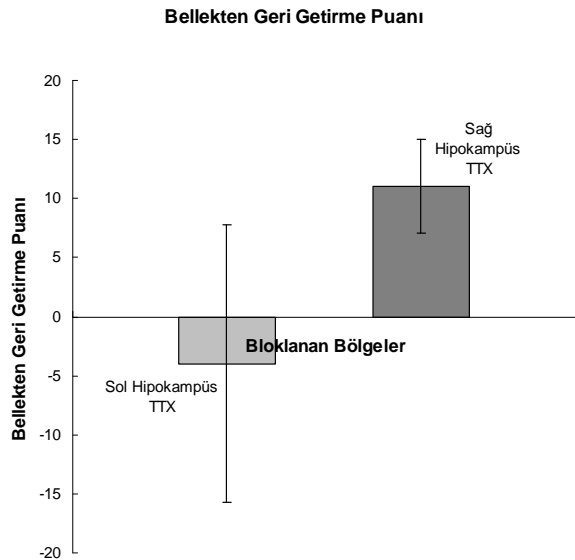
Şekil 16. TTX ve salin koşullarında tüm bölgelerin “bellekten geri getirme puanlarına” ilişkin elde edilen ortalamalar.

TTX enjeksiyonunun hangi bölgelerin bellekten geri getirme puanları arasında anlamlı bir fark yarattığını incelemek için yine Wilcoxon Testi kullanılmıştır. Test sonuçlarına göre, sol NCL TTX ve sol hipokampus TTX koşulları arasındaki fark anlamlı bulunmuştur $z = -1.96$, $p < .05$ (Şekil 17). Sol NCL TTX bloklama koşulunda sıraların ortalaması 4.57; sol hipokampus TTX bloklama koşulunda ise sıraların ortalaması 4 olarak bulunmuştur.



Şekil 17. Sol NCL ve sol hipokampusun TTX ile bloklanması sonucunda elde edilen bellekten geri getirme puanları.

Yine sağ hipokampus TTX ve sol hipokampus TTX koşulları arasındaki fark anlamlı bulunmuştur $z = -1.96$, $p < .05$ (Şekil 18). Sağ hipokampus TTX bloklama koşulunda sıraların ortalaması 4.57; sol hipokampus TTX bloklama koşulunda ise sıraların ortalaması 4 olarak bulunmuştur.

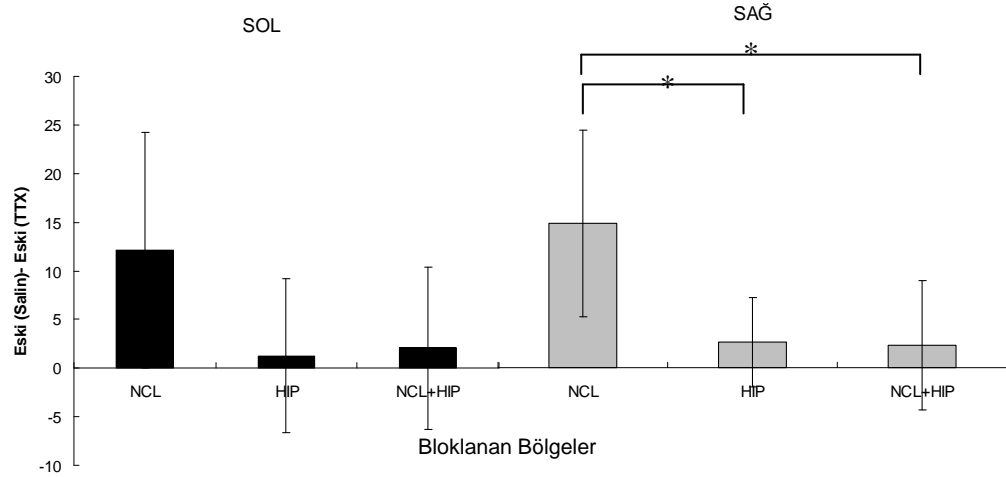


Şekil 18. Sol hipokampusun ve sağ hipokampusun TTX ile bloklanması sonucunda elde edilen bellekten geri getirme puanları

Tüm bölgelerin **genel bellek puanlarına** ilişkin ortalama ve standart sapma değerleri Tablo 3’de ve bu puanlara ilişkin grafik Şekil 19’da sunulmaktadır.

Tablo 3. Deneklerin bloklanan bölgelere göre aldıkları “genel bellek puanlarının” ortalama ve standart sapma değerleri.

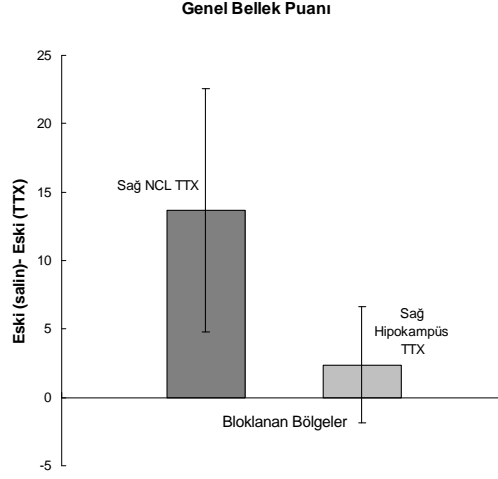
SOL						SAĞ					
NCL		Hipo		NCL+Hipo		NCL		Hipo		NCL+Hipo	
Ort	SS	Ort	SS	Ort	SS	Ort	SS	Ort	SS	Ort	SS
12.13	17.13	1.25	11.76	2.05	6.01	13.67	11.16	2.36	12.57	2.1	8.6



Şekil 19. Bloklanan beyin bölgelerine göre elde edilen genel bellek puanları. Genel bellek puanları deneklerin salin koşulunda eski uyarıcılara verdikleri ayırt etme tepkilerinden TTX koşulunda eski uyarıcılara verdikleri ayırt etme tepkileri çıkarılarak elde edilmiştir. Bir koşulda puanının yüksek olması ilgili bölgenin uyarıcılara ilişkin genel bellek değişkenine daha fazla katkı yaptığını göstermektedir.

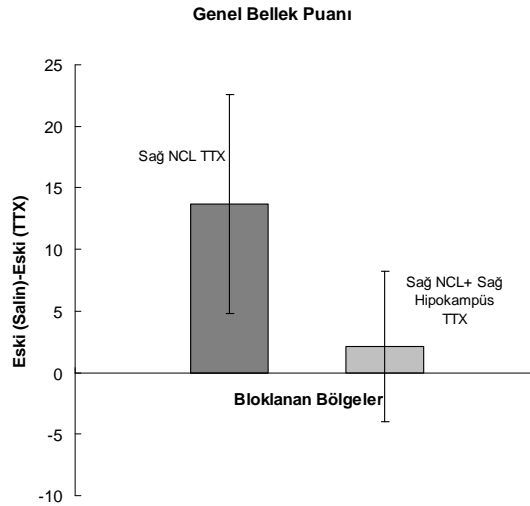
Bölgelerin **genel bellek puanlarını** karşılaştırmak için Wilcoxon Testi kullanılmıştır. Test sonuçları, sağ NCL TTX koşulu ile sağ hipokampus TTX koşulu arasında anlamlı bir farkın varlığına işaret etmiştir, $z = -2.24$, $p < .03$ (Şekil 20). Sağ

hipokampus bloklama koşulunda sıraların ortalaması 2; sağ NCL bloklama koşulunda ise sıraların ortalaması 4.86 olarak bulunmuştur.



Şekil 20. Sağ NCL'in ve sağ hipokampusun TTX ile bloklanması sonucunda elde edilen bellekten geri getirme puanları

Ayrıca sağ NCL TTX ve sağ NCL + hipokampus TTX koşulu arasındaki farkın da anlamlı olduğu bulunmuştur, $z = -2.10$, $p < .04$ (Şekil 21). Sağ NCL + sağ hipokampus bloklama koşulunda sıraların ortalaması 1.5; sağ NCL bloklama koşulunda ise sıraların ortalaması 5.5 olarak bulunmuştur.

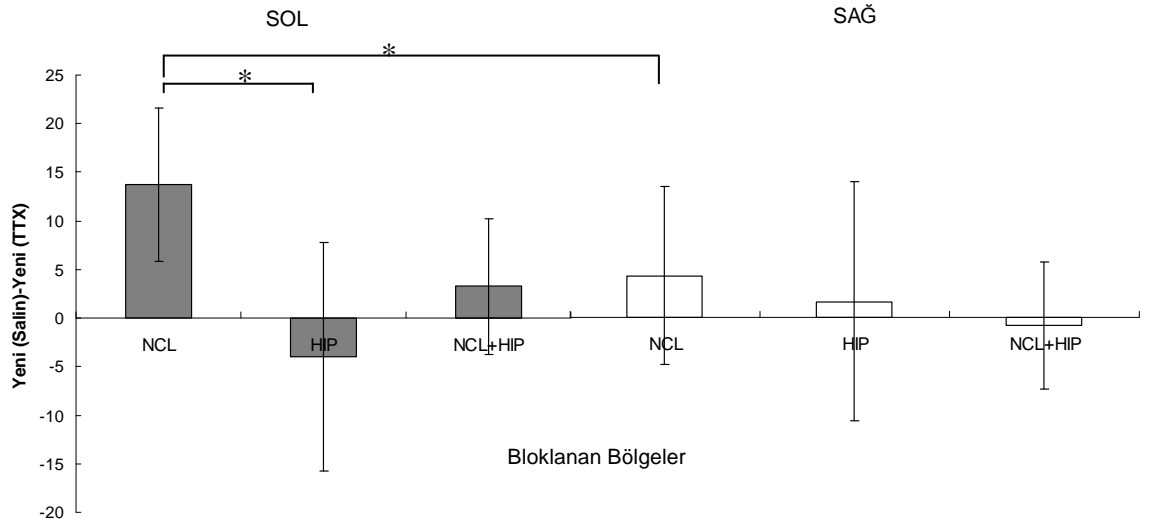


Şekil 21. Sağ NCL'in ve sağ hipokampusun TTX ile bloklanması sonucunda elde edilen bellekten geri getirme puanları.

Tüm bölgelerin **kategorik transfer puanlarına** ilişkin ortalama ve standart sapma değerleri Tablo 4’de ve bu puanlara ilişkin grafik Şekil 22’de sunulmaktadır.

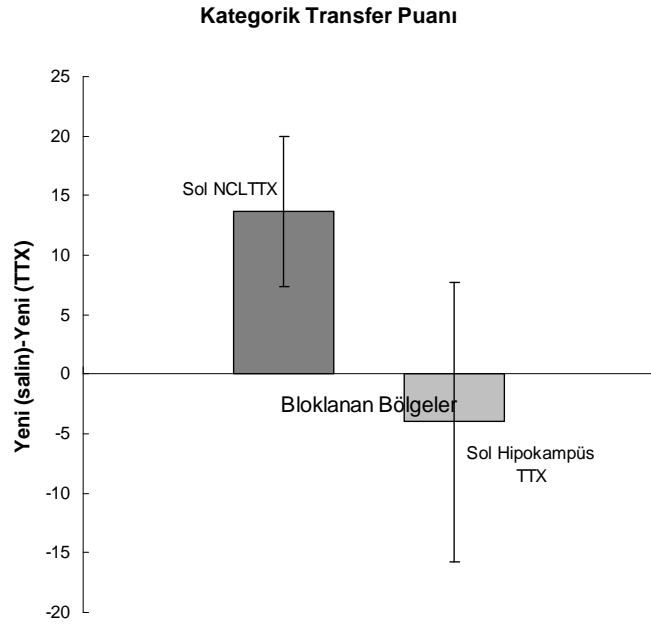
Tablo 4. Deneklerin bloklanan bölgelere göre aldıkları “kategorik transfer puanlarının” ortalama ve standart sapma değerleri.

SOL						SAĞ					
NCL		Hipo		NCL+Hipo		NCL		Hipo		NCL+Hipo	
Ort	SS	Ort	SS	Ort	SS	Ort	SS	Ort	SS	Ort	SS
13.67	11.16	-4	16.60	3.23	9.79	4.02	12.13	1.52	16.28	-0.7	8.75



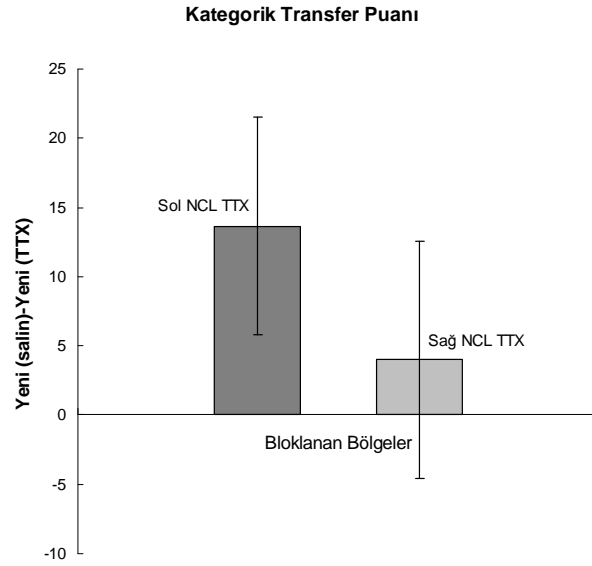
Şekil 22. Bloklanan beyin bölgelerine göre elde edilen kategorik transfer puanları. Kategorik transfer puanı yeni uyarıcılara salin koşulunda verilen ayırt etme tepkilerinden TTX koşulunda verilen ayırt etme tepkileri çıkarılarak elde edilmiştir. Puanın büyük olması söz konusu bölgenin kategorik transfere olan katkısının daha fazla olduğunu göstermektedir.

TTX enjeksiyonunun hangi bölgelerin **kategorik transfer puanı** arasında fark yarattığını bulmak için yapılan Wilcoxon Testi sol NCL TTX ve sol hipokampus TTX bloklama koşulları arasında anlamlı bir fark olduğunu göstermiştir $z = -1.96$, $p < .05$ (Şekil 23). Sol NCL TTX bloklama koşulunda sıraların ortalaması 4.57; sol hipokampus TTX bloklama koşulunda sıraların ortalaması ise, 4 olarak bulunmuştur.



Şekil 23. Sol NCL'in ve sol hipokampusun TTX ile bloklanması sonucunda elde edilen kategorik transfer puanları

Ayrıca Wilcoxon Testi sonuçlarına göre, sol NCL TTX ve sağ NCL TTX bloklama koşulları arasındaki fark da anlamlı bulunmuştur $z = -2.52$, $p < .01$ (Şekil 24). Sol NCL TTX koşulunda sıraların ortalaması 4.5; sağ NCL TTX koşulunda sıraların ortalaması ise 0 olarak bulunmuştur.

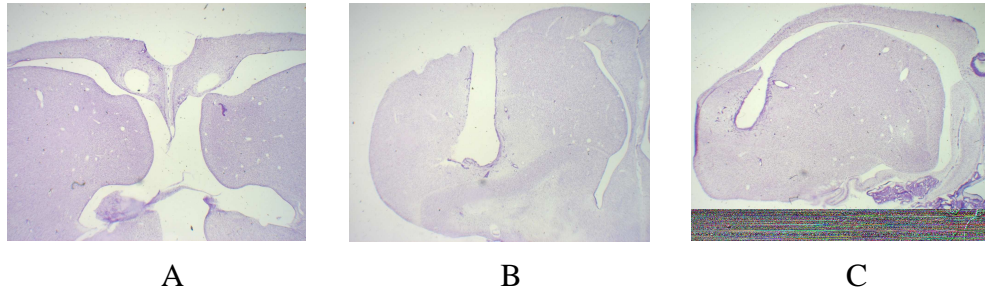


Şekil 24. Sol NCL'in ve sağ NCL'in TTX ile bloklanması sonucunda elde edilen kategorik transfer puanları.

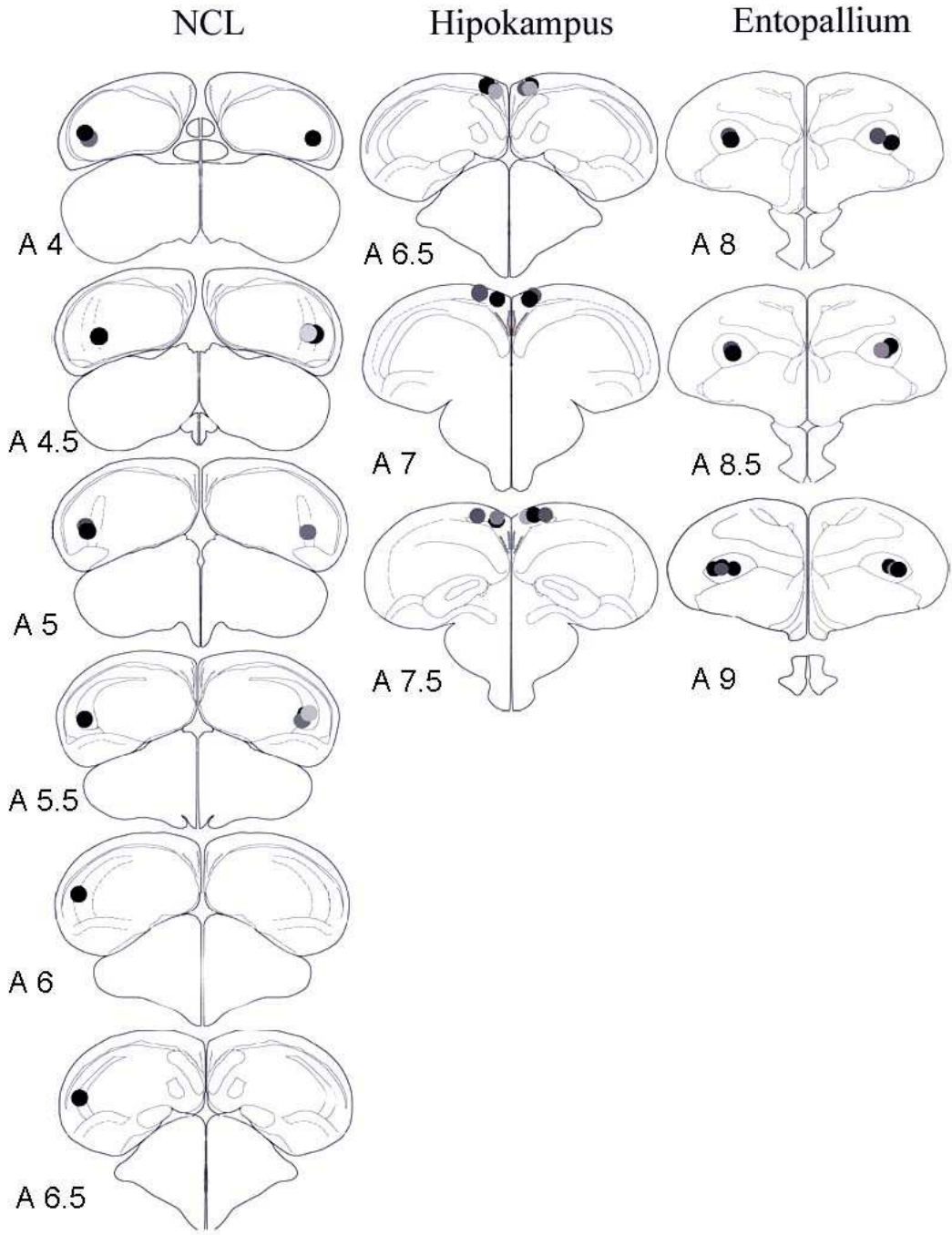
Histoloji Sonuçları

Deneyler tamamlandıktan sonra histolojik inceleme için çıkarılan beyinler bir dizi işlemde (bkz. Histoloji) geçirildikten sonra dondurulmuştur. Mikrotomda kesitlere ayrılan beyinlerin histolojik analizleri sekiz denek için kanülaların ilgili bölgelere yerleştirildiğini göstermiştir. Şekil 25 entopallium, NCL ve hipokampus için beyin kesitlerinin mikroskop altındaki rekonstrüksiyonunu göstermektedir.

Ayrıca immunohistokimya işleminden geçirilen beyin kesitleri incelendiğinde TTX'in ilgili bölgelerde aktive olduğu gözlenmiştir (Şekil 26).



Şekil 25. Kanülaların ilgili bölgelerin sınırları içinde olduğunu gösteren örnek kesitler. (A) Sağ ve sol hipokampus (B) Sol entopallium ve (C) Sol NCL.



Şekil 26. İmmunohistokimya işlemi sonucunda NCL, hipokampus ve entopalliuma yerleştirilen kanülaların ilgili yapıların koordinatları içerisinde bulunduğu ve TTX'in ilgili bölgelere dağıldığı gözlenmiştir.

TARTIŞMA

Çalışmanın temel amacı güvercinlerin kategorileme öğrenmesinde entopallium, NCL ve hipokampusun katkısını anlamak ve bu yapılar arasındaki hangi etkileşimlerin eski uyarıcıların tanınmasında; hangi etkileşimlerin kategori bilgisinin yeni uyarıcılara transfer edilmesinde etkili olduğunun belirlenmesidir. Bu amaçla güvercinler bir grup insan ve insan olmayan resmi ayırt etmek üzere hem yeni hem de eski uyarıcıları içeren transfer testleri ile eğitilmiştir. Deneklerin eski uyarıcılarda ayırt etme kriterine yeni uyarıcılardan daha önce ulaştıkları görülmektedir. Ancak güvercinlerin kısa bir eğitim aşamasından sonra yeni uyarıcıları da başarı ile ayırt edebildikleri gözlenmiştir. Çalışmadan elde edilen bu bulgular literatürde yer alan diğer çalışmalarla (Aust ve Huber, 2001; 2002; 2006; Herrnstein, Loveland ve Cable, 1976; Yamazaki, Aust, Huber ve Güntürkün, 2007) tutarlı olarak güvercinlerin eğitildikleri insan ve insan olmayan uyarıcıları ayırt edebildiklerini ve bu kategorileme bilgisini yeni uyarıcılara transfer edebildiklerini göstermiştir.

Bu aşamadan sonra bir hemisferdeki entopallium ve kontralateral yöndeki NCL, hipokampus veya NCL ile hipokampusun birlikte TTX enjekte edilerek bloklanması sonucunda güvercinlerin yeni ve eski uyarıcılara verdikleri ayırt etme tepkileri incelenmiştir. Genel olarak TTX'in deneklerin bellekten geri getirme performansı üzerinde etkili olduğu görülmüştür. Bölgelere TTX enjekte edildiğinde salin enjekte edildiği koşullara göre performasta düşme meydana geldiği gözlenmiştir. Ancak yapılan detaylı analizler tüm bölgelerin TTX ile bloklanmasının ayırt etme performansını aynı derecede etkilemediğini göstermiştir. Bur durum, bazı bölgelerin ayırt etme sürecinde diğerlerinden daha etkili bir rol oynadığına işaret etmektedir.

Ayırt etme performansını incelemek üzere ele alınan değişkenlerden birisi bellekten geri getirme puanıdır. Bu puan, eski uyarıcıları ayırt etme puanından, yeni uyarıcıları ayırt etme puanı çıkarılarak elde edilmektedir. Dolayısıyla, bir bloklama koşulunda yüksek bir puanın elde edilmesi, eski uyarıcıların, yeni uyarıcılardan daha iyi değerlendirildiğini ifade etmektedir. Örneğin, bellekten geri getirme puanları incelendiğinde sağ hipokampusun bloklanmasıyla elde edilen puan ile sol hipokampusun bloklanmasıyla elde edilen puan arasında anlamlı bir fark olduğu, sağ hipokampusun

bellekten geri getirme sürecine sol hipokampusten daha fazla katkıda bulunduğu gözlenmiştir. Sol hipokampusun bloklanması durumunda ise, negatif bir puan elde edilmiştir. Bu durum, sol hipokampus koşulunda yeni uyarıcıların ve eski uyarıcıların değerlendirilme puanları arasında büyük bir farkın olmadığını, aksine yeni uyarıcıları ayırt etme performansının eski uyarıcıları ayırt etme performansından yüksek olduğunu göstermektedir. Benzer bir şekilde sol NCL'in de bellekten geri getirmeye, sol hipokampusten daha fazla katkıda bulunduğu görülmüştür.

Eski uyarıcıların değerlendirilmesine ilişkin olarak hesaplanan genel bellek puanları incelendiğinde ise yine bazı bölgeler arasında farklılıklar olduğu görülmektedir. Genel bellek puanı eski uyarıcıların değerlendirilmesinde salin koşulunda ve TTX koşulunda elde edilen puanların farkı alınarak hesaplanmaktadır. Bu nedenle bir koşulda yüksek bir genel bellek puanına ulaşılması o bölgenin genel belleğe olan katkısını ifade etmektedir. Genel bellek puanları karşılaştırıldığında sağ NCL'in hem sağ NCL + sağ hipokampusten, hem de tek başına sağ hipokampusten daha yüksek genel bellek puanına ulaştığı bulunmuştur. Bu bulgular sağ NCL'in sağ hipokampuse kıyasla eski uyarıcıları değerlendirmekte daha etkili bir yapı olduğunu ve bellek-temelli kodlama yaptığını göstermektedir. Ancak sol NCL ve sağ NCL arasındaki fark anlamlı bulunmamıştır.

Deneklerin yeni uyarıcılara verdiği ayırt etme tepkileri temelinde hesaplanan kategorik transfer puanlarında da bölgeler arası farklılıklar bulunmuştur. Kategorik transfer puanı, yeni uyarıcılara salin koşulunda verilen ayırt etme puanından, TTX koşulunda verilen ayırt etme puanı çıkarılarak hesaplandığı için bir bölgede yüksek bir kategorik transfer puanının elde edilmesi, o bölgenin kategori bilgisini yeni uyarıcılara transfer edebilme özelliğini göstermektedir. Analiz sonuçları kategorik transfere sol NCL'in sağ NCL'den ve sol hipokampusten daha fazla katkıda bulunduğunu göstermiştir. Bu bulgu, sol NCL'in diğer yapılardan farklı olarak uyarıcıları kategorilerine göre kodladığını ve kategori bilgisinin yeni uyarıcılara transfer edilmesinde en önemli rolü oynadığını göstermektedir.

Çalışma bulguları hem eski hem de yeni uyarıcıların kategorilenmesinde NCL'in katkısının gerekli olduğuna işaret etmektedir. Tektofugal görsel sistemde

entopalliumdan gelen görsel bilgi NCL'e de gönderilmektedir. Bu nedenle uyarıcıların görsel özellikleri işlendikten sonra, bu bilginin daha detaylı analizi için NCL'e transfer edildiğini varsayabiliriz. Entopallium tek başına uyarıcıları işlemekte ve motor tepkiler ortaya çıkarmakta NCL aracılığı ile olduğu kadar etkili değildir. Gerek bellekten geri getirme puanları gerekse kategorik transfer puanları incelendiğinde NCL'in bloklanması performansta önemli bir değişikliğe yol açtığı gözlenmiştir. Bellekten geri getirmede sağ NCL'in, kategorik transferde ise sol NCL'in daha etkili olduğu görülmüştür. Bu nedenle sağ NCL'in bellek / örnekleme-temelli kategorilemede, sol NCL'in ise kategori / prototip-temelli kategorilemede rol oynadığı öne sürülebilir. Sol NCL kategori / prototip temelli kategorileme yaptığı için hem eski hem de yeni uyarıcıların ayırt edilmesinde etkili olmaktadır. Bu nedenle genel bellek puanı yani eski uyarıcıların ayırt edilmesi söz konusu olduğunda sol NCL kategori temelli ayırt etme stratejisini kullanarak doğru tepkide bulunabilmektedir. Muhtemelen sol NCL eski uyarıcılarla olan yaşantılar sonucunda bir prototip bilgisi çıkarmakta ve bu prototip bilgisini kullanarak yeni uyarıcıları kategorilemektedir. Sağ NCL'in ise bellek puanına önemli katkıda bulunduğu; ancak, yeni uyarıcıların kategorilenmesinde etkili olmadığı gözlenmiştir. Bu bulgulardan yola çıkılarak NCL'de uyarıcıların görsel temsillerinin akılda tutulmasına ve kategorilenmesine ilişkin bir lateralizasyonun varlığından söz edilebilir.

Denekler eski uyarıcılarla uzun bir eğitim aşaması geçirdiği için bu uyarıcıları ayırt ederken hem bellek temelli hem de kategori temelli ayırt etme stratejisini kullanıyor olabilirler. Ancak yeni uyarıcıları ayırt etmek söz konusu olduğunda sadece bellek-temelli ayırt etme stratejisinin yeterli olmayacağı, aynı zamanda kategori-temelli ayırt etme sürecinin devreye gireceği öngörülmektedir.

Eğitim aşamasında ve transfer testlerinde kullanılan pozitif uyarıcılar insan yüzü, insan vücudu, bir kişi veya bir grup insanın olduğu fotoğrafları içermektedir. Transfer testindeki yeni uyarıcılar ise aynı içeriğe sahip olsa bile deneklerin daha önce görmediği fotoğraflardan oluşmaktadır. Bu bakımdan denekler, yeni uyarıcılara doğru tepkide bulunabilmek için eğitim aşamasında karşılaşılan pozitif uyarıcıların ortak özelliklerini biraraya getirerek bir prototip oluşturmak durumundadır. Sol NCL yeni

uyarıcılarının kategorilenmesinde etkili olduğu için bu yapının soyutlama sürecinde yer alan temel sinirsel yapı olduğu öne sürülebilir. Çalışma bulguları ile tutarlı olarak Freedman ve Miller (2008) maymun beyninde PFC nöronlarının uyarıcıları kategori temelinde kodladığını ve deneklerin davranışsal tepkileri ile paralel olarak bu nöronların doğru uyarıcılara ilişkin farklı sinirsel tepkiler verdiğini göstermiştir. Buradan yola çıkarak, PFC ile benzer bir işleve sahip olan sol NCL'deki nöronların da uyarıcıları kategori üyeliğine göre kodladığı düşünülebilir. Kirsch ve arkadaşlarının (2009) güvercinlerde NCL'deki nöronlardan kayıt alarak yaptıkları çalışmada bu bölgedeki nöronların uyarıcıları davranışsal sonucuna göre kodladıkları bulunmuştur. Sunulan çalışmada da pozitif uyarıcılara tepkide bulunmak yiyeceğin verilmesi ile sonuçlanırken, negatif uyarıcılara tepkide bulunmak yiyeceksiz geçen uzun bir dönem ile sonuçlanmaktadır. Dolayısıyla, uyarıcı kategorileri davranışsal sonuçları bakımından Kirsch ve arkadaşlarının kategorileri ile benzerlik taşımaktadır. Bu bakımdan ele alındığında özellikle sol NCL'de insan ve insan olmayan kategorileri kodlayan nöronların varolabileceği düşünülebilir. Öte yandan bir başka olasılık da NCL'de eğitim aşamasında sunulan her bir uyarıcıyı kodlayan nöronların ya da nöron gruplarının var olmasıdır. Çalışma bulgularına dayanarak bu tip nöronların var olması durumunda daha çok bellek-temelli kodlama yaptığı gözlenen sağ NCL'de yer alacağı speküle edilebilir.

Çalışmada gözlenen bir başka bulgu da, eski uyarıcıların kategorilenmesinde ya da bellekten geri getirme performansında hem NCL hem hipokampusun bloklanması durumunda, sadece NCL'in bloklandığı koşullarda olduğu kadar bozulmanın gözlenmemesidir. Bu durum güvercin beyninde birbirinin eksikliğini telafi eden birden fazla kategorileme sisteminin yer almasından kaynaklanıyor olabilir. Deney bulgularına göre sol NCL'in kategorilemede temel yapı olduğunu, ancak NCL'in sinirsel aktivitesinin geçici inhibisyonu sonucunda entopallium gibi diğer yapıların ayırt etme becerisini bir dereceye kadar sürdürebildiğini düşünebiliriz. Çalışmadan elde edilen bulgular, hem NCL hem de hipokampusun bloklandığı ancak entopalliumun tek yönlü olarak aktif olduğu koşullarda deneklerin eski uyarıcıları doğru bir şekilde ayırt ettiğini göstermiştir. Muhtemelen, entopallium, NCL ve hipokampusun katkısı olmadığında hem eski hem de yeni uyarıcıları kategorilerken eski uyarıcılara ait görsel ipuçlarından yararlanmaktadır. Transfer testlerindeki yeni uyarıcılar, eski uyarıcı seti içerisindeki

bazı uyarıcılarla temel ortak özelliklere sahip olabilirler. Örneğin, transfer testindeki bir yüz fotoğrafı eski uyarıcı setindeki başka bir yüz fotoğrafı ile benzer renk ve konum özelliklerine sahip olabilir ve bu durum deneğin bu uyarıcıya eski bir uyarıcıya verdiği tepkiyi vermesine yol açabilir. Bu durum NCL ve hipokampusun birlikte bloklandığı koşullarda neden ayırt etme performansının çok düşük olmadığını açıklayabilir. Entopalliumun görsel uyarıcıların fiziksel özellikleri temelinde yaptığı ayırt etme belirli bir dereceye kadar etkili olmaktadır. Ancak NCL ve hipokampus bloklandığında entopalliumun yeni uyarıcıların kategorileme sürecine çok fazla katkıda bulunmadığı görülmüştür. Bu durum NCL'in katkısı olmaksızın entopalliumun yeni uyarıcıları tek başına çok da etkili bir şekilde ayırt edemediğini göstermektedir. Salin koşullarında entopallium ve NCL etkileşimde bulunabildiği için ayırt etme performansları yüksek olmaktadır. Ancak sağ ya da sol NCL'deki sinirsel aktivite TTX ile bloklandığında bu ayırt etme performansı düşmektedir. Öte yandan eski uyarıcılar söz konusu olduğunda kategorileme performansı yeni uyarıcılarda olduğu kadar düşük olmamaktadır. Bu nedenle entopalliumun örnekleme-temelli bir strateji kullandığı; ancak bu stratejinin yeni uyarıcıları değerlendirmekte etkili olmadığı düşünülmektedir.

Buraya kadar tartışılan bulgular ışığında kategorileme sürecinde entopallium ve NCL etkileşiminin önemli olduğu ortaya çıkmaktadır. Marsolek'in (1999) kategorileme sürecine ilişkin olarak öne sürdüğü model, benzer bir etkileşimin varlığına işaret etmektedir. Buna göre, kategorileme işleminde, görsel ve görsel-sonrası (*post-visual*) alt sistemler arasındaki etkileşim önemli bir rol oynamaktadır. Bu süreçte görsel sisteme gelen farklı girdi şekilleri ortak olarak aynı semantik bilgiye ulaşıyorsa, görsel sistemin bir bölümü, görsel-sonrası alt sistemlerden gelen interaktif geribildirim duyarlı hale gelir. Bu geribildirim bir görsel alt sistemin söz konusu girdi şekillerini birlikte kategorilemeyi öğrenmesine ve aynı çıktıyı aktive etmesine yol açabilir. Modeli sunulan çalışma verilerine uyarladığımızda entopalliumdan gelen görsel bilginin ilk önce NCL'de işlendiğini ve sonra bu bilgiye ilişkin olarak NCL'den entopalliuma geribildirim gönderildiğini düşünebiliriz. Bu işlemin denemeler boyunca tekrarlanmasıyla görsel sistemin önemli bir parçası olan entopalliumun kategorilemede etkili bir eleman haline gelmiş olduğu öne sürülebilir.

Marsolek'e (1999) göre soyutlama-temelli alt sistem sol hemisferde ve örnekleme-temelli alt sistem sağ hemisferde etkili olarak çalışmaktadır; ancak bu iki alt sistem birbirine paralel olarak işlemektedir. Sunulan çalışmanın bulguları Marsolek'in görüşü ile tutarlı görünmektedir. Benzer şekilde sol NCL'in prototip temelli kategorilemede ya da soyutlamada; sağ NCL'in ise bellek- ya da örnekleme temelli kategorilemede özelleştiği gözlenmiştir.

Entopallium ve kontralateral yöndeki NCL ile hipokampusun birlikte bloklandığı koşullarda eski uyarıcıların ayırt edilmesinde yüksek bir performansın olduğu gözlenmiştir. Uyarıcılarla olan uzun eğitim süreci sadece entopalliumun tek taraflı aktif olduğu bu deney koşulunda deneklerin doğru tepkileri üretmesini kolaylaştırmış olabilir. Bu bakımdan daha önceden öğrenilmiş uyarıcıların kategorilenmesi söz konusu olduğunda entopalliumun varlığı yeterli gibi görünmektedir. Freedman ve Miller (2008), maymun beynindeki ITC nöronlarının uyarıcılara görsel benzerlik temelinde tepkide bulduklarını; ancak daha soyut kategori üyeliği temelinde tepkide bulunmadığını ortaya koymuşlardır. Araştırmacılar (2008) ITC nöronlarının seçiciliğinin örnek uyarıcılara göre değiştiğini gözlemişlerdir. ITC nöronları kategorinin değişkenliğini kodlamasa bile, uyarıcıların şekillerine ve özelliklerine göre uyarıcıları gruplayabilmektedir. Sunulan çalışmada da entopalliumun eski uyarıcıları şekillerine veya belirli fiziksel özelliklerine göre kodladığı ve bu uyarıcıları ayırt etme işleminde NCL'in ve hipokampusun katkısı olmaksızın etkili olabildiği düşünülmektedir. Eğitim aşamasındaki pozitif uyarıcılar insan yüzü veya insan vücudunun bir parçasını içermektedir. Muhtemelen entopallium derinin rengi, ya da yüz hatlarının organizasyonu gibi görsel ipuçlarından yararlanmaktadır. Bu nedenle entopalliumdaki kategorileme sürecinin örnekleme-temelli olduğunu düşünebiliriz.

Öte yandan, Cook ve Smith (2006), kategori öğrenmenin ilk aşamalarında güvercinlerin ve insanların soyutlama-temelli temsili kullandıklarını ve sonraki aşamalarda örnekleme yoluyla akılda tutma stratejisini kullandığını öne sürmektedir. Sunulan çalışmada denekler görevi öğrendikten sonra test edildiği için öğrenme aşamasında bloklanan bölgelerin etkileri hakkında bir bilgi edinmek mümkün olmamıştır. Buna karşın, kategori bilgisinin kazanılması için NCL'in varlığının kritik

olduğunu ve uyarıcıların soyutlanması için gerekli temel yapı olduğunu ifade edebiliriz. Ancak, entopallium da uyarıcılarla olan yaşantıları sonucunda ve NCL ile karşılıklı bağlantılara sahip olması nedeniyle kategorileme sürecinde etkili bir rol oynayabilir. Bununla birlikte entopallium düzeyindeki kategorilemenin soyutlama temelinde değil; ancak örnekleme temelinde olabileceği öne sürülebilir. Çünkü çalışmada entopalliumun yeni uyarıcıların ayırt edilmesinde değil; sadece eski uyarıcıların ayırt edilmesinde tek başına etkili olduğu gözlenmiştir.

Uyarıcı ayırt etmede entopalliumun rolüne ilişkin olarak elde edilen bulgular literatürdeki diğer ayırt etme çalışmaları (Bessette ve Hodos, 1989; Watanabe, 1991; 2005; 1996; Watanabe ve ark., 2008) ile oldukça tutarlı görünmektedir. Bu bulgulara dayanarak, entopalliumun sadece basit görsel ayırt etme süreçlerinde değil; aynı zamanda daha karmaşık bazı kategorileme süreçlerinde de yer aldığını ifade etmek mümkündür.

Çalışma bulguları entopallium ve NCL arasındaki etkileşimin önemine işaret etmiştir. Peki, bu süreçte hipokampus nasıl bir rol oynamaktadır? Entopallium ve karşıt yöndeki hipokampusun TTX ile bloklanması sonucunda hem bellek-temelli hem de kategorik-temelli ayırt etme performansında önemli bir bozulma olmadığı görülmektedir. Watanabe ve arkadaşları (2008) da zebra sakalarının örüntü ayırt etmesinde entopallium lezyonlarının doğru tepkilerin yüzdesinde azalmaya yol açtığını; ancak hipokampus lezyonlarının herhangi bir bozulmaya yol açmadığını bulmuşlardır. Colombo ve Broadbent (2000) ise memelilerde ve kuşlarda bir dizi hipokampus lezyon çalışmasını karşılaştırmıştır. Araştırmacılar, ortak olarak otoşekillendirme tepkileri ve bazı uzamsal görevlerde bozulmaların olduğunu; ancak, örneğe gecikmeli-eşleme, eş-zamanlı ayırt etme veya görsel ayırt etme gibi görsel görevlerde herhangi bir bozulma olmadığını gözlemişlerdir. İnsanlarla yapılan bir grup çalışma (Graham ve ark., 2006; Mayes ve ark., 2004; Reber, Wong ve Buxton, 2002; Yago ve Ishai, 2006) hipokampus hasarının kategorileme performansında büyük bir bozulmaya yol açmadığını göstermiştir. Çalışmalar hipokampusun daha ziyade uzamsal öğrenme, uzamsal bellek (Graham ve ark. 2006; McDonald, Ko ve Hong, 2002; McDonald ve ark., 2006; White, Strasser ve Bingmann, 2002), bilişsel esneklik (Watanabe, 2005) ve uyarıcılar

arasındaki ilişkileri işlemek (Mayes ve ark. 2004) ile ilişkili bir rolü olduğuna işaret etmektedir.

Ancak sunulan çalışmada yapılan detaylı analizler hipokampusun kategorileme süreci üzerinde dolaylı bir etkisi olduğunu ortaya koymaktadır. Bellekten geri getirme puanları incelendiğinde sol hipokampusun bloklanması durumunda deneklerin negatif yönde puan aldıkları görülmektedir. Bellekten geri getirme puanı eski uyarıcılara verilen tepkilerden yeni uyarıcılara verilen tepkiler çıkarılarak elde edildiği için, bu değişkene ilişkin olarak alınan negatif bir puan, deneklerin yeni uyarıcılara daha fazla tepkide bulunduğunu göstermektedir. Diğer bir ifade ile denekler diğer koşullarda olduğu gibi eski uyarıcılara yenilerden daha fazla tepkide bulunmamıştır. Yine kategorik transfer puanları incelendiğinde sol hipokampusun sol NCL'e göre yeni uyarıcıların kategorilenmesine daha az katkıda bulunduğu görülmüştür. Benzer şekilde sol hipokampus koşulunda negatif yönde bir puan elde edilmiştir. Kategorik transfer puanları deneklerin salin koşulunda yeni uyarıcılara verdiği tepkilerden TTX koşulunda verdiği tepkiler çıkarılarak elde edildiği için, genel olarak deneklerin sol hipokampus TTX koşulunda yeni uyarıcılara salin koşulunda olduğundan daha fazla tepkide bulunduğu söylenebilir. Hipokampus bloklandığında deneklerin yeni uyarıcılara daha fazla tepkide bulunuyor olması, sol hipokampusun yeni uyarıcıların ayırt edilmesine ilişkin inhibitör etkiye sahip olması ile açıklanabilir. Son dönemlerde yapılan hipokampus çalışmaları hipokampusun aynı zamanda davranışsal inhibisyon ile ilişkili olduğunu ortaya koymaktadır. McDonald ve arkadaşları (2007) sıçan hipokampusuna ilişkin olarak iki altsistem önermektedir: Dorsal ve ventral. Dorsal sistemin uzamsal bilgiyi kazanmak ve depolamakla ilişkili olduğu; ventral alt sistemin ise diğer bellek sistemlerinin baskılanması ile ilişkili olduğu öne sürülmektedir. McDonald ve arkadaşları (2002) görsel ayırt etme görevinde dorsal veya ventral hipokampus lezyonu olan sıçanların performansında bir bozulma gözlenmediğini rapor etmişlerdir. Ancak, araştırmacılar hipokampus lezyonu olan sıçanların tersini öğrenmede kontrollerden daha iyi performans gösterdiğini gözlemişlerdir. Hipokampal lezyonu takiben inhibitör bağlantıların ortadan kalkması pekiştirilmemiş davranışlarda artış ile sonuçlanmıştır. McDonald ve arkadaşlarına (2007) göre hipokampus eğitim aşamasında uyarıcılara ilişkin bilgiyi tesadüfen kazanmakta ve depolamaktadır; fakat hipokampus görsel ayırt

etmenin kazanılması için kritik bir öneme sahip değildir. McDonald ve arkadaşlarının bu görüşüne ek olarak Colombo ve Broadbent (2000) de güvercinlerde hipokampus lezyonunun hatalı bilgilerin kodlanmasının ya da uygun olmayan davranışın ortaya çıkmasının baskılanmasında bozulmaya yol açtığını öne sürmektedir. Bu bulgulardan yola çıkarak, sunulan çalışmada hipokampusun eğitim aşamasında eski uyarıcılara ilişkin bilgiyi kodladığı ve depoladığı düşünülebilir. Buna karşın, hipokampusun bloklanmadığı durumlarda yeni uyarıcıların sunumu söz konusu olduğunda hipokampusun bu uyarıcıları negatif uyarıcı gibi değerlendirerek “yap” tepkilerini baskıladığı düşünülebilir. Ancak, NCL yönetici işlevlerde ve kategorileme sürecinde rol oynayan temel sinirsel yapı olduğu için NCL’in varlığında hipokampusun inhibitör etkisinin ortaya çıkmaması beklendiği bir sonuç olarak değerlendirilebilir. Bununla birlikte NCL’in sinirsel aktivitesinin bloklandığı durumda hipokampusun inhibitör etkisi tekrar ortaya çıkmaktadır. Sonuç olarak, hipokampusun bloklanmasının inhibisyonu kaldırdığını ve bunun yeni uyarıcılara verilen tepkilerde artışa yol açtığını düşünebiliriz.

Genel olarak bulgular, uyarıcıların ayırt edilmesi ve kategorilenmesi sürecinde NCL’in etkili bir bölge olduğunu ve entopallium ile etkileşim içinde çalıştığını; buna bağlı olarak entopalliumun da kategorilemede bir rol oynadığını; hipokampusun ise kategorileme sürecine dolaylı olarak etkide bulunduğunu ortaya koymaktadır. Entopallium NCL ve hipokampusun bloklanması durumunda öğrenilmiş uyarıcıların kategorilenmesinde NCL’in yokluğunu telafi edebilmektedir. Fakat, yeni uyarıcıların kategorilenmesi söz konusu olduğunda NCL’in varlığı mutlaka gerekli görünmektedir. Tüm bu bulgular, öğrenilmiş örnekler için birden fazla kategorileme sisteminin işlediğine; kategori bilgisinin transferi için ise NCL’in bulunduğu bir sistemin varlığına işaret etmektedir.

Sunulan çalışmada güvercinlerde ön plana çıkan tektofugal görsel sistem esas alınarak bloklama prosedürü uygulanmıştır. Ancak ikinci bir görsel yol olan talamofugal görsel sisteme ilişkin bir manipulasyon yapılmamıştır. Çalışmada bir hemisferdeki entopalliumun bloklanması sonucunda aynı hemisferdeki NCL ve hipokampuse bilgi akışının büyük ölçüde engellendiği varsayılmıştır. Ancak, anatomik

alıřmalar NCL'e talamofugal sistemden de projeksiyonların olduđunu gstermiřtir. Bu nedenle bir hemisferde entopalliuma TTX enjekte edilmesi yoluyla aynı hemisferdeki NCL'e grsel bilgi akıřının engellenmesi durumunda, NCL'e talamofugal sistem zerinden bir miktar bilgi tařınmıř olabileceđi dřnlebilir. Bu durum NCL'e bilgi akıřının byk lde engellenmesini deđiřtirmemekle birlikte, TTX ve salin kořulları arasındaki farkın azalmasında rol oynamıř olabilir.

DENEY II

GİRİŞ

Deney I, NCL aktivitesinin geçici olarak engellenmesinin uyarıcıların temsilinde ve kategorilenmesinde bozulma yarattığını göstermiştir. Söz konusu bulgular, güvercinlerde NCL'in kategorileme sürecinde etkili bir sinirsel yapı olduğunu ortaya koymuştur. Bu bulgulardan yola çıkılarak Deney II'de sağ ve sol NCL'in uyarıcıları hücrese düzeyde nasıl kodladığı incelenmiştir.

Güvercinlerde NCL aktivitesine ilişkin olarak yapılan elektrofizyoloji çalışmaları, kuşların önbeyninde (*forebrain*) ödülü sinayalleyen uyarıcılar (S+) ile ilişkili nöral tepkilerin varlığına işaret etmektedir. Örneğin, itici uyarıcılarla klasik koşullama yordamının uygulandığı bir çalışmada (Kirsch ve Güntürkün, 2005) bir güvercinin gözüne S+dan sonra hava verilirken, negatif uyarıcı olan S- uyarıcısından sonra hava verilmemiştir. Araştırmacılar bu görev sırasında güvercinlerde NCL'deki nöronlardan kayıt almışlardır. Öğrenmenin ilk aşamalarında bu nöronların sadece hava uyarımına tepkide bulunduğunu; S+ ve S-ye tepkide bulunmadığını; ancak ilerleyen eğitim aşamalarından sonra bu uyarıcılara da tepkide bulunur hale geldiklerini gözlemişlerdir.

Bir başka çalışmada Kirsch ve arkadaşları (2009), güvercinlerde kategori-temelli öğrenme süreçlerini ve öğrenme ilerledikçe bunun nasıl değiştiğini tek-hücre düzeyinde NCL'den kayıt alarak incelemişlerdir. Araştırmacılar güvercinleri bir yap/yapma (*go/nogo*) kategorileme görevinde test etmişlerdir. Görev güvercinin birbirine fiziksel olarak benzemeyen iki uyarıcıya "yap" tepkisi vermesini gerektirirken, yine birbirine benzemeyen diğer iki uyarıcıya "yapma" tepkisi vermesini gerektirmiştir. Deneyde deneklerin, uyarıcıları fiziksel benzerlikleri bakımından değil, davranışsal sonuçları bakımından kategorilendirmesi amaçlanmıştır. Bunu sağlamak için denekler yap uyarıcısına tepkide bulunduğu ya da yapma uyarıcısına tepkide bulunmadığında su verilerek ödüllendirilmiştir. Araştırmacılar, NCL'deki nöronların uyarıcıları, görsel özelliklerini göz ardı ederek işlevsel anlamına göre kategorilendirebildiğini bulmuşlardır. Ayrıca çalışmada daha deneyimli olan güvercinlerde, nöronların ödül gelmeden önceki ipuçlarına tepki verdiğini, naif olan güvercinlerde ise nöronal aktivitenin ancak ödülün başlangıcından sonra ortaya çıktığını göstermişlerdir.

NCL'deki nöronal tepkilere ilişkin yapılan bir başka çalışmada (Kalenscher, Ohman, Windman, Freund ve Güntürkün, 2006) güvercinler bir özdenetim görevinde test edilmiştir. Hızlı tepki denemelerinde güvercinler sunulan ışığın ardından hızlı tepkide bulunmak ya da ipucunun ardından sabit bir aralık boyunca beklemek üzere eğitilmişlerdir. Aynı zamanda sunulan ipucu, verilen tepkinin büyük ya da küçük ödül ile sonuçlanacağını sinyallemiştir. NCL'den yapılan tek-hücre kayıtları, bazı nöronların ipucunun başlangıcı ile güvercinin tepkisi arasında tırmanan bir aktivite gösterdiğini ortaya koymuştur. Bu aktivite NCL'in ödül ile ilişkili zamanı içsel olarak kodladığı şeklinde değerlendirilmiştir. Bu çalışmada gözlenen tırmanan nöronal aktiviteye ilişkin alternatif bir açıklama ise, NCL'in motor tepkilerle ilişkili aktivasyonudur.

NCL aktivitesinin çalışma belleği ile ilişkili olduğuna dair bazı elektrofizyoloji çalışmaları mevcuttur. Örneğin Diekamp, Kalt ve Güntürkün (2002) güvercinleri bir yap/yapma görevinde eğitmiştir. Yap denemelerinde güvercinlere kırmızı ışık sunulduktan sonra 2 saniye içerisinde beş kez ağzını açıp kapaması sonucunda ödül olarak su verilmektedir. Yapma denemelerinde ise yeşil ışık sunulduktan sonra deneğin hiç bir tepkide bulunmaması gerekmektedir. Bu koşulda güvercin tepkide bulunursa tüm ışıklar kapatılarak 3 saniyelik bir bekleme cezası almaktadır. Araştırmacılar (2002) bu görevde eğitilmiş olan güvercinlerin NCL bölgesindeki nöronlardan tek-hücre kaydı almışlardır ve gecikme periyodu boyunca NCL nöronlarının ateşlenme oranının değiştiğini gözlemişlerdir. Bu nöronal tepkiler uyarıcı ile ilgili bilgi taşıma ya da motor tepkiye hazırlık olarak değerlendirilmiştir. Söz konusu tepkiler uyarıcının sunumunun ardından maymun PFC'sinde gözlenen nöronal tepkilerle (Wallis, Anderson ve Miller, 2001; Freedman, Riesenhuber, Poggio ve Miller, 2002) benzerlik göstermektedir.

Bir başka çalışmada Kalt, Diekamp ve Güntürkün (1999) güvercinleri bir yap/yapma görevinde eğitmişlerdir. Deneklere hem görsel hem de işitsel uyarıcı çiftleri sunarak pek çok duyuşsal modalitenin bağlantılı olduğu NCL'deki nöronların bu uyarıcılara verdikleri tepkileri incelemiştir. Görevde pozitif uyarıcı olan kırmızı ışık iki kere verilen ses ile, negatif uyarıcı olan yeşil ışık ise bir kere verilen ses ile eşleştirilmiştir. Denekler pozitif uyarıcı sırasında tepkide bulunduğunda ödül olarak su gelmekte; negatif uyarıcı sırasında tepkide bulunduğunda ceza olarak su gelmemektedir.

Arařtırmacılar NCL'deki nöronların uyarıcılara davranıřsal önemine göre tepkide bulduklarını ve sinirsel aktivite örüntüsünün operant davranıř ile iliřkili olduđunu bulmuřlardır. NCL nöronları denemenin pozitif ya da negatif oluřuna göre artan ya da azalan ateřlenme oranı göstermiřtir. Bazı nöronlar ödöl olan suyun sunumu sırasında yüksek aktivite göstermiř; diđer grup ise ödöl beklentisine iliřkin bir aktivite göstermiřtir. Bu çalıřma NCL'in multimodal bir bölge olduđuna ve davranıřı planlamada ve yönetmede kritik rol oynadıđına iřaret etmektedir.

NCL nöronlarının yönetici iřlemlerdeki rolünü incelemek üzere Rose ve Colombo (2005) güvercinleri örneđe gecikmeli-eřleme (*delayed-matching to sample*) görevinde eđitmiřlerdir. Ancak farklı olarak arařtırmacılar örnekten önce bir "hatırlama" ve "unutma" ipucu sunmuřlardır. Hatırlama ipucu sunulduđunda gecikme periyodu iki uyarıcının sunulduđu bir test denemesi ile devam etmekte ve güvercin bu iki uyarıcıdan örnek uyarıcı ile aynı olan uyarıcıya tepkide bulunduđunda ödöl almaktadır. Unutma ipucu sunulduđunda ise gecikme döneminin ardından bir test denemesi gelmemekte ve deneme sonlandırılmaktadır. Rose ve Colombo, NCL nöronlarının hatırlama kořulunda sürdürölen bir aktivite gösterdiđini; unutma kořulunda ise, sürmekte olan aktivitenin bozulduđunu gözlemiřlerdir.

Son dönemlerde yapılan bir çalıřmada (Verhaal, Kirsch, Manns ve Güntürkün, 2009) güvercinlere iki renk uyarıcısı sunulmuř, bunlardan birisi (CS+) su ile eřleřtirilmiř, diđer ise (CS-) eřleřtirilmemiřtir. Kuřlarda görsel sistemin önemli bir bölümü olduđu kabul edilen entopalliumdaki nöronların bu iki uyarıcıya verdikleri sinirsel tepkiler kaydedilmiřtir. Buna göre, hem sađ hem de sol entopalliumun CS+ ve CS-ye farklı tepkilerde bulunduđu; ancak sol entopalliumdaki nöronların CS+ ve CS-ye verdikleri hücresele tepki řiddetindeki farkın daha büyük olduđu ortaya konmuřtur.

Bu çalıřmadan yola çıkarak yapılan çalıřmada NCL'deki nöronların uyarıcı ayırt etme sırasındaki tepkilerini incelemek üzere "tek hücre kayıt yöntemi" (*single-cell recording*) kullanılmıřtır. Çalıřmanın amacı, NCL'deki nöronların da entopalliumda bulunan nöronlar gibi iki uyarıcıya farklı tepkilerde bulunup bulunmadıđını ve hücre tepkilerindeki bu farklılıđın sađ ya da sol NCL'e göre deđiřip deđiřmediđini incelemektir. Tez çalıřmasını önceki çalıřmadan ayıran temel bir fark güvercinlere dört

farklı rengin sunulması ve sunumun lateral olarak yapılmasıdır. Verhaal, Kirsch, Manns ve Güntürkün'ün (2009) çalışmasında kırmızı ve yeşil renk deneğin karşısına konulan bir ekrandan frontal olarak sunulmuştur. Sunulan çalışmada ise, deneğin sağ gözüne biri CS+ ve biri CS- olmak üzere iki renk ışık sunulmuş; sol gözüne ise yine biri CS+ biri CS- olan ve diğer göze gösterilen renklerden farklı olan iki renk ışık sunulmuştur. Dolayısıyla sağ ve sol göz farklı uyarıcılara maruz kalmış ve bir göz diğerinin gördüğü uyarıcıyı görmemiştir. Kuşlarda *corpus callosum*un olmaması ve optik sinirlerin optik kiyazmada tamamen çaprazlanmasından dolayı (bkz. Güntürkün, 1997) sağ göze sunulan uyarıcı bilgisinin büyük oranda sol hemisfere; sol göze sunulan uyarıcı bilgisinin ise büyük oranda sağ hemisfere ulaştığı varsayılmıştır. Sunulan çalışmaya ilişkin hipotezler şöyledir:

1. NCL'deki nöronların uyarımsız dönemdeki tepkileri ile CS+ya verdikleri tepkiler arasında anlamlı bir fark vardır.
2. NCL'deki nöronların uyarımsız dönemdeki tepkileri ile CS-ye verdikleri tepkiler arasında anlamlı bir fark vardır.
3. NCL'deki nöronların US'i sinayelleyen CS+ya verdikleri tepkiler ve sinyallemeyen CS-ye verdikleri tepkiler arasında anlamlı bir farklılık vardır.
4. Sağ ve sol NCL'deki nöronların CS+ya ve CS-ye verdikleri tepkiler arasında anlamlı bir fark vardır.
5. Hem sağ hem de sol göze sunulan uyarıcıların kontralateral NCL'de ortaya çıkardığı nöronal tepkiler, ipsilateral NCL'de ortaya çıkarılan tepkilerden daha güçlüdür.

Yöntem

Denekler

Çalışmada toplam beş güvercin (*Columba livia*) denek olarak yer almıştır. Tek hücre kaydının alınacağı beyin bölgelerinin açılması ve kafa sabitleyiciyi yerleştirmek için denekler deney aşamasından önce ameliyat edilmiştir. Güvercinlerin iyileşmesi için 7 günlük süre verilmiştir. Bir güvercin ameliyattan sonra iyileşmediği için deneye

alınmamıştır. Diğer bir güvercinin ilk kayıtlarında sorunlar olduğu için elektrofizyolojik kayıt alma sürecine devam edilmemiştir. Ancak davranışsal tepkileri kaydedilmiştir. Diğer bir güvercin ise farklı bir davranışsal paradigma ile eğitildiği için analiz aşamasında değerlendirilmemiştir. Sonuç olarak nöronal analiz aşamasında aynı yöntem ile eğitilen ve tutarlı tepki veren iki güvercinden (Denek 253 ve denek 777) alınan kayıtlar değerlendirilmiştir.

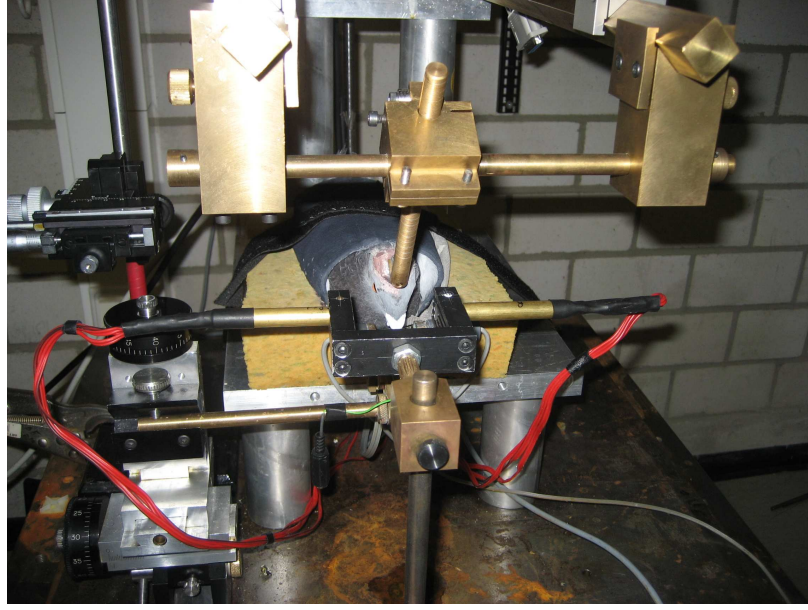
Elektrot Bölgelerinin Hazırlanması

Güvercinlere baş sabitleyicisini yerleştirmek ve kayıt bölgesini hazırlamak için “*equithesin*” (0.3 ml/ 100 g) enjekte edilerek anestezi uygulanmıştır. Kayıt bölgesi (A:5.5, L:7.5) Karten ve Hodos’un (1967) streotaksik atlasına bakılarak belirlenmiştir. Kafa sabitleyici blok gözlerin olduğu seviyede kafatasının anterior bölümüne dental akrilik ile sabitlenmiştir. Ayrıca NCL’in üzerindeki kemik, dental matkapla kaldırılmış ve dura maddesi görülebilir duruma getirilmiştir. Açıklık dolgu macunu ile kapatılmıştır. Yedi günlük iyileşme periyodundan sonra güvercinler elektrofizyolojik kayıtlar için hazır hale gelmiştir.

Araçlar

Güvercinin elektriksel kayıt sırasındaki hareketlerini kontrol edebilmek ve uyarıcıların sunumuna odaklanmasını sağlamak üzere, güvercin çok sıkı olmayan kumaştan bir kalıp içine konularak deneysel sunumun yapılacağı yerde köpükten bir kabın içine yerleştirilmiştir. Deneysel düzenek uyarıcı sunumu sırasında beyinden kayıt almaya olanak verecek şekilde dizayn edilmiştir (Şekil 27). Renk uyarıcılarını monoküler olarak sunmak amacıyla kuşların her iki gözünü kaplayacak şekilde yerleştirilmiş renkli diyotlardan yararlanılmıştır. Suyun verilmesini sağlamak için ise güvercinin ağzına denk gelecek şekilde yerleştirilmiş bir damlalık kullanılmıştır. Güvercinin su içmek için yaptığı gagalama tepkileri lazer sensörle kaydedilmiştir.

Tek-hücre aktivitesi Eckhorn multielektrot sisteminde kaydedilmiş (Şekil 28) ve dalga sınıflandırması da *Spike 2 (CED)*’de yapılmıştır.



Şekil 27. Deneysel düzenek



Şekil 28. Eckhorn multielektrot sistemi

İşlem Yolu

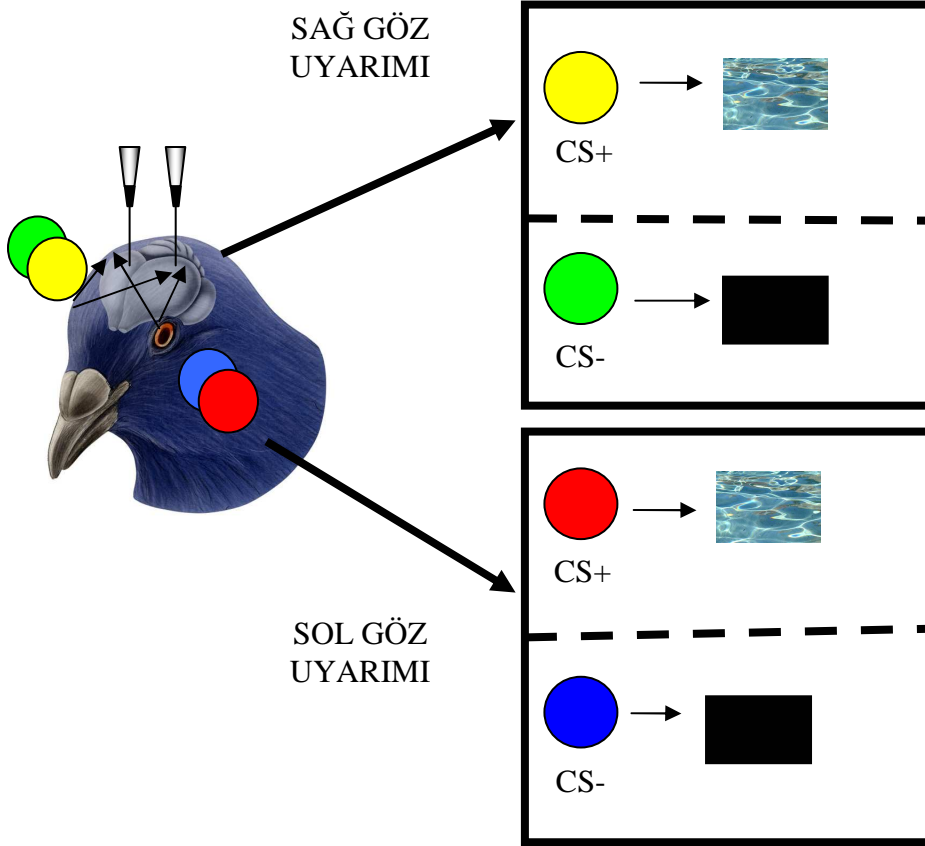
Koşullama Prosedürü

Suya ilişkin motivasyon yaratmak amacıyla deneyden 23 saat önce güvercinlerde su yoksunluğuna başlanmıştır. Çalışmada klasik koşullama prosedürü izlenmiştir. Su koşulsuz uyarıcı olarak sunulurken, dört renkli ışıktan (kırmızı, mavi, sarı, yeşil) ikisi CS+ olarak diğer iki renkli ışık ise CS- olarak sunulmuştur. Renkler monoküler olarak sunulmuş, sol göz sadece biri CS+ biri CS- olarak belirlenen iki ışığı (örneğin kırmızı ve mavi) görürken, sağ göz sadece biri CS+ biri CS- olarak belirlenen diğer iki renkli ışığı (örneğin sarı ve yeşil) görmüştür (Şekil 29). Renklerin parlaklığına bağlı olarak ortaya çıkabilecek bir etkiyi ortadan kaldırmak için renklerin sunumu denekler arasında dengelenmeye çalışılmıştır. Ancak tam dengeleme için yeterli sayıda denek olmadığı için sadece sağ göze sunulan uyarıcı denekler arasında değiştirilerek sunulmuştur. Denek 253 sarı ve mavi ışığı CS+; yeşil ve kırmızı ışığı CS- olarak alırken; denek 777 yeşil ve mavi ışığı CS+; sarı ve kırmızı ışığı CS- olarak almıştır.

Uyarıcı sunumu ve kayıt işleminin otomatik olarak gerçekleştirilmesi için *MATLAB* ortamında bir program yazılmıştır.

Koşullama aşamasında CS+, US (su) ile; CS- ise tek başına sunulmuştur. Denemeler içinde sunum sırası CS+ ve CS- için eşit sayıda olmak üzere seçkisiz olarak gelecek şekilde dengelenmiştir.

CS+ ve CS- için sunum süresi 1.5 saniye olarak belirlenmiştir. CS+ sunumundan 1.5 saniye sonra US verilmiş; yine 1.5 saniye sonra CS+ ve US birlikte sonlandırılmıştır. Uyarıcılar arası aralık 15 saniye olarak belirlenmiştir. Her bir blok 40 CS+ ve 40 CS- uyarıcı sunumundan oluşmuştur.



Şekil 29. Deney prosedürü. Sağ ve sol göz uyarımı koşullarında CS+ ve CS-nin sunumu. CS+ sunumunu, suyun sunumu takip eder. CS+ ve su birlikte sonlandırılır ve 15 snlik denemeler arası aralık dönemi (DAA) başlatılır. CS-nin sunumundan sonra hiçbir şey verilmez. Suyun sunumunun olmadığı 1.5 saniyelik periyottan sonra denemeler arası aralık dönemi (DAA) yer alır. Her bir denemede sağ ya da sol gözden sadece birine uyarıcı sunulur.

Kayıt Alma Prosedürü

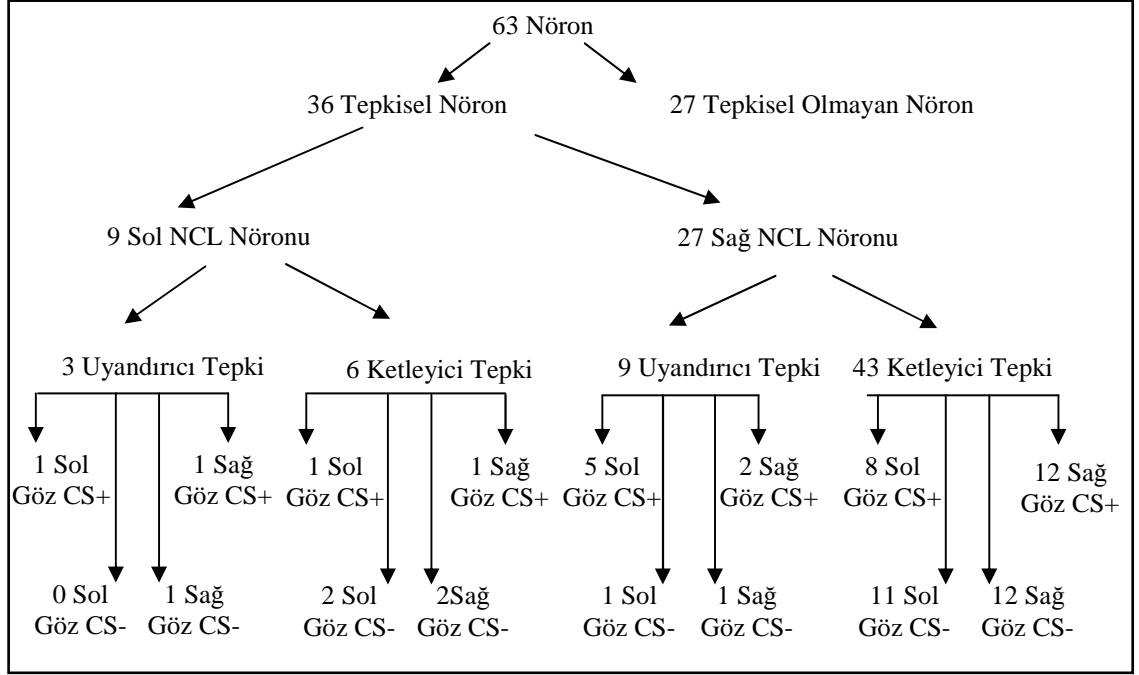
Davranışsal ölçüm olan CS+ ve CS-ye verilen gagalama tepkileri lazer sensör aracılığıyla kaydedilmiştir. Deneysel oturumlarda sağ ya da sol NCL olmak üzere sadece bir hemisferden kayıt alınmıştır. Sağ ve sol kayıt alma oturumları dengelenmiştir. Her bir kayıt alma döneminden önce duranın üzerindeki skar dokusu küçük cımbız yardımıyla kaldırılmıştır. Tek-ünite aktivitesi Eckhorn multielektrot sistemiyle (Thomas Recording, Giessen, Germany) kuartz-platinyum / tungsten elektrotlar kullanılarak kaydedilmiştir. Sinyaller 1000 kat yükseltilmiş; bir osiloskop ve bir odimonitor tarafından sürekli görüntülenmiştir. Tek üniteler koşullama paradigması uyarıcıların (CS+, CS-, su) sunumu boyunca AD'ye dönüştürülmüş ve bir bilgisayarda depolanmıştır. Bir oturumun sonunda güvercin elektrofizyolojik düzenekten alınarak kafatası açıklıkları kapatılmıştır. Sonra 15 dakika süreyle güvercinlerin suya sınırsız erişimi sağlanmıştır.

BULGULAR

Toplam iki denek ile 16 sol hemisfer, 20 sağ hemisfer oturumu gerçekleştirilmiştir. Oturumlarda kaydedilen hücre tepkileri *Spike 2* programı kullanılarak sınıflandırılmıştır. Her bir kanaldan elde edilen nöronal tepkiler filtrelendikten sonra Temel Bileşenler Analizi (*Principal Component Analysis*) kullanılarak gruplandırılmış ve sinyaller artifaktlardan arındırılmıştır. Veriler *Spike 2* programı aracılığıyla düzenlendikten sonra “*SON Import*” Programı kullanılarak *MATLAB* formatına çevrilmiştir. Bu nöronal sinyaller *MATLAB* ortamında yazılan bir program aracılığıyla sayısal hale getirilmiştir. Ayrıca bu program aracılığıyla dalgaların tek-hücre kriterlerine uyup uymadığı değerlendirilmiş ve elde edilen sinyalin tek bir nörona mı yoksa bir grup nörona mı ait olduğu belirlenmiştir. Dolayısıyla bu aşamada kayıtlar tek-ünite (*single-unit*) ve multi-ünite (*multi-unit*) olmak üzere ikiye ayrılmıştır. Deneylede denek 777’den 33 ve denek 253’den 30 olmak üzere toplam 63 tek-hücre ve denek 777’den 15; denek 253’den 17 olmak üzere toplam 32 multi-ünite tepkisi kaydedilmiştir. Ancak çalışmada tek bir nöronun uyarıcılara verdiği tepkileri incelemek amaçlandığı için analizlerde tek-hücre kayıtları dikkate alınmıştır. Tek-hücre kayıtlarının 28’i sol hemisferden ve 35’i de sağ hemisferden toplanmıştır.

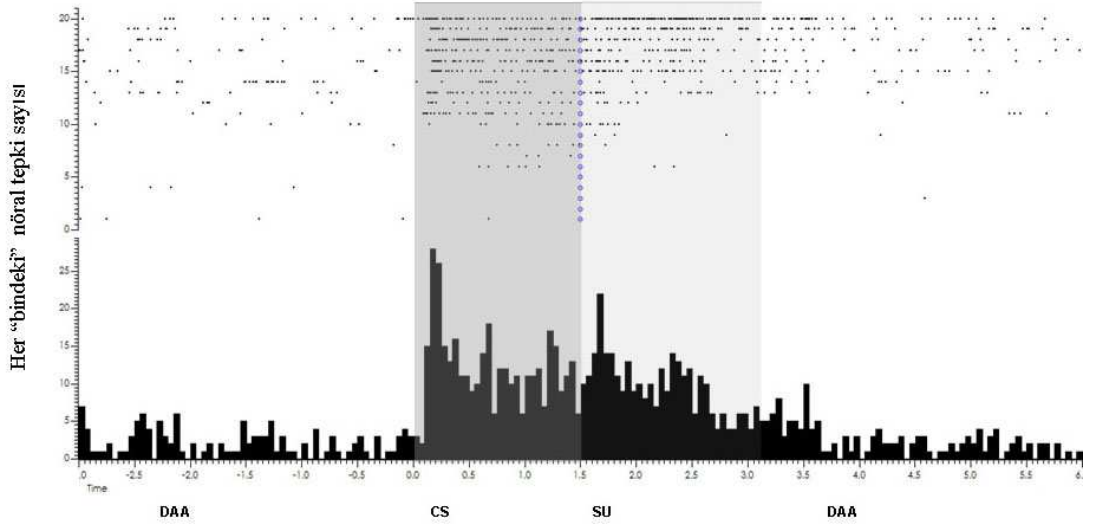
Genel hipotezleri test etmeden önce her bir nöron için ayrı istatistiksel testler yapılmıştır. Böylece her bir nöronun ilgili koşullarda nasıl tepki verdiği belirlenmiş ve nöronlar testlerin sonucunda ortaya çıkan tepki örüntüsüne göre sınıflandırılmıştır. Nöronların tepkilerine ilişkin ikili karşılaştırmalar yapmak üzere *MATLAB* Programında bağımsız örneklem için t-testleri uygulanmıştır. Nöronların uyarıcı (CS+ ve CS-) sunumları sırasındaki tepkileri esas alınarak sınıflandırma yapılmıştır. Bu testlerde karşılaştırılan koşullardan en az birinde anlamlı bir fark gösteren nöronlar “tepkisel”, karşılaştırılan hiç bir koşulda anlamlı fark göstermeyen nöronlar ise “tepkisel olmayan” olarak adlandırılmıştır. Buna göre hücrelerden 36 tanesinin tepkisel; geriye kalan 27 tanesinin ise tepkisel olmadığı bulunmuştur. Ek-1’de tepkisel nöronların tepki örüntüleri, karşılaştırılan koşullar ve t-testlerine ilişkin sonuçlar yer almaktadır.

Tepkisel nöronlar incelendiğinde genel olarak uyandırıcı ve ketleyici olmak üzere iki farklı tepki örüntüsünün var olduğu tespit edilmiştir. Şekil 30’da sağ ve sol NCL’deki nöronların verdikleri tepkilerin ayrıntılı gruplandırması gösterilmektedir.

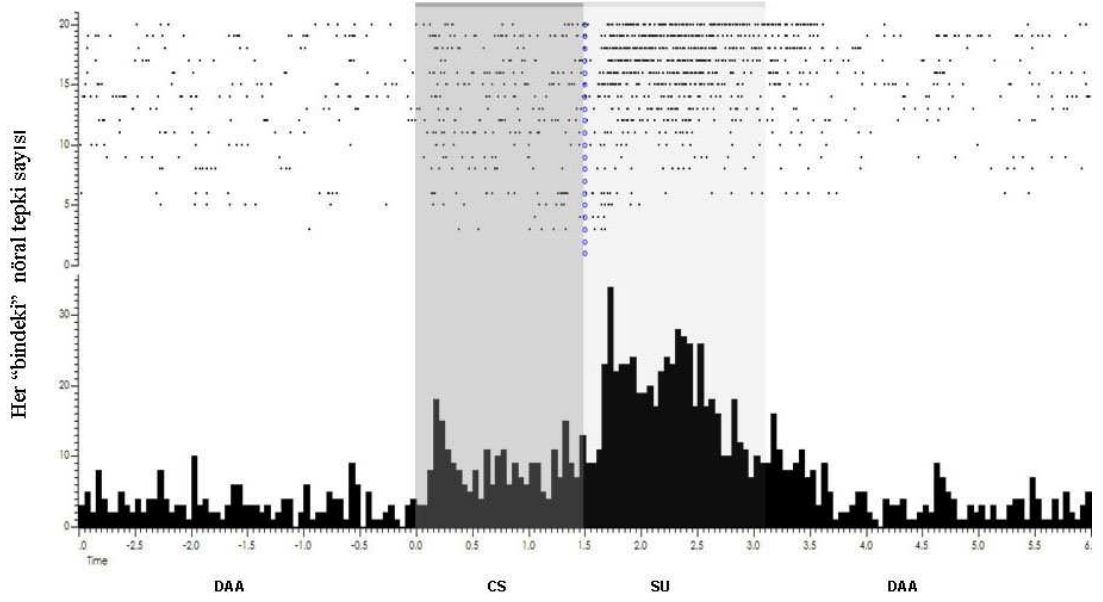


Şekil 30. Sağ ve sol NCL’deki tepkisel nöronların uyandırıcı ve ketleyici tepkilerinin gruplandırılması.

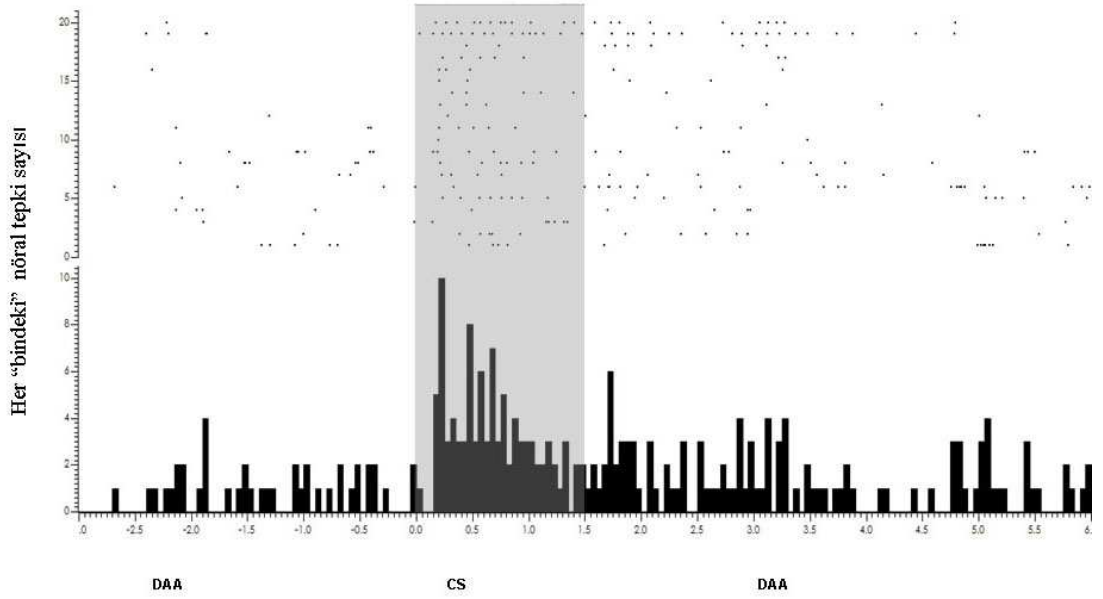
Bazı nöronlar uyarıcının varlığında denemeler arası aralık (DAA) dönemine göre daha yüksek tepkide bulunduğu için bu tepkiler eksitator / uyandırıcı olarak; diğer bir grup nöron ise uyarıcının varlığında denemeler arası aralık (DAA) dönemine göre daha düşük tepkide bulunduğu için bu tepkiler inhibitör / ketleyici tepkiler olarak adlandırılmıştır. Şekil 31’de her bir uyarıcı durumunda gözlenen uyandırıcı tepki örnekleri ve Şekil 32’de ketleyici tepki örnekleri gösterilmektedir.



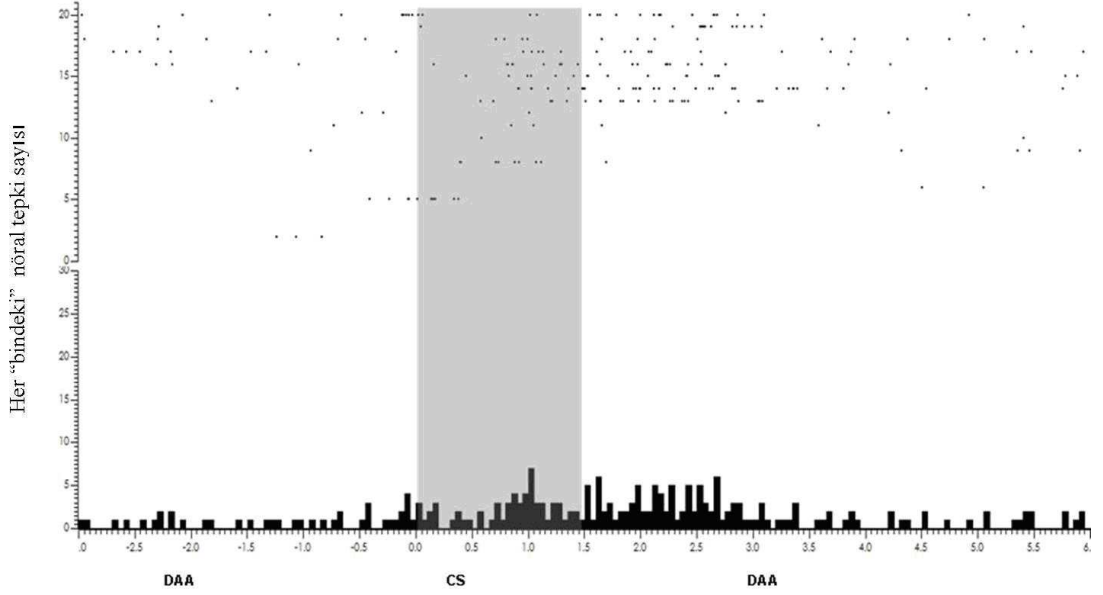
A) Sol göze sunulan CS+ uyarıcısına verilen uyandırıcı / eksitator tepkiler



B) Sağ göze sunulan CS+ uyarıcısına verilen uyandırıcı /eksitator tepkiler

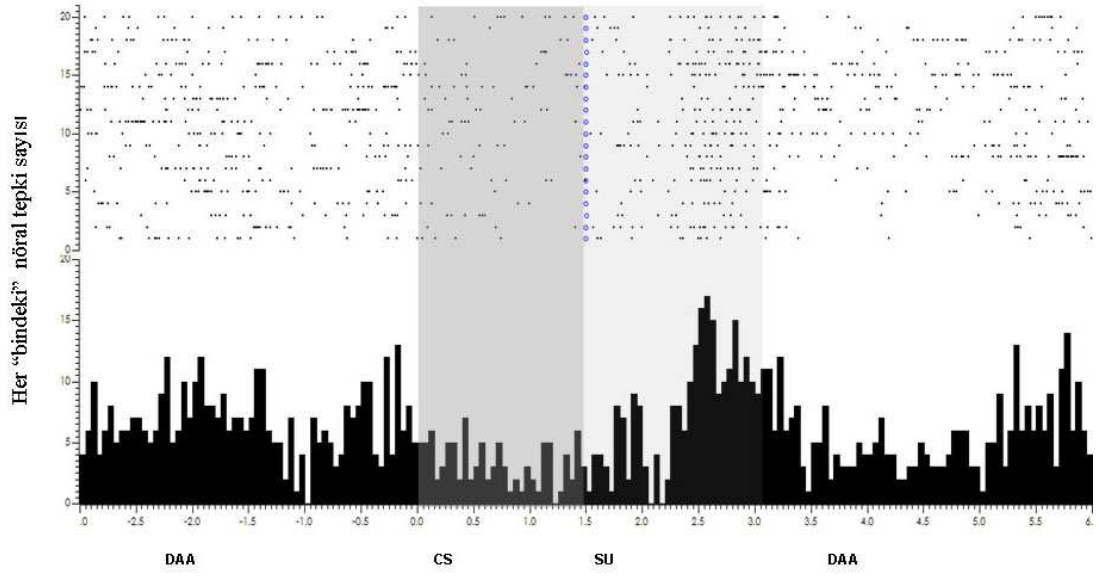


C) Sol göze sunulan CS- uyarıcısına verilen uyandırıcı /eksitatör tepkiler

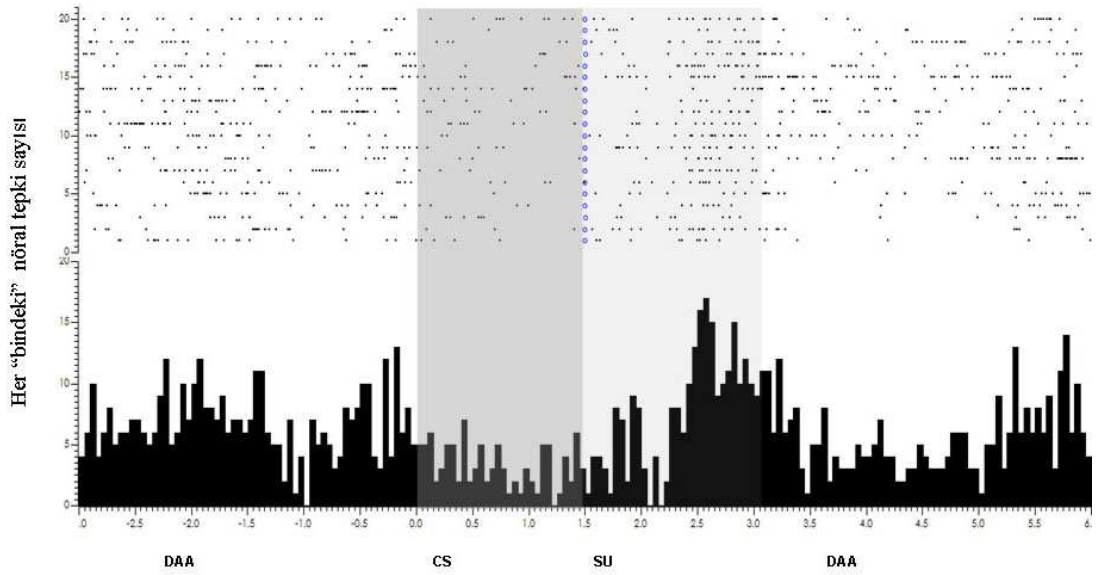


D) Sağ göze sunulan CS- uyarıcısına verilen uyandırıcı /eksitatör tepkiler

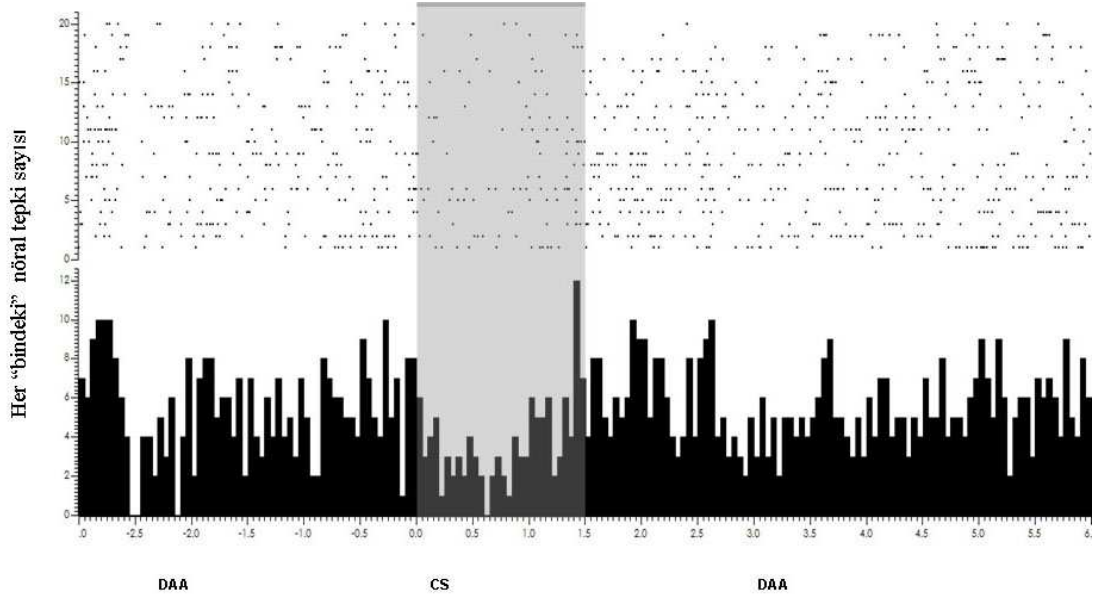
Şekil 31. CS+ya ve CS-ye verilen uyandırıcı tepkilere ilişkin örnekler. Sol (A) ve sağ (B) CS+ya verilen tepkiler; Sol (C) ve sağ (D) CS-ye verilen tepkiler. Yatay eksen "0" noktası uyarıcı sunumunun başladığı anı, "1.5" noktası CS+ için suyun sunumunun başladığı anı, "3" noktası ise uyarıcı ve suyun sunumunun sona erdiği anı göstermektedir.



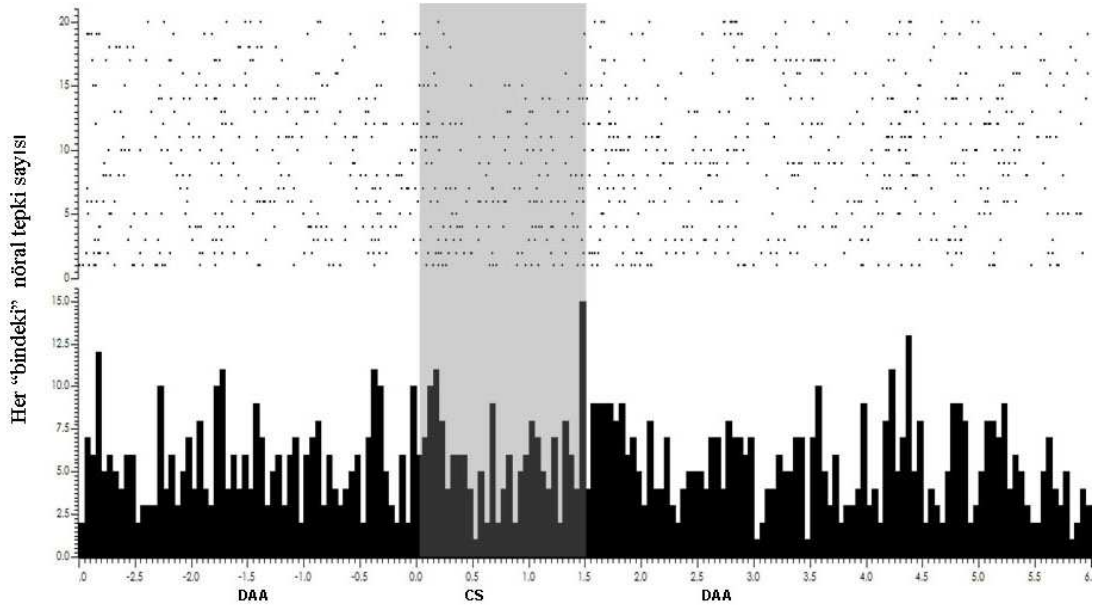
A) Sol göze sunulan CS+ uyarıcısına verilen ketleyici / inhibitör tepkiler



B) Sağ göze sunulan CS+ uyarıcısına verilen ketleyici / inhibitör tepkiler



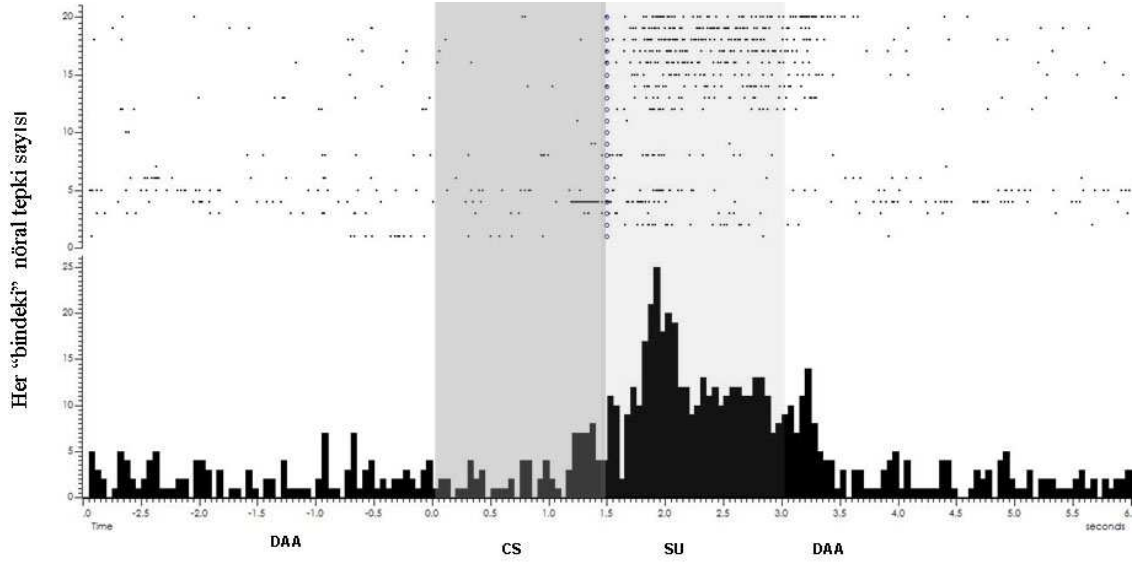
C) Sol göze sunulan CS- uyarıcısına verilen ketleyici / inhibitör tepkiler



D) Sağ göze sunulan CS- uyarıcısına verilen ketleyici /inhibitör tepkiler

Şekil 32. CS+ya ve CS-ye verilen ketleyici tepkilere ilişkin örnekler. Sol (A) ve sağ (B) CS+ya verilen tepkiler;sol (C) ve sağ (D) CS-ye verilen tepkiler. Yatay ekseninde “0” noktası uyarıcı sunumunun başladığı anı, “1.5” noktası CS+ için suyun sunumunun başladığı anı, “3” noktası ise suyun sunumunun sona erdiği anı göstermektedir.

Nöron bazında yapılan t-testleri deneyde US olarak yer alan suya, CS+ uyarıcılarından farklı olarak tepkide bulunan 35 nöron olduğunu göstermiştir. Bu tepkilerden 25 tanesi tepkisel olan nöronlardan; geriye kalan 10 tanesi ise uyarıcılara tepkisel olmayan nöronlardan elde edilmiştir. Suya verilen anlamlı tepkiler incelendiğinde bunların çoğunluğunun uyandırıcı tepkiler olduğu; sadece iki tanesinin ketleyici tepki olduğu tespit edilmiştir. Şekil 33’de bir nöronun sadece suya verdiği uyandırıcı tepkiler gösterilmektedir.



Şekil 33. CS+ sunumundan sonra suya verilen uyandırıcı tepkiler. Yatay eksen de “0” noktası uyarıcı sunumunun başladığı anı, “1.5” noktası suyun sunumunun başladığı anı, “3” noktası ise suyun sunumunun sona erdiği anı göstermektedir.

Tüm tepkisel nöronların verdiği uyandırıcı ve ketleyici tepki sayıları ki-kare testi yoluyla incelendiğinde, tepkisel olan nöronların ketleyici tepkilerinin oranının uyandırıcı tepkilerin oranından daha fazla olduğu görülmüştür $\chi^2 (1, N = 63) = 22.4, p = 0.001$ (Tablo 5). Sağ ve sol NCL’de bulunan ketleyici ve uyandırıcı tepkilerin oranı farklı bulunmamıştır $\chi^2 (1, N = 61) = 1.25, p = 0.36$; hem sağ hem de sol NCL’de edilen ketleyici tepkilerin oranı, uyandırıcı tepkilerin oranından fazla bulunmuştur (Tablo 6).

Tablo 5. *NCL’de Tepkisel Olan Nöronların Verdiği Uyandırıcı ve Ketleyici Tepki Sayısı*

Nöronal Tepki Türü	
Uyandırıcı	Ketleyici
12	49
(% 20)	(% 80)

Tablo 6. *Hemisferlere göre Tepkisel Nöronların Verdiği Uyandırıcı ve Ketleyici Tepki Sayısı*

Hemisfer	Nöronal Tepki Türü	
	Uyandırıcı	Ketleyici
Sağ NCL	9 (% 17)	43 (% 83)
Sol NCL	3 (% 33)	6 (% 67)

Ayrıca her bir uyarıcıya (CS+sağ, CS+sol, CS-sağ, CS-sol) verilen uyandırıcı tepkilerin oranını ve ketleyici tepkilerin oranını incelemek amacıyla ayrı ayrı ki-kare testleri yapılmıştır. Bu testler, sol göze sunulan pozitif uyarıcıya verilen uyandırıcı tepkilerin oranı ve ketleyici tepkilerin oranı arasında anlamlı bir farkın olmadığını; ancak diğer üç uyarıcıya verilen uyandırıcı ve ketleyici tepki oranları bakımından anlamlı farkın olduğunu göstermiştir (Tablo 7, 8, 9). Buna göre üç uyarıcıya verilen ketleyici tepki oranının, uyandırıcı tepki oranından fazla olduğu bulunmuştur.

Tablo 7. NCL'deki Nöronların "Sağ Göze Sunulan CS+"ya Verdikleri Uyandırıcı ve Ketleyici Tepki Sayısı

Nöronal Tepki Türü		χ^2	p
Uyandırıcı	Ketleyici		
3	13	6.25	.01
(% 19)	(% 81)		

Tablo 8. NCL'deki Nöronların "Sağ Göze Sunulan CS-"ye Verdikleri Uyandırıcı ve Ketleyici Tepki Sayısı

Nöronal Tepki Türü		χ^2	p
Uyandırıcı	Ketleyici		
2	14	9	.003
(% 12.5)	(% 87.5)		

Tablo 9. NCL'deki Nöronların "Sol Göze Sunulan CS-"ye Verdikleri Uyandırıcı ve Ketleyici Tepki Sayısı

Nöronal Tepki Türü		χ^2	p
Uyandırıcı	Ketleyici		
1	13	10.28	.001
(% 7)	(% 93)		

Bulguların bundan sonraki bölümünde çalışmaya ilişkin hipotezleri test etmek üzere yapılan analizlerin sonuçlarına yer verilmiştir:

Hipotez 1: Tepkisel nöron sayısı bakımından sağ ve sol NCL arasında anlamlı bir fark vardır.

Sağ ve sol NCL'den elde edilen tepkisel nöronal tepkilerin oranı ki-kare analizi ile incelendiğinde, sağ NCL'deki tepkisel nöron oranının, sol NCL'deki tepkisel nöron oranından anlamlı şekilde daha fazla olduğu gözlenmiştir $\chi^2 (1, N = 36) = 9, p = 0.003$ (Tablo 10). Bulgular Hipotez 1'i desteklemektedir.

Tablo 10. *Sağ ve Sol NCL'de Tepkisel ve Tepkisel Olmayan Nöronların Sayısı*

Hemisfer	Nöron Türü	
	Tepkisel	Tepkisel olmayan
Sağ NCL	27 (% 77)	8 (% 23)
Sol NCL	9 (% 32)	19 (% 68)

Hipotez 2: NCL'deki nöronların CS+ya verdikleri tepkiler ile uyarısız dönemdeki tepkileri arasında anlamlı bir fark vardır.

Bu hipotezi test etmek amacıyla CS+ya, denemeler arası aralıktan (DAA) anlamlı bir şekilde farklı tepkide bulunan nöronların olup olmadığı tespit edilmiştir. Nöron bazında yapılan t-testlerine göre, sağ göze sunulan CS+ya 16 ve sol göze sunulan CS+ya 15 olmak üzere toplam 31 anlamlı tepki örüntüsü gözlenmiştir. Sağ ve sol NCL arasında pozitif uyarıcılara tepkide bulunan nöronların oranı bakımından fark olup olmadığını test etmek üzere yapılan ki-kare testleri, hem sol göze ($\chi^2 (1, N = 15) = 9.07, p = 0.005$) hem de sağ göze ($\chi^2 (1, N = 16) = 9, p = 0.003$) sunulan pozitif uyarıcıya verilen tepkilerin oranı bakımından anlamlı bir fark olduğunu ortaya koymuştur (Tablo 11). CS+ya tepkide bulunan nöronların oranı incelendiğinde sağ NCL'de tepkide bulunan nöronların oranının, sol NCL'de tepkide bulunan nöronların oranından fazla olduğu görülmüştür. Analiz sonuçları Hipotez 2'yi desteklemiştir.

CS+ya verilen tepkiler incelendiğinde 9 uyandırıcı ve 22 ketleyici tepkinin olduğu görülmüştür.

Tablo 11. *Hemisferlere göre “ Pozitif Uyarıcılara” Farklı Tepkilerde Bulunan Nöronların Sayısı*

Uyarıcı Türü	Hemisfer	
	Sağ NCL	Sol NCL
CS+ Sağ	14	2
	(% 87.5)	(% 12.5)
CS+ Sol	13	2
	(% 87)	(% 13)

Hipotez 3: NCL'deki nöronların CS-ye verdikleri tepkiler ile uyarımsız dönemdeki tepkileri arasında anlamlı bir fark vardır.

Bu hipotezi test etmek amacıyla CS-ye, denemeler arası aralıktan (DAA) anlamlı bir şekilde farklı tepkide bulunan nöronların olup olmadığı tespit edilmiştir. Nöronal tepkilere ilişkin olarak yapılan t-testlerine göre, sağ göze sunulan CS-ye 13 ve sol göze sunulan CS-ye 12 olmak üzere toplam 25 anlamlı tepki örüntüsü gözlenmiştir. Sağ ve sol NCL arasında negatif uyarıcılara tepkide bulunan nöronların oranı bakımından fark olup olmadığını test etmek üzere yapılan ki-kare testleri, yine sağ hemisferde hem sağ göze sunulan CS-ye tepkide bulunan nöronların oranının ($\chi^2 (1, N = 16) = 6.25, p = 0.01$) hem de sol göze sunulan CS-ye tepkide bulunan nöronların oranının ($\chi^2 (1, N = 14) = 7.14, p = 0.008$) daha fazla olduğunu göstermiştir (Tablo 12). Bulgular, bir grup nöronun negatif uyarıcılara farklı tepkide bulunduğu yönündeki Hipotez 3'ü desteklemiştir.

Tablo 12. *Hemisferlere göre Nöronların “Negatif Uyarıcılara” Verdikleri Farklı Tepki Sayısı*

Uyarıcı Türü	Hemisfer	
	Sağ NCL	Sol NCL
CS- sağ	13	3
	(% 81)	(% 19)
CS- sol	12	2
	(% 86)	(% 14)

Hipotez 4: Sağ ve Sol NCL'deki nöronların ödülü sinayelleyen CS+ya verdikleri tepkiler ve ödülün yokluğunu sinyalleleyen CS-ye verdikleri tepkiler arasında anlamlı bir farklılık vardır.

Sağ ve sol NCL'deki CS+ ve CS-ye anlamlı şekilde farklı tepkide bulunan nöronların sayısı belirlenmiştir. Daha sonra sağ göze ve sol göze sunulan CS+ ve CS-ler için iki ayrı ki-kare testi uygulanmıştır. Buna göre sağ göze sunulan CS+ ve CS-ye farklı tepkide bulunan 5, sol göze sunulan CS+ ve CS-ye farklı tepkide bulunan 4 nöron olduğu gözlenmiştir. Ayrıca bunların dışında sağ NCL'de 3 nöronun CS+ ve CS-ye verdiği tepkiler arasındaki fark $p < .06$ düzeyinde anlamlı bulunmuştur. Sol hemisferde ise sadece 2 nöron CS+ ve CS-yi ayırt edebilmiştir. Sağ ve sol NCL'de uyarıcıları ayırt edebilen nöronların oranı karşılaştırıldığında sağ NCL'de uyarıcıları ayırt edebilen nöronların oranının sol NCL'deki ayırt edebilen nöronların oranından fazla olduğu bulunmuştur $\chi^2 (1, N = 11) = 4.46, p = 0.035$. (Tablo 13).

Tablo 13. *Hemisferlere göre Pozitif ve Negatif Uyarıcılara Farklı Tepkide Bulunan Nöronların Sayısı*

Karşılaştırılan koşullar	Hemisfer	
	Sağ NCL	Sol NCL
CS+ Sağ / CS- Sağ	4 (% 80)	1 (% 20)
CS+ Sol / CS- Sol	5 (% 83)	1 (% 17)

Hipotez 5: Hem sağ hem de sol göze sunulan uyarıcıların kontralateral NCL'de ortaya çıkardığı nöronal tepkiler, ipsilateral NCL'de ortaya çıkardığı tepkilerden daha güçlüdür.

Beşinci hipotezi test etmek için her bir hemisferdeki CS+ ve CS- uyarıcılarına verilen kontralateral ve ipsilateral tepkiler incelenmiştir. Sağ NCL için ve sol NCL için kontralateral veya ipsilateral yönde anlamlı olarak daha güçlü tepkide bulunan nöron sayıları tespit edilmiştir. Sayısal olarak kontralateral yöndeki güçlü tepkiler daha fazla olmakla birlikte yapılan ki-kare analizi bu farkın istatistiksel olarak anlamlı olmadığını göstermiştir $\chi^2 (1, N = 21) = 1.19, p = 0.28$ (Tablo 14). Sol ve sağ NCL'deki

kontralateral ve ipsilateral yönde güçlü tepkide bulunan nöronların oranı ki-kare analizi ile karşılaştırıldığında hemisferlere göre kontralateral ve ipsilateral tepkilerin oranı bakımından da anlamlı bir farkın olmadığı görülmüştür $\chi^2 (1, N = 21) = .505, p = 0.47$ (Tablo 15). Bu nedenle analizler, hipotez 5'i desteklememektedir.

Tablo 14. *Kontralateral ve İpsilateral Yöndeki Uyarıcılara Verilen Güçlü Tepkilerin Sayısı*

Nöronal Tepki Türü	
Kontralateral	İpsilateral
13	8
(% 62)	(% 38)

Tablo 15. *Hemisferlere göre “Kontralateral ve İpsilateral” Yönde Sunulan Uyarıcılara Güçlü Tepkilerde Bulunan Nöronların Sayısı*

Hemisfer	Uyarıcının Sunulduğu Göz	
	Kontralateral	İpsilateral
Sağ NCL	10	5
	(% 67)	(% 33)
Sol NCL	3	3
	(% 50)	(% 50)

TARTIŞMA

Deney II'den elde edilen bulgular, güvercin NCL'inde bulunan nöronların uyarıcılara farklı tipte tepkiler verdiğini göstermiştir. Uyarıcılara verilen tepkiler incelendiğinde ketleyici ve uyandırıcı olmak üzere iki nöronal tepki örüntüsü gözlenmiştir. Bunların dışında deneyde US olarak yer alan suya, uyarıcılara verilen tepkilerden farklı olarak tepkide bulunan çok sayıda nöronun olduğu bulunmuştur. Bu bulgular NCL'de uyarıcıları ve ödülü kodlayan nöronların varlığına işaret etmektedir.

Sunulan çalışmada bir grup NCL nöronunun sadece suya tepkide bulunduğu gözlenmiştir. Benzer şekilde maymunların lateral prefrontal korteksindeki (LPFC) bazı nöronların da ödülün önce sunulan uyarıcılardan bağımsız olarak sadece ödüle tepkide bulunduğu tespit edilmiştir (Pan, Sawa, Tsuda, Tsukada ve Sakagami, 2008). Buna karşın aynı çalışmada ödülün önce sunulan uyarıcıları kategorileyen bir grup nöronun olduğu da bulunmuştur. Bir başka çalışmada (Watanabe, 1996), ödülü sinyalleleyen olarak bir görsel uyarıcı ya da yiyecek görüntüsü kullandığında maymunların lateral prefrontal korteksindeki nöronların farklı tepki örüntüleri gösterdiklerini gözlenmiştir. Yap/yapma görevinin kullanıldığı bu çalışmada yap uyarıcısından sonra bir gecikme periyodu yer almıştır. Bazı nöronlar özellikle yiyeceğin görüntüsünün ipucu olarak kullanıldığı durumlarda gecikme periyodunda artan aktivite gösterirken; bir grup nöron da özellikle ödülü sinyalleyen bir görsel uyarıcının ipucu olarak sunulması durumunda azalan bir aktivite göstermiştir. Bu bulgular kuşlarda NCL'de ve primatlarda PFC'de ortak olarak ödüle ve ödülü sinyalleyen uyarıcılara özgü olarak farklı tepkilerde bulunan nöronların olduğunu göstermiştir.

Sunulan çalışmada tüm uyarıcılara verilen ketleyici ve uyandırıcı tepkiler karşılaştırıldığında, hem sağ hem de sol NCL'de ketleyici tepkilerin daha fazla olduğu bulunmuştur. Tek tek uyarıcılara verilen tepki türleri incelendiğinde sol göze sunulan pozitif uyarıcı için ketleyici ve uyandırıcı tepki sayısı arasında fark bulunmazken; sol göze sunulan negatif uyarıcı için ve sağ göze sunulan uyarıcılar için ketleyici tepki sayısı, uyandırıcı tepki sayısından fazla bulunmuştur.

Uyarıcılara verilen ve baskın olarak gözlenen bu ketleyici örüntüler üç şekilde değerlendirilebilir: (1) Bunlar uyarıcılara verilen duyuşsal tepkiler olabilir. Söz konusu ketleyici tepkiler hem CS+ hem de CS- uyarıcılarına verildiđi için bu nöronların uyarıcıların duyuşsal temsillerini yansıttığı düşünülebilir. (2) Bu tepkiler suyu içmek üzere şekillenen motor aktiviteyi kontrol eden nöronlara ait olabilir. NCL'in güvercinlerde motor tepkilerden sorumlu olduđu bilinen “*archistriatum*”a projeksiyon yaptıđı ve bu yolla motor işlevler üzerinde kontrol sahibi olduđu düşünölmektedir. Negatif uyarıcıların sunumu suyun gelmeyeceđini ifade ettiđi için motor tepkilere ilişkin aktivitenin ketlenmesi gerekir. Bu anlamda negatif uyarıcılara ketleyici tepkilerin verilmesi beklendiktir. Ancak benzer şekilde pozitif uyarıcılara da ketleyici tepkiler verilmektedir. Dolayısıyla motor tepkilerin ketlenmesi yorumu pozitif uyarıcılara verilen ketleyici tepkiyi tam olarak açıklayamamaktadır. (3) Bu ketleyici tepkiler güvercin için aporetif bir uyarıcı olan suya ilişkin koşullu tepkiler olabilir. Öğrenme literatüründe yer alan çalışmalar koşullu uyarıcıya verilen tepkinin her zaman koşulsuz uyarıcıya verilen tepki ile aynı olmadığını göstermektedir. Bazı durumlarda koşullu tepki inhibisyon şeklinde de ortaya çıkabilmektedir. Pozitif uyarıcılara verilen ketleyici tepkiler incelendiđinde bunlardan bazılarının fazık bir örüntü gösterdiđi görölmektedir. Yani uyarıcının sunumu ile birlikte nöronun ateşlenme oranında hızlı bir artış ve sonra ani bir azalma meydana gelmektedir. Bu durum aslında söz konusu nöronun uyarıcıyı tanıdıđını ancak o uyarıcı için aktivitesini daha fazla sürdürmesinin gerekli olmadığını gösteriyor olabilir. Literatürde yer alan NCL ve PFC ile ilgili elektrofizyoloji çalışmalarında genellikle yap/yapma gibi edimsel koşullama prosedürlerinin kullanıldıđı görölmektedir. Dolayısıyla organizmanın aporetif uyararı alması için onu sinyalleyen uyarıcıyı gördüđünde motor bir tepkide bulunması gerekmektedir. Sunulan çalışmada ise klasik koşullama prosedürü izlendiđi için organizmanın tepkisinden bağımsız olarak koşullu renk uyarıcısından sonra su verilmektedir. Bu nedenle koşullu renk uyarıcısı, organizmaya suyu sinyallemele birlikte üzerinde daha fazla işlem yapılmasını gerektirmediđi için ketleyici bir tepkiye yol açıyor olabilir. CS+ya verilen bu ketleyici tepkiler, sonrasında verilecek olan US'e ilişkin bir hazırlık süreci gibi görünmektedir.

Benzer ketleyici nöron tepkileri güvercinlerin yap/yapma görevinde eğitildiđi bir çalışmada (Kalt, Diekamp ve Güntürkün, 1999) da gözlenmiştir. Güvercin NCL'indeki

nöronlar bazı oturumlarda yap ya da yapma uyarıcılarına azalan aktivite örüntüsü göstermiştir. Söz konusu çalışmada hem uyarıcı hem de ketleyici tepki örüntüleri gösteren nöronların olduğu; ancak bunlardan ketleyici tepki gösterenlerin çoğunlukta olduğu bulunmuştur. Araştırmacılar bu tepkilerin çalışma belleği ile ilgili olduğunu ifade etmişlerdir. Sunulan tez çalışmasında Kalt, Diekamp ve Güntürkün'ün çalışmasından farklı olarak klasik koşullama prosedürü kullanılmıştır; ancak benzer şekilde renk uyarıcıları suyun geleceğini ya da gelmeyeceğini sinyallemiştir. Bu nedenle deneklere suyun sunumu ile ilgili bilgi taşıyan uyarıcıların kısa bir süre sunulması ve bu uyarıcılara ilişkin nöral tepkilerin kaydedilmesi, bu uyarıcılara verilen tepkilerin çalışma belleği ile ilişkili olduğu yönünde yorumlanabilir.

Aynı zamanda memelilerdeki PFC nöronlarının da çalışma belleği görevlerinde bu tür ketleyici tepki örüntüleri gösterdiği bilinmektedir (Chafee ve Goldman-Rakic, 1998; Quintana, Yajeya ve Fuster, 1988). Funahashi ve arkadaşları, (1989, 1990, 1991; akt. Goldman-Rakic , 1995) maymunların görsel-uzamsal görevde eğitildiği çalışma belleği görevi sırasında PFC'de görevin farklı aşamalarına tepkide bulunan nöronlar olduğunu tespit etmiştir. Örneğin bir grup nöron, ipucunun varlığında, bir grup nöron gecikme döneminde, bir grup nöron ise davranışsal tepkinin ortaya çıkması sırasında aktive olmuştur. Ayrıca Goldman-Rakic PFC'de u uyandırıcı ve ketleyici aktivite gösteren piramidal nöronların varlığına dikkati çekmiştir. Wilson ve arkadaşları (1994, akt. Goldman-Rakic, 1995) prefrontal korteksteki piramidal olmayan bir nöronun ateşlenme oranını arttırırken, yakınlarındaki bir piramidal nöronun aktivitesini azalttığını göstermiştir. Bu bulgular prefrontal nöronların bellek alanları oluşturmada ileri-beslemeli inhibisyonun rol oynayabileceğine işaret etmiştir. Deney II'de de pozitif uyarıcılar için hem uyandırıcı hem de ketleyici aktivasyon gösteren nöronların olduğu gözlenmiştir. Bu nöronların da Wilson ve arkadaşlarının tanımladığı gibi yakın bölgelerde bulunan ve bellek alanlarını oluşturan nöronlar olabileceği düşünülebilir.

PFC'nin aynı zamanda tepki kontrolünde rol oynadığı bilinmektedir. Ranganath (2006), PFC'nin davranışsal olarak ilgili olan nesnelere temsillerinin seçilmesinde ve ilgisiz olanların inhibe edilmesinde rol oynadığını öne sürmektedir. Ranganath'a göre PFC'nin alt alanları bellek temsillerini seçmede (aktivasyonu arttırarak veya inhibe

ederek) rol oynamaktadır. Ranganath, PFC'nin kaudal ve ventral bölgelerinin ilgili maddelerin (nesne, uzamsal yer veya sözcük gibi) temsillerinin seçilmesinde, daha rostral ve dorsal alanların ise o anda aktif olan maddeler arasındaki soyut ilişkilerin temsilinde etkili olduğunu öne sürmektedir. Sunulan çalışmada gözlenen ketleyici tepkiler de NCL'deki tepki kontrolünden rol alan nöronlara ait olabilir. Ancak NCL'de benzer bir özelleşmenin varlığına ilişkin bir bulgu henüz mevcut değildir.

Deney II'de elde edilen diğer bulgulara ilişkin tartışma, çalışmadaki hipotezler çerçevesinde yürütülmüştür.

Hipotez 1: Tepkisel nöron sayısı bakımından sağ ve sol NCL arasında anlamlı bir fark vardır.

Bulgular genel olarak sağ NCL'de, sol NCL'den daha fazla tepkisel nöronun bulunduğunu göstermiştir. Güvercinlerle yapılan davranışsal çalışmalar genellikle sağ göz/sol hemisfere ilişkin bir avantajın olduğunu göstermektedir. Buna karşın, sunulan çalışmada uyarıcılara farklı tepkilerde bulunan nöron sayısı sağ NCL'de daha fazla bulunmuştur.

Deney I'de elde edilen sonuçlar, bu beklenmedik bulguyu açıklamakta aydınlatıcı olabilir. Deney I'de NCL'in uyarıcıların ayırt edilmesinde kritik bir rol oynadığı bulunmuştur. Ancak sol NCL'in kategorik kodlamada; sağ NCL'in ise bellek-temelli kodlamada daha etkin olduğu görülmüştür. Sağ NCL'in bellek temelli kodlama yapması, her bir uyarıcıya ilişkin olarak bellek temsillerinin oluşturulmasını gerektirir. Nöronal düzeyde ele alındığında her bir uyarıcıyı kodlayan nöron ya da nöron gruplarının varlığından söz edilebilir. Sol NCL'deki nöronlar ise, uyarıcıları ortak özelliklerine göre kategorilendirerek tepkide bulunuyor olabilir. Ancak Deney II'de kullanılan uyarıcılar farklı renkteki ışık uyarıcıları olduğu için fiziksel özelliklerine göre kategorilendirilmeleri mümkün değildir. Bu nedenle sol NCL'deki nöronların her bir uyarıcıya ayrı ayrı tepkide bulunmaktan ziyade farklı bir yolla tepkide buldukları düşünülebilir.

Hipotez 2: NCL'deki nöronların CS+ya verdikleri tepkiler ile uyarımsız dönemdeki tepkileri arasında anlamlı bir fark vardır.

Çalışmada deneklerin uyarıcı ayırt etme öğrenmesinden sonra, CS+ uyarıcılarına, uyarımsız geçen döneme göre farklı tepkide bulunması beklenmektedir. Bu beklenti ile uyumlu olarak hem sol hem de sağ göze sunulan pozitif uyarıcılara farklı tepkide bulunan nöronların olduğu bulunmuştur. Sağ ve sol NCL'deki nöronların pozitif uyarıcılara verdiği tepkiler arasında anlamlı bir farklılığın olduğu gözlenmiştir. Sağ NCL'deki nöronların CS+ya daha fazla tepkide bulunduğu gözlenmiştir. CS+ya verilen tüm tepkilerden % 29'unun uyandırıcı, % 71'inin ketleyici olduğu gözlenmiştir.

CS+ uyarıcıları suyu sinyallediği için, nöronların suya verdikleri tepkiye paralel olarak bu uyarıcılara da “uyandırıcı” tepki vermesi beklenmiştir. Ancak, CS+ uyarıcılarına verilen ketleyici tepkilerin sayısı daha fazla bulunmuştur. Bununla birlikte, genellikle CS+ya ketleyici tepki veren nöronların suyun sunumu sırasındaki artan aktivite gösterdiği gözlenmiştir. Söz konusu bulgu, bu nöronların suyu kodlayan nöronlar olabileceği ve bu nedenle diğer uyarıcılara ketleyici tepki geliştirdikleri şeklinde yorumlanabilir.

Hipotez 3: NCL'deki nöronların CS-ye verdikleri tepkiler ile uyarımsız dönemdeki tepkileri arasında anlamlı bir fark vardır.

Öğrenme yaşantısından sonra deneklerin CS-ye olan tepkileri ile uyarımsız dönem arasındaki tepkileri arasında fark olup olmadığı test edilmiştir. Hem sağ hem de sol göze sunulan CS- uyarıcılarına farklı tepkiler verildiği bulunmuştur. Ancak sağ NCL'de daha fazla sayıda nöron negatif uyarıcılara anlamlı tepki vermiştir. Genellikle CS-lere verilen tepkilerin ketleyici tepkiler olduğu gözlenmiştir.

İnsanlarla ve maymunlarla yapılan lezyon çalışmaları sağ inferior frontal korteks (IFC) lezyonlarının, inhibisyonun bozulması yoluyla yönetici işlevler üzerinde olumsuz bir etkiye yol açtığını göstermektedir. Sağ PFC lezyonunun insanlarda tepki inhibisyonunu çalışmak için kullanılan Wisconsin Kart Eşleme testinde gösterilen performansta bozulma ile sonuçlandığı gözlenmektedir. Tutarlı bir şekilde fMRI çalışmaları (Bunge, Dudukovic, Thomason, Vaidya ve Gabrieli, 2002; Rubia, Smith, Brammer ve Taylor, 2003) da tepki inhibisyonu görevleri sırasında sağ PFC'nin aktif olduğunu göstermektedir. Aron, Robbins ve Poldrack (2004), sağ PFC'de yer alan geniş bir alanın bellekteki anıların ve görsel, işitsel dikkat dağıtıcı uyarıcılara verilen

tepkilerin bastırılmasında rol oynadığını gösteren çalışmaların olduğuna dikkat çekmişlerdir.

İnsanlarla ve maymunlarla yapılan çalışmalara paralel olarak kuşlarda da sağ NCL'in tepki inhibisyonunda rol oynayabileceği düşünülebilir. Sunulan çalışmada sağ NCL'de CS-ye daha fazla ketleyici tepki veren nöronun bulunması, güvercinlerde sağ NCL'in tepki inhibisyonundaki rolü ile ilişkili olabilir. Ancak, güvercinlerde sağ NCL'in tepki inhibisyonunda etkili olup olmadığını anlamak için lezyon çalışmalarının yapılmasına ihtiyaç vardır.

Hipotez 4: Sağ ve Sol NCL'deki nöronların US'i sinayelleyen CS+ya verdikleri tepkiler ve ödülün yokluğunu sinyalleleyen CS-ye verdikleri tepkiler arasında anlamlı bir farklılık vardır.

Çalışmada beklenen sonuçlardan birisi de güvercinlerin pozitif ve negatif uyarıcıları ayırt edebilmesidir. Güvercinlerin davranışsal tepkileri bu iki uyarıcıyı ayırt edebildiklerini göstermiştir. Ancak, nöronal düzeyde de bu ayırt etmenin yapılıp yapılmadığının anlaşılması için NCL'de CS+ ve CS-ye farklı tepkide bulunan nöronların olup olmadığı incelenmiştir. t testleri temelinde yapılan karşılaştırmalar tepkisel olan nöronların bir kısmının aynı göze sunulan CS+ ve CS-yi ayırt edebildiğini göstermiştir. İki uyarıcıya farklı tepki veren nöronlar incelendiğinde CS+ya uyandırıcı, CS-ye ketleyici tepki örüntüsünün verildiği gözlenmiştir.

Genel tepkisel nöron sayısında olduğu gibi, sağ hemisferde bulunan CS+ ve CS- uyarıcılarına farklı tepkide bulunan nöron sayısı da sol hemisferdeki nöron sayısından daha fazla bulunmuştur. Söz konusu bulgu sağ NCL'de bulunan nöronların uyarıcıları daha iyi ayırt ettiğine işaret etmektedir.

Hipotez 5: Hem sağ hem de sol göze sunulan uyarıcıların kontralateral NCL'de ortaya çıkardığı nöronal tepkiler, ipsilateral NCL'de ortaya çıkardığı tepkilerden daha güçlüdür.

Sunulan deneyde her bir oturumda sadece sol ya da sağ NCL'den kayıt alınmıştır. Bu sırada kayıt alınan NCL ile kontralateral ya da ipsilateral yöndeki göze uyarıcı sunumu yapılmıştır. Anatomik çalışmalar güvercinlerde retinadan gelen görsel yolların

çaprazlandığına; dolayısıyla görsel bilginin kontralateral hemisfere gönderildiğine işaret etmektedir. Çalışmada NCL nöronlarının ipsilateral veya kontralateral göze sunulan uyarıcılara verdiği tepkiler incelenmiştir. Her bir nöron için yapılan t-testleri temelinde kontralateral göze sunulan uyarıcıya, ipsilateral göze sunulan uyarıcıdan daha güçlü tepki veren nöronların ve ipsilateral göze sunulan uyarıcıya, kontralateral göze sunulan uyarıcıdan daha güçlü tepki veren nöronların sayısı belirlenmiştir. Sayısal olarak kontralateral yönde güçlü tepkide bulunan nöronların ipsilateral yönde güçlü tepki veren nöronlardan fazla olduğu gözlenmekle birlikte bu fark anlamlılık düzeyine ulaşmamıştır. Hemisferlere göre kontralateral ve ipsilateral tepkiler incelendiğinde sol hemisferde eşit sayıda kontralateral ve ipsilateral yönde güçlü tepkide bulunan nöron olduğu; sağ hemisferde ise kontralateral yönde tepkide bulunan nöron sayısının çoğunlukta olduğu gözlenmiştir. Ancak sağ hemisferdeki kontralateral ve ipsilateral tepkiler arasındaki fark anlamlılığa ulaşmamıştır. Buna karşın gözlenen örüntü tektofugal görsel sistemde sol hemisferin daha fazla girdi alması ile tutarlı bulunmuştur. Sol hemisferde iki görsel alandan gelen bilgi de benzer şekilde temsil edilirken; sağ hemisfer daha çok kontralateral gözden gelen bilgiyi temsil etmektedir.

Anatomik çalışmalar sol roduntusun kontralateral tektumdan, sağ roduntusa göre daha fazla girdi aldığını göstermiştir. Tektumlar kontralateral görsel alanı temsil ettiğine göre, sol roduntus görsel sahnenin her iki tarafını da daha geniş bir şekilde temsil etmektedir (Güntürkün ve Hahmann, 1999). Bu bulgu ile tutarlı şekilde Güntürkün ve Hahmann (1999) sol tektum ve roduntus hasarının hem sol hem sağ görsel alana ilişkin olarak; sağ roduntus ve tektum hasarının ise sadece sol görsel alana ilişkin performansta çok az bozulma yarattığını bulmuşlardır. Ancak bu bulgular tektofugal sisteme hasar verilmesi koşulunda, frontal olarak sunulan uyarıcılara ilişkin performansta bozulmaya işaret etmektedir.

Sunulan çalışmada ışık uyarıcıları göze frontal alandan sunulmamıştır. Aksine ışık uyarıcılarının sunumu tüm gözü kaplayacak şekilde yapılmıştır. Bu nedenle uyarıcıların hem tektofugal hem talamofugal sistemi aktive ettiği düşünülebilir. Bilindiği gibi NCL hem tektofugal hem de talamofugal görsel sistemden bilgi almaktadır. Bu durum

NCL'deki nöronların verdiği kontralateral ve ipsilateral tepkiler arasındaki farkın anlamlılık düzeyine ulaşmamasını açıklayabilir.

DENEY III

GİRİŞ

Deney II’de sağ NCL’de bulunan nöronların sol NCL’de bulunan nöronlara göre uyarıcılara daha fazla ayırıcı tepkide bulunduğu gözlenmiştir. Deney II’de tüm uyarıcılara daha fazla tepkide bulunan nöronun olması, sağ NCL’de her iki gözden gelen görsel bilginin daha fazla işleniyor olması ile açıklanabilir. Ancak literatürde yer alan anatomik bilgiler her iki gözden sol hemisfere daha fazla bilgi gönderildiğine işaret etmektedir. Bu durumu açıklamak amacıyla Deney III’ün ilk aşamasında iki göze sunulan bilginin hangi hemisferde daha çok temsil yarattığı incelenmiştir. Kuşlarda her bir gözden gelen görsel bilgi, o gözün karşıt yönündeki beyin hemisferine gitmektedir (Bischof, Herrmann ve Engelage, 1991). Görsel sistemin bu özelliği göz önünde bulundurularak Deney II’de sağ ve sol NCL’inden elektrofizyolojik kayıt alınan güvercinler Deney III’de önce transfer testinde sonra da tersini öğrenme görevinde test edilmiştir. Transfer testinde Deney II boyunca hep sağ göze sunulmuş ve sol göze hiç sunulmamış uyarıcılar sol göze sunulmuş; Deney II’de hep sol göze sunulmuş ve sağ göze hiç sunulmamış uyarıcılar sağ göze sunulmuştur. Böylece sağ göz / sol hemisferden, sol göz /sağ hemisfere ve sol göz / sağ hemisferden sağ göz / sol hemisfere görsel bilginin ne kadar transfer edildiği davranışsal ölçümler yoluyla test edilmiştir.

Deney III’ün sonraki aşamasında ise güvercinler, Deney II’deki düzenekte tersini öğrenme görevinde test edilmişlerdir. Yeni uyarıcı ilişkilerinin ve ayırt etme kurallarının öğrenilmesini gerektiren ve NCL’in rol aldığı düşünülen tersini öğrenme görevinde sol göz /sağ hemisfer ve sağ göz / sol hemisfer koşullarından hangisinde tersini öğrenmenin daha hızlı gerçekleştiğini incelemek amaçlanmıştır.

Tersini öğrenme önceden kazanılmış olan bir uyarıcı ayırt etme öğrenmesinin değiştirilmesidir. Bu süreçte birey öncelikle siyah ve beyaz nesneden beyazın seçilmesi gibi bir uyarıcı ayırt etmesi öğrenir. Sonraki aşamada bireyin seçimini tersine çevirmesi beklenir. Bu tip öğrenmelerde negatif transfer nedeniyle birey eski öğrenme koşullarına göre davranmakta ısrar eder ve yeni uyarıcı izlerliğine göre tepkide bulunmakta zorlanır.

Aynı zamanda bilişsel esnekliğin de bir göstergesi olan tersini öğrenme, önceden öğrenilmiş olan uyarıcı ilişkilerinin baskılanmasını ve yeniden organize edilmesini gerektirir. Tipik olarak tersini öğrenme çalışmalarında organizma bir uyarıcının (S+) varlığında tepkide bulunmak ve diğer bir uyarıcının (S-) varlığında tepkide bulunmamak üzere eğitilir. Eğitim aşamasından sonra uyarıcı-pekiştireç ilişkileri tersine çevrilir ve tekrar kritere ulaşana kadar bu şekilde eğitime devam edilir. Genellikle öğrenme tersine çevrildikten sonra kritere ulaşmak için gerekli denemelerin sayısı orijinal öğrenmeden daha fazla olur. Bu da orijinal öğrenme görevindeki uyarıcı ilişkilerinden kaynaklanan negatif transfer etkisini gösterir (Duncan ve Slotnick, 1990).

Tersini öğrenmenin temelinde davranışsal inhibisyon yer almaktadır. Davranışsal inhibisyon, kısmen hazırlanmış olan bir tepkinin baskılanmasıdır. Davranışsal inhibisyonu deneysel olarak ortaya çıkarmak için en sık kullanılan yöntemlerden birisi yap/yapma görevidir. Bu görevde deneklere bir grup uyarıcı sunulur ve denek bu uyarıcıların bazılarının (yap) varlığında tepkide bulunmayı ve diğerlerinin (yapma) varlığında tepkide bulunmamayı öğrenir. Tersini öğrenmede bireyin normalde “yap” tepkisinde bulunduğu uyarıcıları baskılaması ve baskıladığı “yapma” uyarıcılarına da tepkide bulunması gerekir. Davranışsal inhibisyon genel olarak frontal lob fonksiyonlarını incelemek için kullanılır.

İnsanlarla yapılan fMRI çalışmaları ise yap ve yapma denemelerinde farklı beyin bölgelerinin aktive olduğunu göstermektedir. Pek çok yönetici işlemlerde olduğu gibi bu görevde de PFC aktivitesi söz konusudur; ancak buna ek olarak anterior singulat ve orbitofrontal korteks gibi alanların aktivitesinin olduğu da rapor edilmektedir (Ganis, Schendan ve Kosslyn, 2007). Primatlarla (Beran ve ark. 2008; Kalin, Shelton ve Davidson, 2007) ve sıçanlarla (Boulougouris, Dalley ve Robbins, 2007; Ghods-Sharifi, Haluk ve Floresco, 2008) yapılan çalışmalar orbitofrontal korteksin davranışsal inhibisyondaki rolünü desteklemektedir.

Güvercinlerde tersini öğrenmede rol aldığı düşünülen sinirsel yapılardan birisi NCL'dir. Hartmann ve Güntürkün (1998), güvercinlerde yaptıkları bir lezyon çalışmasında, NCL lezyonları ile tersini öğrenmedeki bozulmanın büyüklüğü arasında bir ilişki olduğunu bulmuşlardır.

Öğrenme ve tersini öğrenmede uyarıcı modalitelerinin etkisini inceleyen Duncan ve Slotnick (1990) ise güvercinlerde uyarıcı ayırt etme söz konusu olduğunda hem görsel hem de kokusal modalite ile öğrenmenin aynı zamanda gerçekleştiğini; ancak tersini öğrenme söz konusu olduğunda görsel uyarıcılarla öğrenmenin daha hızlı olduğunu bulmuşlardır. Bu bulgu uyarıcı ayırt etme ve tersini öğrenme süreçlerinin farklı sinirsel devrelerce yürütüldüğüne işaret etmektedir.

Görsel uyarıcıların ekolojik ortamda güvercinler için daha bilgi verici olması nedeniyle güvercinlerde görsel sistem oldukça gelişmiştir. Güvercinler için görsel uyarıcı kaynaklarının önemi ve çevrede değişen koşullara hızlı bir şekilde uyum sağlamak açısından uyarıcı ayırt etme ve tersini öğrenmeye ilişkin olarak görsel sistemlerin farklı yerlerinde özelleşmeler meydana gelmiş olabilir. Örneğin, güvercinlerde tektofugal sistemde talamik düzeyde ya da entopallium düzeyindeki lezyonlar renklere ilişkin tersini öğrenmede bozulmaya yol açmaktadır. Benzer şekilde talamofugal sistemde de görsel Wulst düzeyinde yapılan lezyonlar bu görevde bozulma ile sonuçlanmaktadır. Buna karşın, görsel Wulst'a giden talamik kaynakta lezyon oluşturulduğunda bozulma olmamaktadır. Bu bulguya bağlı olarak Wulst'un telensefalondaki *hyperstriatum ventrale* (HV) gibi diğer görsel alanlar aracılığıyla tektofugal yoldan gelen görsel bilgiyi alarak renklere ilişkin tersini öğrenmede rol oynadığı düşünülmektedir.

Chaves (1995), HV'nin medial ve lateral bölgelerinde ablasyon uyguladığı çalışmasında güvercinleri aynı anda sunulan iki renk uyarıcısını ayırt etmek üzere eğitmiştir. Denekler kritere ulaştıktan sonra pozitif ve negatif uyarıcının birbiriyle değiştirildiği bir dizi tersini öğrenme görevinde test edilmiştir. Chaves, lateral HV'ye frontotalamik alan (FT) ile birlikte hasar verildiğinde bu görevlerdeki performansta bozulma olduğunu gözlenmiştir. Frontotalamik alan, OPT'den görsel Wulst'a bilgi taşımaktadır. Sadece lateral HV veya sadece FT'ye hasar verilmesi durumunda ise, hiç bir bozulma olmamıştır. Ancak, HV lezyonu renklerin ayırt edilmesinde bozulma yaratırken; tersini öğrenmede bir bozulma gözlenmemiştir. Bu bulgular, renklere ilişkin öğrenmenin tersine çevrilebilmesi için görsel Wulst'un hem tektofugal hem de talamofugal yoldan gelen girdileri alması gerektiğini göstermiştir.

Talamofugal sistemin önemli bir elemanı olan Wulst'un tersini öğrenmedeki rolüne ilişkin bir başka çalışmada (Bingman, Brad ve Colombo, 2008), güvercinlerin Wulst bölgesindeki nöronlardan kayıt alınmıştır. Araştırmacılar bu bölgedeki bir grup nöronun öğrenmenin farklı aşamalarında ve tersini öğrenmesinde S+ ve S- uyarıcılarına karşı gösterdikleri ateşleme oranında değişiklikler olduğunu gözlemişlerdir. Bu çalışma Wulst nöronlarının da görsel uyarıcıların fiziksel özelliklerinin öğrenilmesinde rol oynayabileceğini göstermiştir.

Sunulan çalışmada herhangi bir beyin bölgesine manipulasyon yapılmamıştır. Ancak güvercinlerin görsel sisteminin anatomik yapısından yararlanmışlardır. Kuşlarda her bir gözden gelen görsel bilgi, o gözün karşıt yönündeki beyin hemisferine gitmektedir (Bischof, Herrmann ve Engelage, 1991). Kuşlarda *corpus callosum* olmaması, onun yerine görsel bilginin geçişine çok fazla izin vermeyen küçük *commisure*'lerin olması (Güntürkün, 1985) görsel sisteme ilişkin hemisferik asimetrielerin çalışılmasına olanak tanımaktadır. Dolayısıyla tek bir göze sunulan uyarıcı öncelikle o gözün kontralateral yönündeki hemisfer tarafından işlenir ve kuşun davranışı ilgili görsel bilgiyi işleyen beyin bölümünün becerisi ile sınırlanmış olur. Görsel sistemin bu özelliği göz önünde bulundurularak daha önce sağ ve sol NCL'inden elektrofizyolojik kayıt alınan güvercinler tersini öğrenme görevinde eğitilmiştir. Öncelikle sağ ve sol hemisfer arasında görsel bilginin diğer hemisfere taşınmasında bir fark olup olmadığını belirlemek amacıyla transfer testi yapılmıştır. Bunun için deneyler boyunca deneklerin sadece sağ gözüne sunulan uyarıcılar, sol gözlerine sunulmuş ve sadece sol gözlerine sunulan uyarıcılar da sağ gözlerine sunulmuştur. Deneklerin davranışsal tepkileri kaydedilmiştir.

Sonraki aşamada ise denekler tersini öğrenme görevinde eğitilmiştir. Bu görevde uyarıcılar Deney II'de olduğu orijinal şekliyle gözlere sunulmuş; ancak bu aşamada Deney II'de CS+ olarak sunulan uyarıcılar, CS- olarak; CS- olarak sunulan uyarıcılar ise CS+ olarak sunulmuştur. Sağ ve sol göz koşullarından hangisinde tersini öğrenmenin daha hızlı gerçekleştiği incelenmiştir. Böylece tersini öğrenmede herhangi bir göz / hemisferik baskınlığın olup olmadığının ortaya konması amaçlanmıştır.

Yöntem

Denekler

Elektrofizyoloji deneyinde yer alan üç güvercin tersini öğrenme ve transfer koşullarında denek olarak yer almıştır.

Araçlar

Denekler, Deneysel II'de kullanılan deneysel düzenekte test edilmiştir.

İşlem Yolu

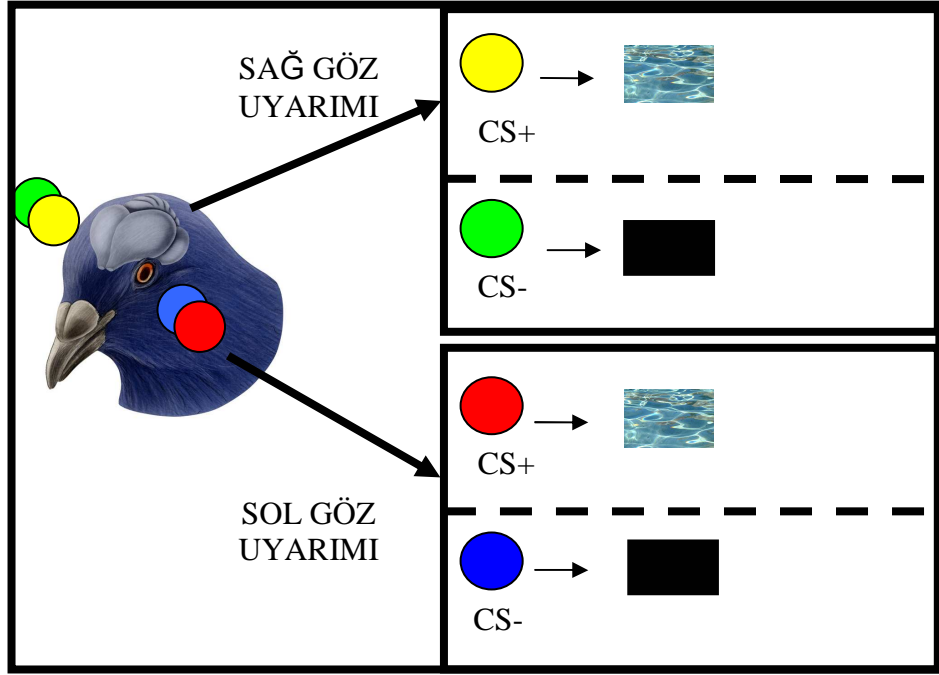
Transfer Görevi

Kuşlarda sol gözden gelen görsel bilgi ağırlıklı olarak sağ NCL'de işlenmekte ve sağ gözden gelen bilgi de ağırlıklı olarak sol NCL'de işlenmektedir. Ancak, uzun süreli eğitimlerin sonucunda organizma açısından önem taşıyan bilginin küçük *commisure*'lar aracılığıyla diğer hemisfere de taşındığı düşünülebilir. Transfer testinin amacı, hangi göz / hemisfer koşulunda görsel bilginin diğer hemisfere taşınmasının daha fazla olduğunu; sağ ve sol gözden yapılan görsel uyarımın hangi hemisferde daha fazla temsil yarattığını davranışsal yolla ortaya koymaktır. Bu nedenle elektrofizyoloji çalışması için uyarıcı ayırt etme görevinde eğitilen denekler transfer koşulunda test edilmiştir. Transfer görevinde, normal ayırt etme paradigmasında deneklerin sol gözüne sunulan CS+ ve CS-, sağ göze sunulmuş; sağ gözüne sunulan CS+ ve CS- ise, sol gözüne sunulmuştur (Şekil 34) ve deneklerin uyarıcılara verdikleri gagalama tepkileri ölçülmüştür. Denekler elektrofizyoloji çalışması için kayıt alma süreci tamamlandıktan sonra, önce normal ayırt etme paradigmasında; bir gün sonra da transfer görevinde test edilmişlerdir.

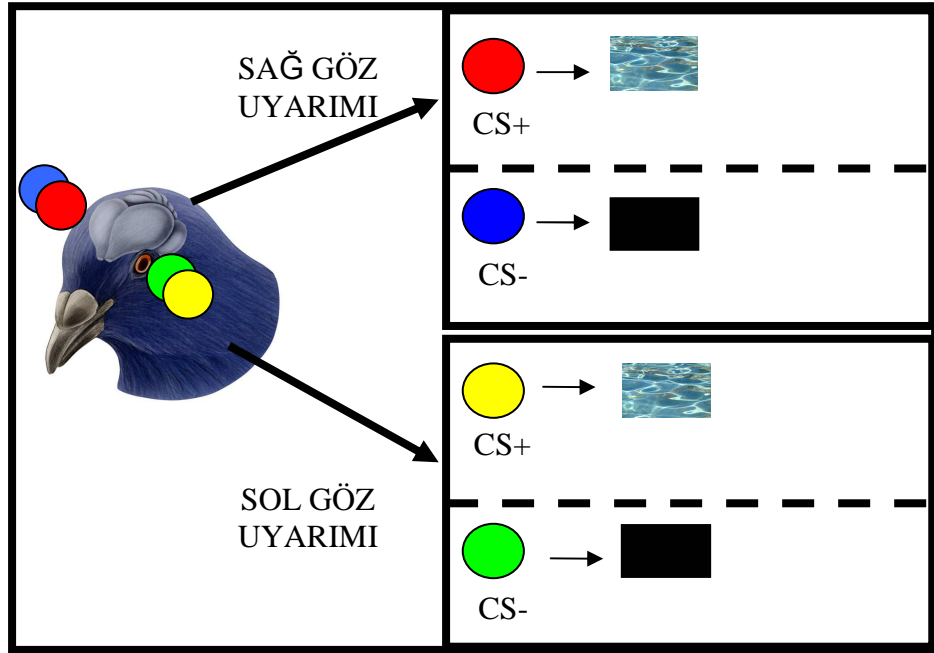
Tersini Öğrenme

Denekler transfer görevinde test edildikten bir gün sonra tersini öğrenme paradigması uygulanmaya başlamıştır. Bunun için deneklere eğitim aşamasında CS+ olarak sunulan uyarıcılar, CS- olarak ve normal koşullarda CS- olarak sunulan uyarıcılar, CS+ olarak sunulmuştur (Şekil 35). Başka bir deyişle, önceden CS- olarak sunulan uyarıcıları takiben su verilmiş; önceden CS+ olarak sunulan uyarıcıları takiben

su verilmemiştir. Denekler, yeni öğrenme koşulunda her iki göze sunulan uyarıcı çifti için başarılı ayırt etme $(CS+-CS-) \geq 50$ düzeyine gelene kadar eğitilmişlerdir.

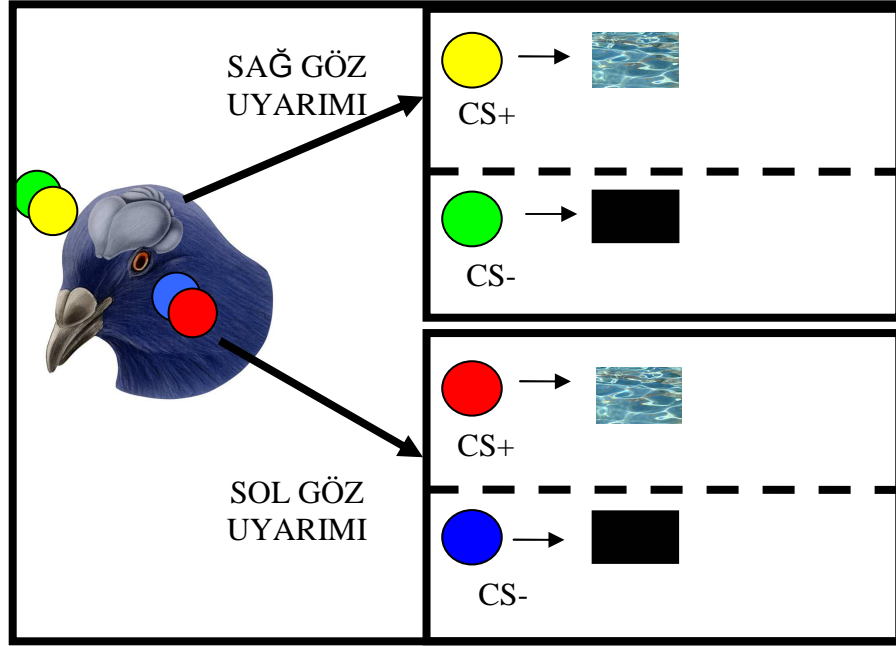


A

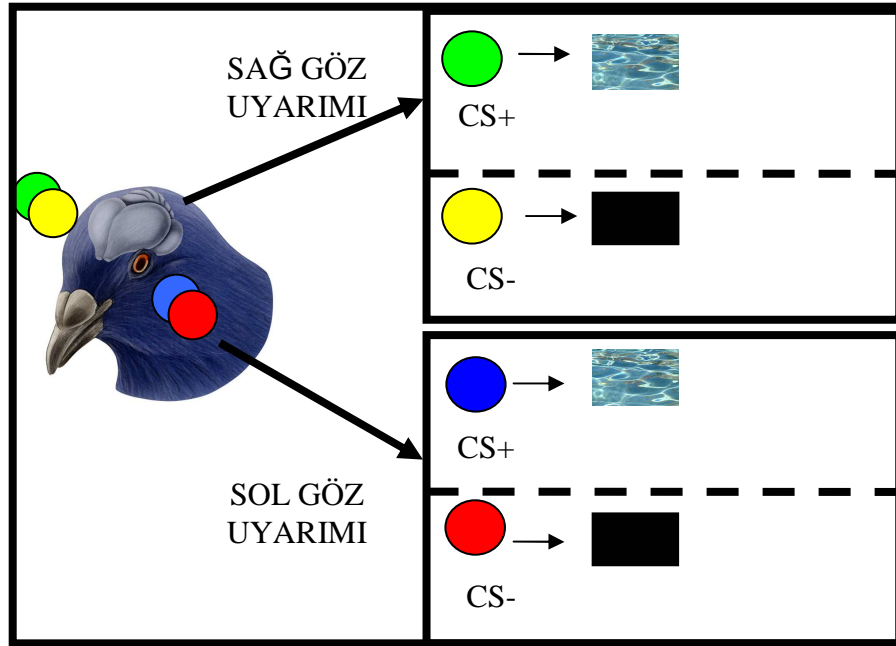


B

Şekil 34. A. Eğitim aşamasında uygulanan ayırt etme paradigmasının örnek gösterimi. B. Transfer denemesinin örnek gösterimi. Normal koşullarda sağ göze sunulan CS+ ve CS-, transfer koşulunda sol göze; sol göze sunulan CS+ ve CS- transfer koşulunda sağ göze sunulmuştur.



A



B

Şekil 35. A. Eğitim aşamasında uygulanan ayırt etme paradigmasının örnek gösterimi. B. Tersini öğrenme paradigmasının örnek gösterimi. Normal koşullarda CS+ olarak sunulan uyarıcılar (örneğin kırmızı ve sarı ışık), tersini öğrenme koşulunda CS- olarak ve normal koşullarda CS- olarak sunulan uyarıcılar (örneğin mavi ve yeşil ışık) CS+ olarak sunulmuştur.

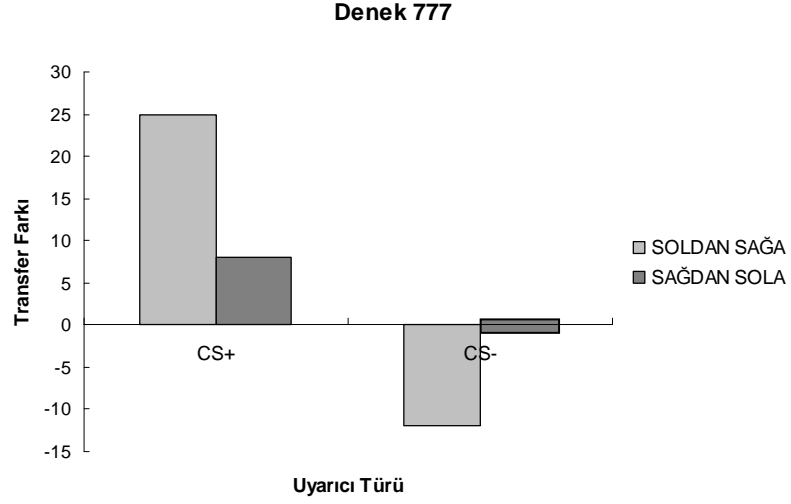
BULGULAR

Denek sayısının kısıtlı olmasından dolayı toplanan veriler herhangi bir istatistiksel test yardımıyla analiz edilmemiştir. Bunun yerine veriler grafiksel analiz yoluyla incelenmiştir. Çalışmada yer alan üç denek farklı renk koşullarında eğitimden geçirilmiş; sağ göze ve sol göze biri CS+ ve diğeri CS- olmak üzere farklı renkte iki ışık sunulmuştur. Denekler önce hangi ışığın CS+ ve hangi ışığın CS- olduğunu öğrenmek üzere eğitim aşamasından geçirilmiş ve bu aşamada deneklerden elektrofizyolojik kayıt alınmıştır. Elektrofizyoloji denemeleri sona erdikten sonra denekler önceden sağ göze sunulan uyarıcı çiftlerinin sol göze ve önceden sol göze sunulan uyarıcı çiftlerinin sağ göze sunulduğu transfer oturumunda test edilmiştir. Transfer testinde hangi hemisferden diğere daha fazla transfer olduğunu belirlemek amacıyla her bir uyarıcı için transfer denemesinde elde edilen tepki yüzdesinden son eğitim denemesinde elde edilen tepki yüzdesi çıkarılmıştır. Bu fark “transfer farkı” olarak adlandırılmıştır. Transfer farkının sıfıra yaklaşması tam transferin olduğuna; transfer farkının artması ise, transferin düşük olduğuna işaret etmektedir. Her bir denek için soldan sağa ve sağdan sola transfer farkı hesaplanmıştır. Soldan sağa transfer puanı, eğitim aşamasında sağ göz / sol hemisfere sunulan uyarıcılara verilen tepki yüzdesinden, bu uyarıcıların sol göz / sağ hemisfere sunulması durumunda elde edilen tepki yüzdesi çıkarılarak elde edilmiştir. Sağdan sola transfer puanı farkı eğitim aşamasında sol göz / sağ hemisfere sunulan uyarıcılara verilen tepki yüzdesinden, bu uyarıcıların sağ göz / sol hemisfere sunulması durumunda elde edilen tepki yüzdesi çıkarılarak hesaplanmıştır.

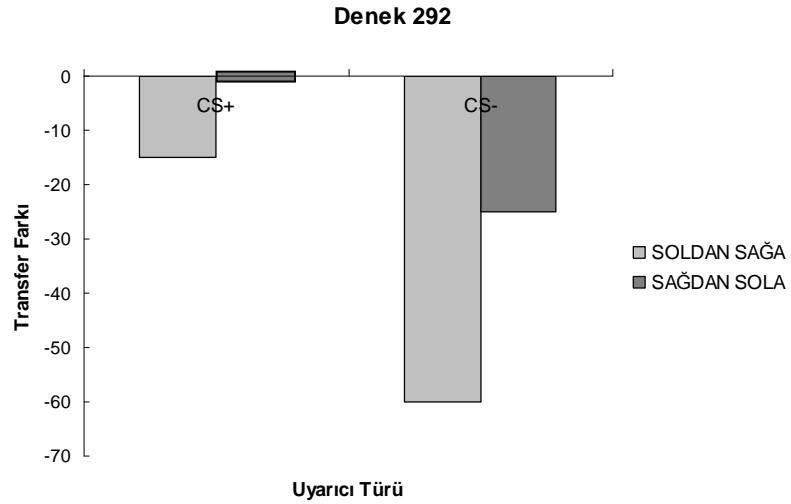
Denek 777'nin transfer farkına ilişkin grafik (Şekil 36) incelendiğinde hem CS+ hem de CS- nin sağdan sola transferinin, soldan sağa transferinden daha düşük olduğu görülmektedir. Hatta CS-nin transfer farkı sıfır olarak bulunmuştur. Bu bulgu sol hemisfere daha fazla transfer olduğuna işaret etmektedir.

Denek 292'nin transfer farkına ilişkin grafik (Şekil 37) incelendiğinde yine CS+ ve CS-nin sağdan sola transferinin, soldan sağa transferinden daha düşük olduğu görülmüştür. Denek 292'nin CS+ için sağdan sola transferi sıfır olarak bulunmuştur. Denek 292 farklı olarak transfer koşulunda, hem CS+ya hem de CS-ye eğitim koşulunda olduğundan daha yüksek tepkide bulunmuş; bu nedenle transfer farkı grafikte

negatif olarak görünmüştür. Denek soldan sağa transfer koşulunda uyarıcıları ayırt edemediği için CS+ ve CS-ye yüksek tepkide bulunmuş olabilir. Sonuç olarak sol hemisfere olan transferin daha fazla olduğunu söyleyebiliriz.

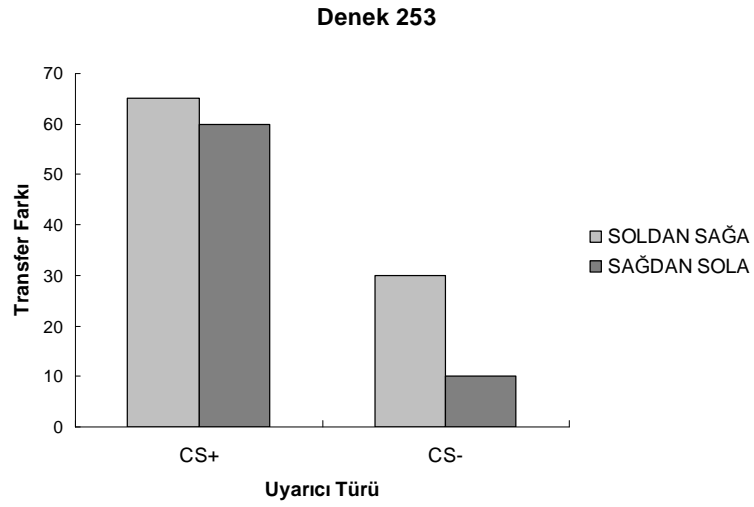


Şekil 36. Denek 777'nin sol hemisferden sağ hemisfere ve sağ hemisferden sol hemisfere transfer farkı puanları.



Şekil 37. Denek 292'nin sol hemisferden sağ hemisfere ve sağ hemisferden sol hemisfere transfer farkı puanları.

Denek 253'ün transfer farkına ilişkin grafik (Şekil 38) incelendiğinde CS+ ve CS- nin sağdan sola transferinin, soldan sağa transferinden daha düşük olduğu gözlenmektedir. Denek 253'ün özellikle CS-ye ilişkin transfer farkı sifıra yakındır. Öte yandan genel olarak denek 253 transfer testinde tüm uyarıcılara düşük tepkide bulunmuştur. Bu nedenle grafikte transfer farkı pozitif yönde ve yüksek olarak görülmektedir.



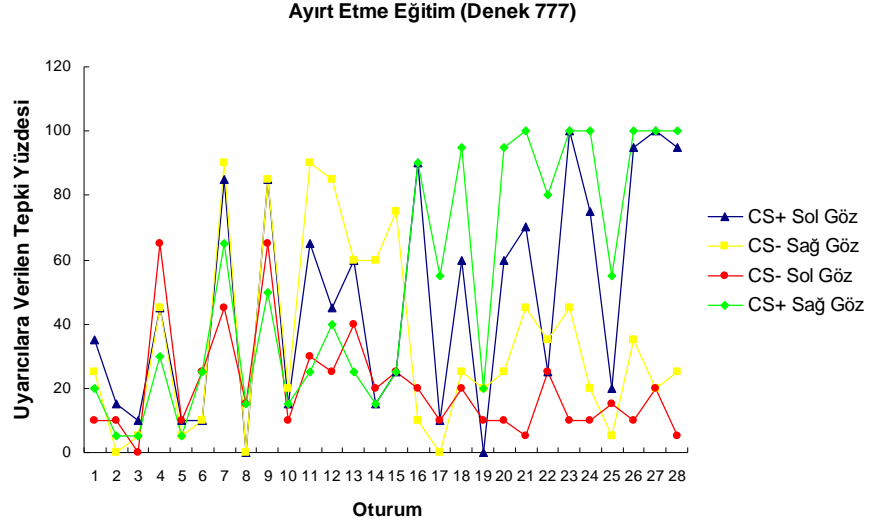
Şekil 38. Denek 253'ün sol hemisferden sağ hemisfere ve sağ hemisferden sol hemisfere transfer farkı puanları.

Ancak tüm deneklerde ortak olarak sağdan sola transfer farkı, soldan sağa transfer farkından düşük bulunmuştur. Dolayısıyla sol hemisfere, sağ hemisferden daha fazla transfer yapıldığı söylenebilir.

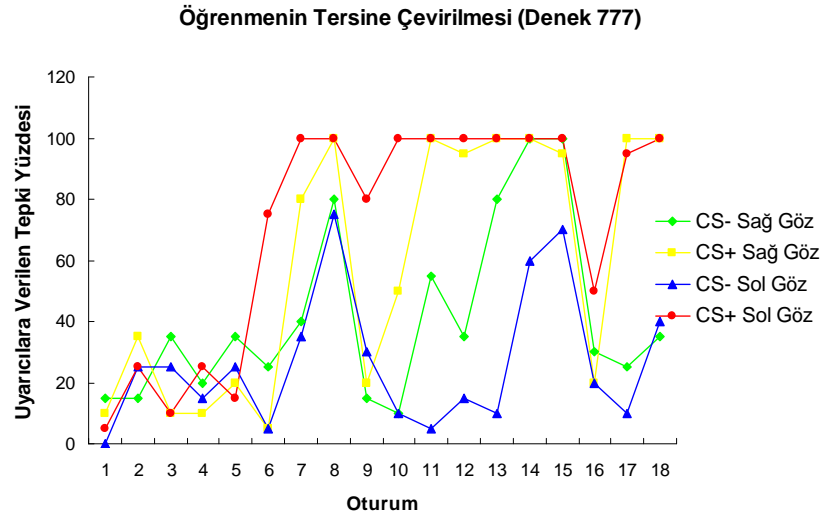
Transfer oturumundan bir gün sonra denekler tersini öğrenme görevinde test edilmeye başlanmıştır. Her bir deneğin Deney II'deki eğitim sürecinde gösterdiği ayırt etme performansına ve tersini öğrenme sürecinde gösterdiği ayırt etme performansına ilişkin grafiksel analizler aşağıda sunulmuştur.

Denek 777 tersini öğrenme görevinde 17 oturum sonunda kritere ulaşabilmiştir. Şekil 39'da Denek 777'nin öğrenme eğrisi gösterilmektedir. Denek 6. denemeye kadar tüm uyarıcılara düşük tepkide bulunmuş; ancak 7. denemeden sonra tepkilerde bir artış olmuş ve 10. denemeden sonra da yeni ayırt etme tepkisi gözlenmeye başlamıştır. Uyarıcı çiftlerine verilen tepkiler incelendiğinde sol göze sunulan uyarıcıların yeni

koşulda ayırt edilmesinin daha önce gerçekleştiği ve bu uyarıcılara verilen ayırt etme tepkisinin daha tutarlı olduğu görülmüştür. Ancak 17. oturumdan sonra her iki uyarıcı çifti için de ayırt etme sabit hale gelmiştir.



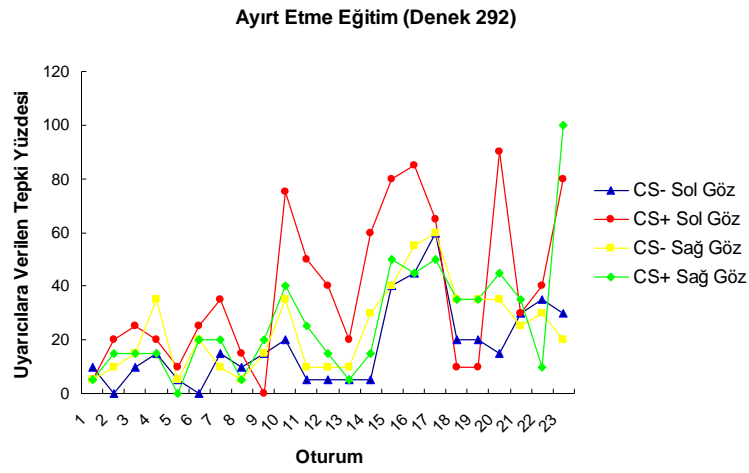
A



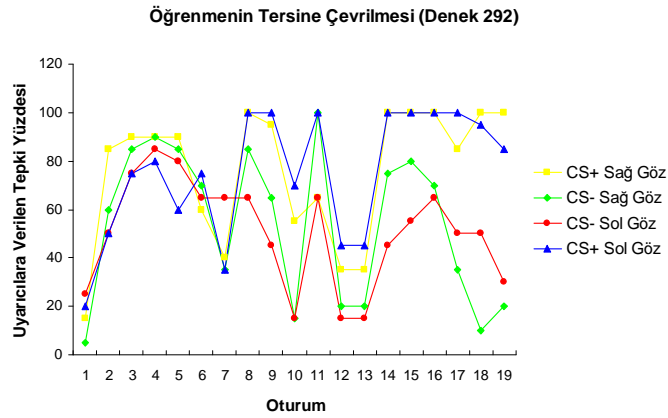
B

Şekil 39. Denek 777'nin eğitim aşamasında (A) ve tersini öğrenme aşamasında (B) gösterdiği ayırt etme performansı. Tersini öğrenme koşulunda normal koşullarda CS+ olarak sunulan uyarıcılar (yeşil ve mavi), CS-; CS- (sarı ve kırmızı) olarak sunulan uyarıcılar CS+ olarak sunulmuştur.

Denek 292'nin tersine öğrenmedeki performansı (Şekil 40. B) incelendiğinde 19 oturum sonunda yeni uyarıcı koşullarına doğru tepkide bulunabildiği gözlenmiştir. Deneğin 14. denemeye kadar olan tepkilerinde dalgalanmalar olduğu; ancak 14. denemeden sonra yeni CS+ uyarıcılarına yüksek ve yeni CS- uyarıcılarına tutarlı bir şekilde düşük tepkilerde bulunmaya başladığı görülmüştür. Oturumlar boyunca sağ göze ve sol göze sunulan uyarıcıların ayırt edilmesi arasında önemli bir farklılığın olmadığı gözlenmiştir.



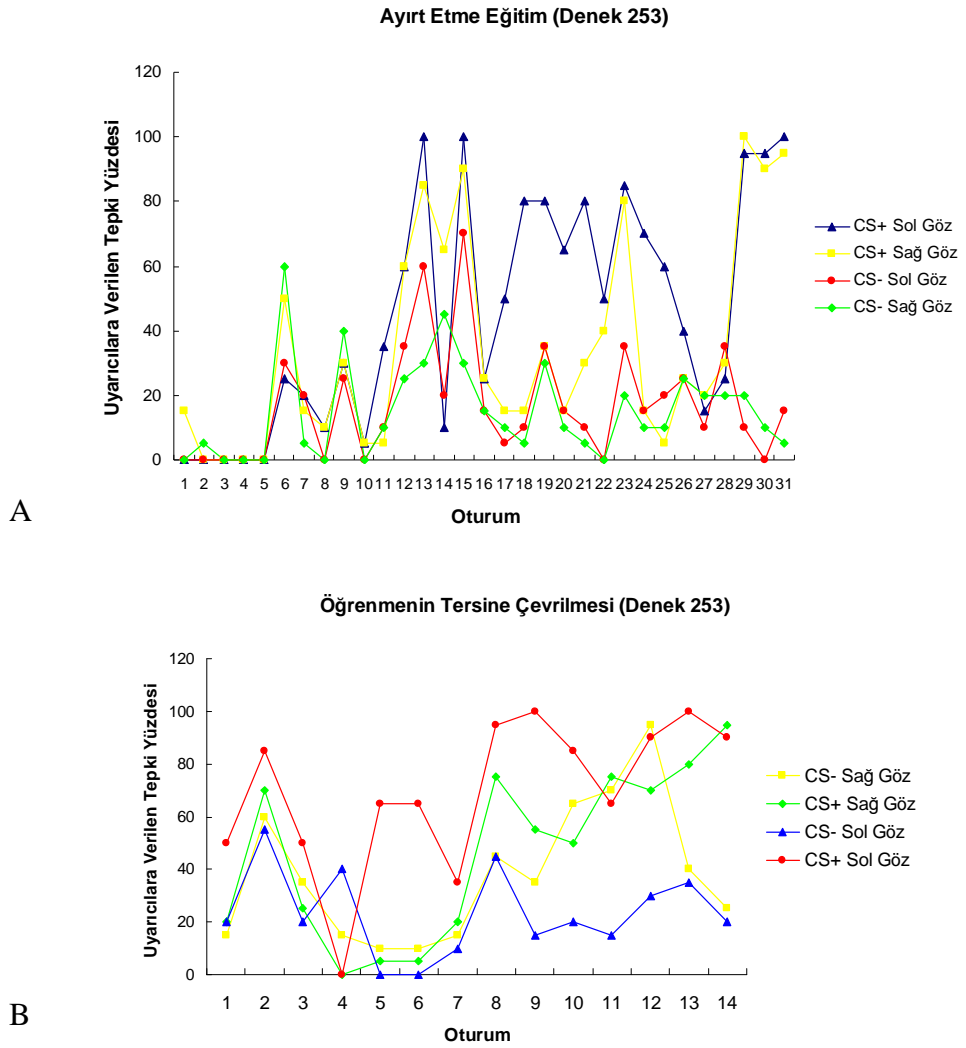
A



B

Şekil 40. Denek 292'nin eğitim aşamasında (A) ve tersini öğrenme aşamasında (B) gösterdiği ayırt etme performansı. Tersini öğrenme koşulunda normal koşullarda CS+ olarak sunulan uyarıcılar (yeşil ve kırmızı), CS-; CS- (sarı ve mavi) olarak sunulan uyarıcılar CS+ olarak sunulmuştur.

Denek 253 ise tersini öğrenmede diğer iki güvercinden farklı bir performans sergilemiştir (Şekil 41. B). Denek 5. oturumdan itibaren sol göze sunulan uyarıcılara yeni ayırt etme kuralına göre tepkide bulunmaya başlamış; ancak sağ göze sunulan yeni CS+ ve CS- uyarıcılarına benzer tepkilerde bulunmuştur. Ancak 13. denemeden sonra sol göze sunulan uyarıcıları ayırt etmeye başlamıştır. Denek 253'ün her iki göze sunulan uyarıcıları da tutarlı olarak ayırt etmesi 14 oturum içinde gerçekleşmiştir.



Şekil 41. Denek 253'ün eğitim aşamasında (A) ve tersini öğrenme aşamasında (B) gösterdiği ayırt etme performansı. Tersini öğrenme koşulunda normal koşullarda CS+ olarak sunulan uyarıcılar (sarı ve mavi), CS-; CS- (yeşil ve kırmızı) olarak sunulan uyarıcılar CS+ olarak sunulmuştur.

Genel olarak tersini öğrenmede sol ve sađ göze ilişkin ayırt etme performansları incelendiğinde sol göze sunulan uyarıcıların daha önce ayırt edilmeye başladığı görülmüştür.

TARTIŞMA

Transfer testlerinde hangi hemisfere görsel bilgi akışının daha fazla olduğunu belirlemek amaçlanmıştır. Bunun için her bir uyarıcıya ilişkin transfer farkı puanı hesaplanmıştır. Transfer farkı puanı transfer koşulundaki tepki yüzdesinden eğitim aşamasındaki tepki yüzdesi çıkarılarak hesaplandığı için düşük transfer farkı puanı, transferin yüksek olduğunu ifade etmektedir. Grafikler incelendiğinde tüm deneklerde ortak olarak sağdan sola transfer farkının, soldan sağa transfer farkından düşük olduğu gözlenmiştir. Dolayısıyla görsel bilginin sol hemisfere transferinin, sağ hemisfere olduğundan daha fazla olduğu söylenebilir. Kuşlarla yapılan çok sayıdaki çalışma da (Fersen ve Güntürkün, 1990; Güntürkün, 1985; Güntürkün ve ark., 2000; Tommasi, Andrew ve Vallortigara, 2000), görsel ayırt etmeye dayanan farklı görevlerde sol hemisfere ilişkin bir yanlılığın varlığını göstermiştir.

Buna ek olarak, kuşların tektofugal görsel sistemindeki asimetric lateralizasyona ilişkin anatomik kanıtlar da elde edilmiştir. Tektumda ve tektumdan roduntusa giden projeksiyonlardaki soma boyutlarında sol-sağ farkı vardır. Ayrıca sol roduntusun kontralateral tektumdan, sağ roduntusa göre daha fazla girdi aldığı gösterilmiştir. Tektumlar kontralateral görsel alanı temsil ettiğine göre, sol roduntus görsel sahnenin her iki tarafını da daha geniş bir şekilde temsil etmektedir (Güntürkün ve Hahmann, 1999). Bu bulgu ile tutarlı şekilde Güntürkün ve Hahmann (1999) sol tektum ve roduntus hasarının hem sol hem sağ görsel alana ilişkin; sağ roduntus ve tektum hasarının ise sadece sol görsel alana ilişkin performansta çok az bozulma yarattığını bulmuşlardır. Görsel sisteme ilişkin bu bulgulara dayanarak, Deney III'de gözlenen sağdan sola daha fazla transferin olmasını sol roduntusun sağ ve sol görsel alandan daha fazla girdi alması ile ilişkilendirebiliriz.

Öte yandan deneylerde uyarıcıların sunumu tüm gözü kaplayacak şekilde yanal olarak yapılmıştır. Dolayısıyla yanal görmede daha etkili olduğu bilinen talamofugal sistemin bu görevde rol oynaması beklenebilir. Talamofugal sistemin önemli bir elemanı olan Wulst'un da tektofugal sistemden bilgi alarak renklere ilişkin tersini öğrenmede rol aldığı bilinmektedir. NCL ise hem tektofugal hem de talamofugal yoldan

bilgi almaktadır. Bu nedenle sunulan çalışmadaki tersini öğrenme görevinde NCL'in ve Wulst'un etkili olduğu düşünülebilir.

Tersini öğrenme görevi tüm denekler tarafından öğrenilmiştir. Tersini öğrenmede sol göze sunulan uyarıcılara ilişkin daha hızlı ayırt etme gerçekleşmiştir. Söz konusu eğilime üç farklı açıklama getirilebilir: Birincisi sol göze sunulan mavi ve kırmızı ışık arasındaki fark, sağ göze sunulan yeşil ve sarı ışık arasındaki farktan fiziksel olarak daha belirgin olabilir. Dolayısıyla daha kolay algılanan bir farklılığa ilişkin yeni bir öğrenme durumu daha hızlı gerçekleşmiş olabilir. Ayırt etme öğrenmesindeki denemeler incelendiğinde denek 292 ve denek 253'ün sol göze sunulan mavi ve kırmızı rengi sağ göze sunulan sarı ve yeşil renkten daha önce ayırt etmeye başladığı gözlenmektedir. Ancak bu durumun sağ hemisferin baskın rolünden mi yoksa renk koşullarından mı kaynaklandığı açık değildir. Renk koşulları arasındaki fiziksel farklılığa ilişkin açıklamanın geçerli olup olmadığını anlamak için daha fazla denek ile farklı renk kombinasyonlarının test edilmesi gerekmektedir.

Bu eğilime ilişkin diğer bir açıklama ise, tersini öğrenme görevinde sağ hemisferin daha etkili olmasıdır. Deney II'den elde edilen elektrofizyolojik bulgular sağ hemisferde uyarıcılara tepkisel olan daha fazla sayıda nöronun olduğuna işaret etmiştir. Ayrıca Deney II'de sağ hemisferde kontralateral yönde daha güçlü tepki veren çok sayıda nöron olduğu gözlenmiştir. Bu nöronların tersini öğrenmede kontralateral yöndeki uyarıcılara daha hızlı tepki verilmesinde rol oynadığı düşünülebilir.

Diğer bir açıklama ise sağ göze sunulan uyarıcıların daha kalıcı bir şekilde öğrenildiği ve bu bilginin yeni öğrenme durumlarına karşı daha dirençli olabileceği yönündedir. Sağ göze sunulan uyarıcılar, sol hemisfer tarafından işleneceği için bu açıklama literatür ile tutarlı görünmektedir. Dolayısıyla tersini öğrenmede bulunan sağ göz başatlığı, uzun süreli bir eğitim sürecinde öğrenilmiş olan görsel bilginin sol hemisferde daha kalıcı olarak temsil edilmesi ile açıklanabilir.

Deney III'den elde edilen bulgular birlikte değerlendirildiğinde her iki gözden sol hemisfere daha fazla bilginin transfer edildiği; buna karşın sol göz / sağ hemisfere sunulan pozitif ve negatif uyarıcıların tersine çevrilmesi durumunda, yeni ayırt etmenin daha hızlı gerçekleştiği görülmüştür.

GENEL TARTIŞMA

Tez çalışması kapsamında yapılan üç deney ile güvercinlerde görsel uyarıcıları ayırt etme ve kategorileme süreçlerinde NCL'in rolüne ve lateralizasyonuna ilişkin bilgi elde edilmiştir.

Deney I'de uyarıcı ayırt etmenin daha karmaşık bir formu olan kategorileme sürecinde NCL, entopallium ve hipokampusun rolü ve bunların arasındaki etkileşim incelenmiştir. Bu amaçla güvercinlere kategori bilgisi insan ve insan olmayan resimleri ayırt etmek yoluyla kazandırılmıştır. Çalışmada literatürle tutarlı olarak güvercinlerin eğitildikleri insan ve insan olmayan resimleri ayırt edebildikleri ve daha önce karşılaşmadıkları resimlerle eğitildiklerinde öğrendikleri kategori bilgisini yeni uyarıcılara transfer edebildikleri gözlenmiştir. Bu aşamadan sonra farklı bloklama koşulları ile kategorileme sürecinde entopallium, hipokampus ve NCL arasındaki etkileşim incelenmiştir. Bu bölgelerin kategorileme işleminin hangi aşamasında etkili olduğunu anlamak için kategorileme sürecine ilişkin çeşitli değişkenler tanımlanmıştır. Temel olarak kategorileme sürecinde iki tür işlemin yer aldığı düşünülebilir. Bunlardan birisi, geçmişte öğrenilen uyarıcılara ilişkin bellek temsillerinin kullanılması; ikincisi ise, geçmişte öğrenilen uyarıcıların özelliklerinden yararlanarak bir prototip bilgisine ulaşılmasıdır. Dolayısıyla yeni karşılaşılan uyarıcılara iki stratejiye dayanarak tepkide bulunulabilir: Bellek-temelli kategorileme stratejisi ve prototip temelli kategorileme stratejisi. Bellek temelli kategorileme stratejisinde denek o ana kadar karşılaştığı uyarıcılara ilişkin temsiller oluşturur ve yeni karşılaştığı uyarıcının bu örneklerden biri ile uyuşması durumunda ona da benzer şekilde tepkide bulunur. Bu strateji kullanıldığında eski uyarıcıları kategorilemede yüksek; yeni uyarıcıları kategorilemede ise görece olarak daha düşük performansın alınması beklenir. Prototip-temelli stratejide ise yeni uyarıcılarla karşılaşıldığında, bu uyarıcılar oluşturulan prototip bilgisine göre değerlendirilir. Bu strateji ile hem eski hem de yeni uyarıcıları kategorileme performansının yüksek olması beklenir. Buradan hareketle eski uyarıcıların değerlendirilmesinde her iki strateji de etkili olurken, yeni uyarıcıların değerlendirilmesinde prototip-temelli stratejinin daha etkili olacağı söylenebilir.

Bu stratejilerden hangisinin kullanıldığını tespit etmek üzere, bellekten geri getirme puanı, genel bellek puanı ve kategorik transfer puanı olmak üzere üç değişken tanımlanmıştır. Kategorileme sürecinde hem bellekten getirilen örneklere ilişkin bilgi hem de prototip bilgisi yer alacağından bunları ayırt etmek için bellekten geri getirme puanı hesaplanmıştır. Bunu hesaplamak için deneklerin eski uyarıcıları ayırt etme puanından yeni uyarıcıları ayırt etme puanı çıkarılmıştır. Belleğe dayalı bir strateji kullanılması durumunda bu farkın fazla; prototipe dayalı bir strateji kullanılması durumunda ise az olması beklenmektedir. Bellekten geri getirme puanı temelinde yapılan karşılaştırmada salin ve TTX koşullarındaki performansların farklı bulunması deneylerde genel olarak TTX'in etkili bir şekilde çalıştığını ortaya koymuştur.

Genel bellek puanı ise, eski uyarıcılar için her bir bölgeye ilişkin salin ve TTX koşullarında alınan puanların farkını göstermektedir. Dolayısıyla bu puanın yüksek olması, bloklanan bölgenin eski uyarıcıları değerlendirmedeki katkısına işaret etmektedir. Genel bellek puanlarına ilişkin sonuçlar sağ NCL'in bellek puanına önemli ölçüde katkıda bulunduğuna işaret etmiştir. Bu durum sağ NCL'in bellek-temelli kategorileme stratejisini kullandığını göstermiştir.

Diğer bir değişken olan kategorik transfer puanı ile kategori bilgisinin yeni uyarıcılara transfer edilmesinde her bir bölgenin katkısı incelenmiştir. Bu amaçla yeni uyarıcılar için salin ve TTX koşullarında alınan puanların farkları hesaplanmış ve bölgelere ilişkin karşılaştırmalar yapılmıştır. Sonuçlar sol NCL'in hem sol hipokampustan hem de sağ NCL'den daha fazla katkıda bulunduğunu göstermiştir. Genel olarak sol NCL'in kategorik transfere en önemli katkıda bulunan bölge olduğu söylenebilir.

Sunulan çalışma bulgularına paralel olarak Aust ve Huber (2001) hem maddeye-özgü bilginin hem de kategorik bilginin paralel bir şekilde depolandığını ve kategorileme sürecinde bu ikisinin de gerekli olduğunu öne sürmüşlerdir. Yamazaki, Aust, Huber ve Güntürkün (2007), güvercinlerde sol göz / sağ hemisferin tanıdıklık ve konfigürasyon ile ilgili kararlardan; sağ göz / sol hemisferin ise yerel ipuçları temelinde kategori-tanımlayıcı özellikleri işlemekten sorumlu olduğunu ifade etmiştir.

Bu bulgularla tutarlı olarak, sunulan çalışmada sol NCL'in kategori-temelli kodlamada, sağ NCL'in ise bellek-temelli kodlamada önemli bir rol oynadığı görülmüştür. Marsolek (1999) sağ hemisferin örnekleme-temelli kategorileme yaptığını; sol hemisferin ise soyutlama-temelli kategorileme yaptığını öne sürmektedir. Deney I'e ilişkin bulgular Marsolek'in görüşlerini desteklemektedir. Benzer şekilde Deney II'de elektrofizyoloji çalışmasından elde edilen veriler de sağ NCL'de uyarıcılara özgün tepkilerde bulunan nöronların daha fazla olduğuna işaret etmiştir.

Öte yandan görsel bilginin NCL'e taşınmasında entopalliumun projeksiyonları önem kazanmaktadır. Güvercinlerde ön plana çıkan tektofugal görsel yolda retinadan gelen bilgi entopalliuma ulaştıktan sonra NCL'e gönderilmektedir. Dolayısıyla sol ya da sağ NCL'in etkisinden söz ederken entopalliumdan NCL'e olan yolun önemini de vurgulamak gerekmektedir. Muhtemelen gözden entopalliuma ulaşan bilgi basit düzeyde işlenmekte; sonra bu bilgi daha üst düzey işlemler için NCL'e gönderilmektedir. Hem NCL'in hem de hipokampusun birlikte bloklandığı koşullarda eski uyarıcıları ayırt etme performansının hala yüksek olduğu gözlenmektedir. Bu durumda görsel bilgi entopallium düzeyinde işlenmektedir ve entopallium tepki vermede NCL olmaksızın etkili olabilmektedir. Marsolek'in (1999) de öne sürdüğü gibi öğrenme yaşantısı boyunca görsel alt sistem (entopallium), daha üst bilişsel sistemlerden (NCL) aldığı geribildirimler sayesinde, üst bilişsel sistemlerin ortaya çıkardığı motor tepkileri oluşturmada etkili hale gelir. Ancak yeni uyarıcıların değerlendirilmesi söz konusu olduğunda yani kategori bilgisinin transferi gerekli olduğunda entopalliumun tek başına etkili olmadığı gözlenmiştir. Bu durumda özellikle sol NCL'in aktif olmasının gerektiği görülmüştür. Akrami, Liu, Treves ve Jagadeesh (2009) maymunlarda kuşlardaki entopalliuma benzer bir işlevi olan ITC'deki nöronların da sadece öğrenilmiş uyarıcılara ilişkin kategori temsilini kodladıklarını; ancak yeni uyarıcılara ilişkin benzer bir aktivite göstermediklerini bulunmuştur. Bu bulgular, kuşlarda entopalliumun ve maymunlarda ITC'nin bellek temsillerine katkıda bulunduğuna; ancak kategori bilgisinin yeni uyarıcılara transfer edilmesinde etkili olmadığına işaret etmektedir. Freedman ve arkadaşlarının (2006) kategorilemede PFC ve ITC'nin rolüne ilişkin yaptıkları çalışmalar da ITC'deki nöronların sadece uyarıcıların fiziksel özelliklerini işlemekte etkili olduğunu; dolayısıyla ITC'nin

uyarıcılarının algılanmasında rol oynadığını göstermiştir. Mitsuya ve Kashimori'nin (2009) geliştirdikleri, ITC'nin diğer beyin bölgelerinden aldığı geribildirim kategorilemeye nasıl katkıda bulunduğunu açıkladıkları model, nöral ve davranışsal verileri desteklemektedir. Dolayısıyla primatlarda ve insanlarda ITC'deki bellek temsillerinin oluşturulmasında PFC'den gelen geribildirime benzer şekilde kuşlarda entopalliumdaki bellek temsillerinin oluşturulmasında NCL'den gelen geribildirim etkili olduğu düşünülmektedir. Özetlemek gerekirse, Deney I'den elde edilen bulgular eski ve yeni uyarıcıların kategorilenmesinde entopallium-NCL arasındaki etkileşimin önemli olduğunu göstermiştir.

Öte yandan Deney I'de hipokampusun bloklanması durumunda hem eski hem de yeni uyarıcıların kategorilenme performansında bir bozulma olmamaktadır. Çünkü uyarıcıların kategorilenmesinde etkili olan entopallium-NCL etkileşimi hala aktif durumdadır. Dolayısıyla güvercinlerde hipokampus, uyarıcıların bellekte tutulmasına ya da kategorilenmesine doğrudan katkıda bulunmamaktadır. Ancak, bellekten geri getirme puanları incelendiğinde sol hipokampusun bloklanması koşulunda hem sağ hipokampus hem de sol NCL'in bloklanması koşulundan farklı bir performans sergilendiği gözlenmiştir. Sol hipokampusun bloklanması durumunda deneklerin yeni uyarıcılara eski uyarıcılardan daha yüksek bir tepki verdiği bulunmuştur. Bu bulgular hipokampusun kategorileme süreci üzerindeki inhibitör etkisini ortaya koymaktadır. Sol hipokampusun bloklanması sonucunda söz konusu inhibitör etkinin kalkması yeni uyarıcılara verilen tepkilerde bir artışın meydana gelmesini sağlamıştır. Literatürde yer alan bazı çalışmalar (Colombo ve Broadbent, 2000; McDonald, Jones, Richards ve Hong, 2006; McDonald, King, Wasiak, Zelinski ve Hong, 2007) hipokampusun diğer bellek sistemleri üzerinde inhibitör bir etki yarattığını öne sürmektedir. Bu inhibitör etki sayesinde ilgisiz uyarıcılara verilen tepkilerin baskılandığı ve doğru uyarıcılara tepkide bulunulabildiği öne sürülmektedir. Bu bilgilerden hareketle hipokampusun entopallium-NCL etkileşimi üzerinde dolaylı etkisinin olduğunu öne sürebiliriz. Hipokampusun inhibitör etkisi, NCL'in bloklanması durumunda performansın düşmesi ile de tutarlılık göstermektedir. Denekler NCL aktif durumda iken NCL'in diğer alanlarla karşılıklı etkileşimi sayesinde kategorileme sürecinde doğru tepkide bulunabilmektedir. Ancak,

NCL bloklandığında hipokampusun entopallium üzerindeki inhibitör etkisinin devreye girmesi, performansın düşmesinde rol oynamış olabilir.

Deney II’de uyarıcı ayırt etme süreçlerinde NCL’in aktivitesi daha detaylı olarak çalışılmıştır. Elektrofizyoloji çalışmalarında temel olarak tek bir hücrenin tepkilerini incelikli olarak anlamak hedeflendiği için daha basit deneysel prosedürler kullanılmaya çalışılır. Deney II’de de sağ ve sol NCL nöronlarının kategorileme sürecinin temelinde yer alan uyarıcı ayırt etme öğrenmesindeki aktiviteleri araştırılmıştır. Bunun için ikisi sağ ve ikisi sol göze sunulmak üzere dört farklı renkte ışık kullanılmıştır. Sağ ve sol göze sunulan uyarıcılardan birer tanesi (CS+) su ile eşleştirilirken; diğer ikisi (CS-) hiçbir zaman su ile eşleştirilmemiştir. Güvercinlerin her bir göze sunulan uyarıcıyı, verdikleri koşullu tepkiler yoluyla ayırt etmesi beklenmiştir. Denekler bu görevi yaparken bazı oturumlarda sağ ve bazı oturumlarda sol NCL’den kayıt alınmış ve bu bölgelerdeki nöronal tepkiler incelenmiştir.

Deney II’ye ait bulgular, genel olarak sağ NCL’de uyarıcılara tepkide bulunan daha fazla nöronun olduğunu göstermiştir. Hem sağ hem de sol NCL’de US olarak sunulan “suya” tepkisel olan çok sayıda nöronun olduğu gözlenmiştir. NCL dopaminerjik inervasyonun yoğun olduğu bir bölge olması bakımından ödül ya da appetitif US ile ilişkili bulunmamaktadır. Memelilerde PFC’nin ve kuşlarda NCL’in dopaminerjik aktivite yönünden benzer bölgeler olduğu ortaya konmuştur. (Divac ve Mogensen, 1985). NCL’de bulunan D1 reseptörlerinin ödülün işlenmesi ve çalışma belleği ile ilgili olduğu bulunmuştur (Durstewitz, Kröner ve Güntürkün, 1999; Waldmann ve Güntürkün, 1993). Pan, Sawa, Tsuda, Tsukada ve Sakagami (2008) maymunların lateral prefrontal korteksinde (LPFC) ödül ile ilgili iki tip nöronal tepki gözlemiştir. Ödül-tipi nöronların, ödülü, görsel uyarıcıdan bağımsız olarak kodladığını; uyarıcı-ödül tipi nöronların ise bir grup uyarıcının kategorik bilgisine göre ödülü kodladığını bulmuşlardır. Güvercinlerle yapılan pek çok çalışmada da (Kalenscher, Diekamp ve Güntürkün, 2003; Kalenscher ve ark., 2005; Kalenscher, Ohmann, Windmann, Freund ve Güntürkün, 2006; Kalt, Diekamp ve Güntürkün, 1999) NCL’deki nöronların ödüle özgü tepkiler verdiği gözlenmiştir.

NCL’de uyarıcılara farklı tepkiler veren nöronların olduğu bulunmuştur. Bazı nöronlar tek bir uyarıcıya tepkide bulunurken; bazı nöronlar birden fazla uyarıcıya ilişkin özgün tepkilerde bulunmuştur. Maymunların PFC’sinde de benzer tepkiler veren nöronların olduğuna işaret eden çalışmalar (Freedman, Riesenhuber, Poggio ve Miller, 2002; Wallis, Anderson ve Miller, 2001) mevcuttur. Ayrıca maymunlarda temporal kortekste (Vogels, 1999) bir grup nöronun bir uyarıcıya ya da bir grup uyarıcıya özgü olarak tepkide bulunduğu gözlenmiştir. Bu nöronların bellek-temelli kodlamada etkili nöronlar olduğu düşünülmektedir.

NCL’deki nöronların uyarıcılara verdiği tepkiler incelendiğinde “uyandırıcı” ve “ketleyici” olmak üzere iki tip örüntünün olduğu görülmüştür. Ancak ketleyici tepkilerin uyandırıcı tepkilerden daha fazla olduğu gözlenmiştir. Genellikle uyandırıcı tepkilerin CS+ uyarıcılarına; ketleyici tepkilerin ise CS- uyarıcılarına verildiği görülmüştür. Bununla birlikte CS+ uyarıcılarına verilen ketleyici tepki sayısının da uyandırıcı tepki sayısından daha fazla olduğu bulunmuştur. Primatlarla ve güvercinlerle yapılan pek çok çalışmada (Chafee ve Goldman-Rakic, 1998; Kalt, Diekamp ve Güntürkün, 1999; Quintana, Yajeya ve Fuster, 1988) benzer inhibitör tepkiler gözlenmiştir. Özellikle yap/yapma türü çalışma belleği araştırmalarında uyarıcılara ya da uyarıcı sunumu ve ödülün sunumu arasındaki gecikme dönemine benzer ketleyici tepkilerin verildiği görülmüştür. Sunulan çalışmada gözlenen tepkilere ilişkin bir açıklama bu tepkilerin uyarıcıların NCL’deki duysal-motor temsillerini kodlayan nöronlar olmasıdır. Bu nöronlar uyarıcıların ve suyun gelişi arasındaki bilgiyi kodlayan nöronlar olabilir. Bu nedenle bu tip nöronlarda su verilmeden önce ketleyici; suyun verilmesi durumunda da uyandırıcı tepkiler gözleniyor olabilir.

Söz konusu ketleyici tepkiler güvercinde su içmek üzere şekillenen motor hareketin kontrolünden sorumlu nöronlardan da kaynaklanabilir. Negatif uyarıcılardan sonra su verilmediği için bir grup nöron bu uyarıcılara ketleyici tepkide bulunarak motor davranışın ortaya çıkmasını engelliyor olabilir.

Öte yandan pozitif uyarıcılara hem uyandırıcı hem de ketleyici tepkilerin verildiği gözlenmiştir. Bu tepkiler pozitif uyarıcılara verilen koşullu tepkiler olarak değerlendirilebilir. Bir grup nöron pozitif uyarıcılara suya verdiği gibi uyandırıcı tepki

verirken; diğerk bir grup nöron uyarıcının varlığında aktivitesini düşürüp; suyun varlığında arttırmıştır. Bu tür nöronların aktivitesi suyun gelişine bir hazırlık aşaması olarak değerlendirilmiştir. Öte yandan primatların PFC'sinde yakın bir bölgede bulunan piramidal ve piramidal olmayan nöronların bu gibi uyandırıcı ve ketleyici tepkilerde bulunduğu gözlenmiştir (Wilson ve ark., 1994, akt. Goldman-Rakic, 1995). Bu tip nöronların bellek alanı oluşturmakta etkili olduğu düşünülmektedir.

NCL'de tepkisel olan nöronların % 25'inin CS+ ve CS- uyarıcılarına farklı şekilde tepkide bulunduğu gözlenmiştir. Bu tür nöronların CS+ya uyandırıcı; CS-ye ketleyici tepki verdiği bulunmuştur. Dolayısıyla NCL'de bulunan bazı nöronların CS+ ve CS- uyarıcılarına ayırt edici nöronal tepkiler verdiğini söyleyebiliriz. Hemisferlere göre incelendiğinde uyarıcıları ayırt eden nöronların yine sağ NCL'de daha fazla olduğu bulunmuştur.

Kuşlarda her bir gözden gelen görsel bilgi, o gözün karşıt yönündeki beyin hemisferine gittiği için göze sunulan ışığın kontralateral yöndeki NCL'de daha güçlü temsiller ya da daha yüksek şiddette bir tepki yaratması beklenmektedir. Bunu test etmek için her iki hemisferde daha güçlü kontralateral ve ipsilateral tepki yaratan nöronların sayısı belirlenmiştir. İncelemeler hem sağ hem de sol NCL'de hem kontralateral hem de ipsilateral yönde daha güçlü tepkide bulunan nöronların olduğunu göstermiştir. Sol NCL'de kontralateral ve ipsilateral tepkide bulunan nöron sayısı eşitken; sağ NCL'de kontralateral tepkide bulunan nöron sayısının daha fazla olduğu gözlenmiştir. Ancak bu fark anlamlılık düzeyine ulaşmamıştır. Sonuç olarak her iki NCL'de de kontralateral ve ipsilateral yönde tepkide bulunan nöronların olduğu bulunmuştur. Bu durum iki gözden de her iki NCL'e kontralateral ve ipsilateral yollar ile bilgi taşındığını göstermiştir.

Kontralateral yönde güçlü tepki elde edilmesine yönelik olarak kurulan hipotezde NCL'e görsel bilginin tektofugal görsel yoldan ulaştığı varsayılmıştır. Tektofugal sistemin frontal görsel alanların işlenmesinde; talamofugal sistemin ise lateral görsel alanların işlenmesinde etkili olduğu bilinmektedir. Ancak, sunulan deneyde ışık uyarıcıları tamamen karanlık bir ortamda gözü tamamen kaplayacak şekilde sunulduğu için söz konusu uyarıcıların hem tektofugal hem de talamofugal görsel yollardan

taşındığı düşünülebilir. NCL’de kontralateral yönlerde sunulan uyarıcılara güçlü tepkide bulunan nöronlardan ziyade aynı hemisferde hem kontralateral hem de ipsilateral yönde güçlü tepki veren nöronların bulunması her iki görsel sistemin devrede olmasından kaynaklanıyor olabilir.

Kuşlarla yapılan çok sayıdaki çalışma görsel ayırt etme görevlerinde (Fersen ve Güntürkün, 1990; Güntürkün, 1985; Güntürkün ve ark., 2000; Tommasi, Andrew ve Vallortigara, 2000), sol hemisfere ilişkin bir yanlılığa işaret etmiştir. Buna karşın, elektrofizyoloji çalışmasından elde edilen bulgular, sağ NCL’de daha fazla nöronun tüm uyarıcılara tepkide bulunduğunu göstermiştir. Genel olarak, hem sol NCL’de hem de sağ NCL’de bulunan nöron sayısı farklı olmamakla birlikte, sol NCL’de bulunan nöronların büyük bir bölümü uyarıcılara karşı özgün bir tepkide bulunmazken; sağ NCL’deki nöronlar tüm uyarıcılara özgün tepkilerde bulunmuştur. Bu bulgu sağ NCL’de her bir uyarıcının temsilini kodlayan daha fazla nöronun olduğunu göstermiştir.

Deney III’de ise güvercinler interoküler transfer görevinde ve NCL’in rol oynadığı bilinen bir başka bilişel işlem olan tersini öğrenme görevinde test edilmiştir. Transfer testlerinde Deney II boyunca her iki gözden hangi hemisfere görsel bilgi akışının daha fazla olduğunu belirlemek amaçlanmıştır. Bunun için elektrofizyoloji denemeleri süresince sadece sağ göz tarafından görülen uyarıcılar sol göze ve sadece sol göz tarafından görülen uyarıcılar sağ göze sunulmuştur. Tüm deneklerde ortak olarak sağdan sola yapılan transferin, soldan sağa yapılan transferden daha fazla olduğu gözlenmiştir. Güvercinlerde ön plana çıkan tektofugal görsel sistem içerisinde tektoroduntal düzeyde sol hemisfere hem sağ hem de sol görsel alandan görsel bilgi akışının daha fazla olduğu bilimektedir. Çalışma bulguları da sol hemisfere olan transferin daha fazla olduğunu göstermiştir. Dolayısıyla görsel yollara ilişkin anatomik veriler ışığında elde edilen bulgular her iki görsel alanın sol hemisferde daha fazla temsil yarattığına işaret etmektedir. Sol hemisfere daha fazla transfer yapılması deneyler boyunca uyarıcıların temsillerinin kontralateral hemisferde olduğu gibi ipsilateral hemisferde de yer aldığını göstermektedir. Bu görüşle tutarlı olarak Deney II’deki elektrofizyoloji çalışmasında her iki NCL’de ipsilateral göze sunulan uyarıcılara tepkide bulunan nöronların olduğu görülmüştür. Genel olarak kontralateral yönde güçlü tepkide bulunan

nöron sayısı daha fazla bulunmakla birlikte ipsilateral yöndeki uyarıcıları işleyen nöronların olduğu da gözlenmiştir.

Deney III'den elde edilen bu bulgulara bağlı olarak görsel bilginin sol hemisferdeki temsilinin, sağ hemisferde olduğundan daha fazla olduğu söylenebilir. Kuşlarla yapılan çok sayıdaki çalışma da görsel ayırt etme görevlerinde (Fersen ve Güntürkün, 1990; Güntürkün, 1985; Güntürkün ve ark., 2000; Tommasi, Andrew ve Vallortigara, 2000), sol hemisfere ilişkin bir yanlılığa işaret etmiştir. Öte yandan elektrofizyoloji çalışmasında sol hemisferde uyarıcılara tepkisel olan daha az sayıda nöronun bulunması sol NCL'in farklı bir kategorileme stratejisi kullanmasından kaynaklanıyor olabilir.

Tersini öğrenme görevinde deneklere elektrofizyoloji deneyleri boyunca pozitif uyarıcı olarak sunulan renkler, negatif uyarıcı olarak; negatif uyarıcı olarak sunulan renkler ise pozitif uyarıcı olarak sunulmuştur. Denekler yeni görevde uyarıcılara doğru tepkide bulunana kadar eğitilmişlerdir. Eğitim sonucunda hangi göze sunulan uyarıcıların daha önce ayırt edildiği incelenmiştir. Duncan ve Slotnick'in (1990) öne sürdüğünden farklı olarak denekler eğitim aşaması ile karşılaştırıldığında tersini öğrenme görevinde yeni uyarıcı durumlarına daha çabuk adapte olmuşlardır. Deney III'de yer alan deneklerden ikisinin sol göze sunulan uyarıcıları, sağ göze sunulan uyarıcılardan daha önce ayırt etmeye başladığı gözlenmiştir. Bu bulgu, sol göze sunulan uyarıcıların renklerinin daha ayırt edilebilir olmasından kaynaklanabileceği gibi sağ hemisferin tersini öğrenmede daha etkili olmasından da kaynaklanabilir. Deney I ve Deney II'den elde edilen bulgularla birlikte değerlendirildiğinde sağ hemisferin yeni uyarıcı ilişkilerinin öğrenilmesinde daha etkili bir rol oynayabileceği düşünülebilir. Deney I'de sağ NCL'in örnekleme-temelli kategorilemede rol oynadığı; Deney II'de ise sağ NCL'de iki göze sunulan uyarıcılara özgün tepkide bulunan nöronun sayısının daha fazla olduğu bulunmuştur. Dolayısıyla uyarıcıların birebir kodlanmasında daha etkili bir rol oynadığı düşünülen sağ hemisferin, yeni uyarıcı ilişkilerinin kurulmasında da etkili olabileceği düşünülebilir. Bu yoruma ilişkin kesin bir sonuca ulaşmak için daha fazla sayıda denek ile tüm renk koşullarının test edildiği bir deneyin düzenlenip, davranışsal tepkilerin istatistiksel yöntemler ile analiz edilmesi gerekmektedir.

Deney III'de tersini öğrenmede etkili olduğu düşünölen sinirsel yapılardan birisi tez kapasamında ele alınan NCL'dir. Öte yandan, Chaves (1995), renklere ilişkin öğrenmenin tersine çevrilebilmesi için görsel Wulst'un önemli bir rol oynadığını göstermiştir. Bunun için Wulst'un hem tektofugal hem de talamofugal yoldan gelen girdileri alması gerektiğini göstermiştir. Deney II ve Deney III'de kullanılan ışık uyarıcıları karanlık bir ortamda güvercinlerin gözünün tamamında uyarıma yol açacak şekilde sunulmuştur. Deney III'de uyarıcıların sunuluş biçiminden dolayı hem tektofugal hem de talamofugal sistem devrede olduğu için renklere ilişkin tersini öğrenmede yine Wulst'un etkili olduğu düşünölebilir. Bingman, Brad ve Colombo'nun (2008) renklere ilişkin tersini öğrenme ile ilgili yaptıkları deneyde bu bölgedeki nöronların S+ ve S- uyarıcılarına farklı tepkilerde bulunduđu gözlenmiştir. Sunulan deneyler çerçevesinde de tersini öğrenmede Wulst'un ve NCL'in rol oynadığı düşünölebilir.

Özet olarak, Deney III'den elde edilen bulgular, her iki gözden sol hemisfere daha fazla transfer yapıldığına işaret etmekle birlikte, tersini öğrenme söz konusu olduğunda sol göz / sağ hemisfer koşulunda yeni uyarıcı ilişkilerinin daha hızlı öğrenildiğini göstermiştir. Bu bulgular, görsel bilginin işlenmesi ve öğrenilen uyarıcı ilişkilerinin tersine çevrilmesinde farklı sinirsel devrelerin rol oynayabileceğine işaret etmektedir.

Tez çalışması kapsamında yapılan üç deneyle kuşlarda prefrontal korteksin işlevsel karşılığı olarak ele alınan NCL'in uyarıcı ayırt etme ve kategorileme işlemlerinde entopallium ile karşılıklı etkileşimlerinin kritik bir rol oynadığı, hipokampus gibi diğer sinirsel yapılar üzerinde kontrole sahip olduğu, kategorileme ve öğrenme süreçlerinin farklı işlemlerine ilişkin olarak lateralizasyon gösterdiği, nöronal tepki örüntüsü ile ödölü ve ödölü sinyalleleyen uyarıcıların kodlanmasında ve uyarıcıların ayırt edilmesinde rol aldığı gözlenmiştir.

Sunulan tez çalışmasında güvercinlerde uyarıcı ayırt etme ve kategorileme süreçlerine ilişkin elde edilen bulguların, insanlardan elde edilen bulgularla benzerlikler taşıdığı görölmüştür. Örneğin, insanlarla yapılan kategorileme çalışmaları PFC'nin kategorilemede anahtar rol oynadığına; bu bölgenin hasar görmesi durumunda uyarıcıların ayırt edilmesi ve kategorilenmesinde bozulmaların olduğuna işaret

etmektedir. Buna ek olarak PFC'nin ITC gibi görsel özellikleri işlemekten sorumlu yapılar ile etkileşim içinde bulunarak kategorileme sürecini yönlendirdiği düşünülmektedir. Sunulan çalışmada benzer şekilde güvercinlerde entopallium-NCL etkileşiminin kategorileme sürecindeki rolü ortaya konmuştur.

Öte yandan, insanlarda hipokampusün kategorilemedeki rolüne ilişkin farklı görüşler bulunmaktadır. Bir grup çalışma hipokampusun bellekte bilgilerin depolanmasına ilişkin önemli bir rolü olduğunu (Öngür ve ark., 2005; Quiroga ve ark., 2005; Seeck ve ark., 1995), yeni ya da yabancı uyarıcıların değerlendirilmesinde etkili olduğunu öne sürerken (Fell ve ark. 2004; Trautner ve ark. 2004; Yago ve Ishai, 2006); bir grup çalışma hipokampusun madde tanıma belleğinde etkili olmadığını (Pascalis ve ark. 2004) sadece uzamsal bilgilere ilişkin bilgilerin depolanmasında etkili olduğunu (Graham ve ark., 2006) ya da uyarıcılar arasındaki ilişkilerin depolanmasında (Burgess ve ark., 2002) rol oynadığını öne sürmektedir. Güvercin hipokampusüne ilişkin olarak sunulan çalışmadan elde edilen bulgular, hipokampusun uyarıcıların kategorilenmesinde doğrudan bir rolü olmadığını; ancak yeni uyarıcılara ilişkin inhibe edici bir etkisinin olduğuna işaret etmiştir. Dolayısıyla insanlardan elde edilen veriler göz önünde bulundurulduğunda sunulan çalışmanın bulguları, hipokampusun yabancı uyarıcılara ve uyarıcılar arasındaki bilgilerin depolanmasına ilişkin rolünü desteklemektedir.

İnsanlar ve güvercinler arasında paralellik gösteren başka bir bulgu da PFC'deki ve NCL'deki nöronal tepkilere ilişkindir. İnsanlarda ve primatlarda PFC'de ödülü ve ödülü sinyalleleyen uyarıcıları kodlayan nöronların bulunmasına benzer bir şekilde sunulan çalışmada NCL'de bu tip uyarıcıları kodlayan ve ayırt eden nöronların varlığı ortaya konmuştur. Ayrıca NCL'de bulunan tepkisel nöronların insanlarda ve primatlarda bulunan ve çalışma belleği ile ilişkili olduğu düşünülen nöronal tepkilere benzer uyandırıcı ve ketleyici tepki örüntüleri sergilediği gözlenmiştir.

Çalışmanın amacı bakımından kritik olan bir başka benzerlik ise, güvercinlerin kategorileme sürecinde Marsolek'in (1999) insanlarda var olduğunu öne sürdüğü hemisferik özelleşmeyi göstermesidir. Marsolek'e göre sol hemisfer soyutlama-temelli bir strateji kullanarak, sağ hemisfer ise örnekleme-temelli bir strateji kullanarak paralel bir şekilde kategorilemede rol almaktadır. Bu görüşle tutarlı olarak, sunulan çalışmada

güvercinlerin insanlar gibi örnek-temelli kategorilemede sağ hemisferik; prototip-temelli kategorilemede sol hemisferik başatlık gösterdiği bulunmuştur.

Güvercinler ve insanlar arasında gözlenen bu nöronal ve davranışsal benzerlikler, organizmaların yaşam kalımı açısından kritik olan uyarıcı ayırt etme ve kategorileme süreçlerine ilişkin zihinsel işlemlerin kuşlarda ve memelilerde ortak bir evrimsel kökene sahip olabileceğine işaret etmektedir.

Kısıtlılıklar ve Öneriler

Bu bölümde tez kapsamında yapılan üç deneye ilişkin kısıtlılıklara ve gelecek çalışmalara ilişkin önerilere yer verilmiştir:

Deney I’de kategorileme sürecinde etkili olduğu düşünülen beyin bölgelerinin bu sürece olan katkıları incelenmiştir. Deneyde tektofugal görsel sistem esas alınarak sağ ya da sol entopallium bloklanmıştır. Bir hemisferde entopalliumun bloklanması sonucunda, görsel bilginin aynı hemisferdeki NCL’e ve hipokampuse ulaşmayacağı varsayılmıştır. Ancak kuşlardaki ikinci görsel sistem olan talamofugal sisteme ilişkin bir bloklama yapılmamıştır. Talamofugal sistemin lateral görme ile ilişkili olduğu bilinmektedir. Deneyde uyarıcılar frontal olarak sunulmakla birlikte güvercinin hareketlerinde bir kısıtlama olmadığı için denekler bazı denemelerde uyarıcıları lateral olarak görmüş olabilirler. Bu durumda görsel bilgi talamofugal sistem üzerinden NCL’e taşınmış olabilir. Böyle bir durumda deneklerin performanslarının etkileneceği düşünülebilir. Buna ilişkin bir çözüm, entopalliuma ek olarak aynı hemisferdeki NCL’in ve hipokampusun bloklanması olabilir. Bu durumda fazla TTX enjeksiyonu riskine karşılık daha emin bir bloklama prosedürü uygulanabilir. İleride yapılacak çalışmalarda her iki bloklama prosedürü karşılaştırılmalı ve kar-zarar dengesi göz önünde bulundurularak uygun olan bloklama prosedürü tercih edilmelidir.

Öte yandan, Deney I’de kullanılan “insan” kavramına ilişkin kategorileme görevi güvercinlerde kategorileme süreçlerini çalışmak için çok elverişlidir. Aynı yap/yapma görevinin kullanıldığı bir deneyde deneklerin tersini öğrenme performansı incelenebilir. Bunun için “insan olmayan” resimlerin “yap” uyarıcısı olarak, “insan” resimlerinin

“yapma” uyarıcısı olarak sunulduğu bir deney tasarlanabilir. Bu süreçte entopallium, NCL ve hipokampusun ilk deneyden farklı etkilere yol açacağı tahmin edilmektedir.

Deney I’den elde edilen davranışsal veriler, sağ ve sol NCL’in farklı kategorileme stratejileri kullandığına işaret etmiştir. NCL’deki nöronların “insan” resmi gibi daha karmaşık uyarıcıları kategorileme sürecinde nasıl tepkiler verdiğini incelemek; sağ ve sol NCL’e ilişkin strateji farkının hücresel düzeyde karşılığı olup olmadığını araştırmak bakımından aynı “yap/yapma” paradigmasının kullanıldığı bir elektrofizyoloji deneyinin yapılması da gerekli görünmektedir.

Deney II’de güvercinler dört renkli ışık uyarıcısının kullanıldığı bir ayırt etme görevinde eğitilmiştir. Bu deneyde kullanılan ışık uyarıcıları parlaklıkları yönünden farklılık gösterebilir. Bu nedenle bir çift ışık uyarıcısını ayırt etmek, diğer çift uyarıcıyı ayırt etmekten daha kolay olabilir. Uyarıcı şiddetine bağlı olarak ortaya çıkabilecek böyle bir farklılığı önlemek için tüm ışık koşullarının pozitif ve negatif uyarıcı olarak yer alacağı deneysel koşulların oluşturulması gerekir. Ancak, olası tüm deneysel koşulların test edilebilmesi için daha fazla sayıda deneğe ihtiyaç vardır. Elektrofizyoloji deneylerinin doğası gereği, ayrıca teknik nedenlerden dolayı Deney II’de sadece iki güvercinde elektrofizyolojik kayıt alınabilmiştir. Deneyde üçüncü denek olarak yer alan Denek 292’den güçlü nöronal sinyaller alınamaması nedeniyle sadece davranışsal veri toplanabilmiştir.

Deney II’de deneklerin öğrenme periyodu boyunca NCL’den elektrofizyolojik kayıt alınmıştır. Kirsch ve arkadaşları (2009) naif deneklerin nöronal tepkileri ile görevde uzmanlaşmış deneklerin nöral tepkilerini karşılaştırdıkları çalışmada nöronal tepki örüntülerinde farklılaşmalar gözlemiştir. Sunulan çalışmada Deney II’de hem uyandırıcı hem de ketleyici tepki örüntüleri elde edilmesi verilerin öğrenme sürecinde toplanmasından kaynaklanmış olabilir. NCL nöronları öğrenmenin ilk aşamalarında ketleyici, sonraki aşamalarında uyandırıcı tepkide bulunmuş olabilirler. Gelecek deneylerde elektrofizyolojik kayıt alma işleminin deneklerin naif oldukları aşamada ve çok deneyimli oldukları aşamada yürütülmesi nöronal tepki örüntüleri arasında bir farklılaşmanın olup olmadığını test etmeye imkan sağlayacaktır.

Deney III'de denekler, Deney II'deki düzenekte interoküler transfer ve tersini öğrenme görevlerinde test edilmiştir. Bu süreçte zamanın kısıtlı olması ve o ana kadar deneklerden çok fazla tek-hücre kaydı alınmış olması nedeniyle sadece davranışsal veriler toplanabilmiştir. Bazı durumlarda öğrenme gerçekleştiği halde, organizma davranışsal anlamda sessiz kalabilir. Bu nedenle tersini öğrenme ve interoküler transfer sürecinin de elektrofizyolojik yöntemle çalışılması bu sürece ilişkin sinirsel mekanizmaların anlaşılmasına katkıda bulunacaktır.

KAYNAKÇA

- Abe, H. Ishida, Y., Nonaka, H., & Iwasaki, T. (2009). Functional difference between rat perirhinal cortex and hippocampus in object and place discrimination tasks. *Behavioral Brain Research, 197*, 388-397.
- Akrami, A., Liu, Y., Treves, A., & Jagadeesh, B. (2009). Converging neural activity in inferior cortex during the classification of morphed stimuli. *Cerebral Cortex, 19*, 760-776.
- Aron, A., Robbins, T. W., & Poldrack, R. A. (2004). Inhibition and the right inferior frontal cortex. *TRENDS in Cognitive Sciences, 8* (4), 170-177.
- Ashby, F. G. & Maddox, W. T. (2005). Human category learning. *Annu. Rev. Psychol., 56*, 149–178.
- Aust, U. & Huber, L. (2001). The role of item- and category-specific information in the discrimination of people versus nonpeople images by pigeons. *Animal Learning & Behavior, 29* (2), 107-119.
- Aust, U. & Huber, L. (2002). Target-defining features in a “people-present / people-absent” discrimination task by pigeons. *Animal Learning & Behavior, 30* (2), 165-176.
- Aust, U. & Huber, L. (2006). Picture–object recognition in pigeons: evidence of representational insight in a visual categorization task using a complementary information procedure. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes 32* (2), 190–195.
- Aust, U. & Huber, L. (2010). Representational insight in pigeons: comparing subjects with and without real-life experience. *Animal Cognition, 13*, 207–218.
- Barefoot, H. C., Maclean, C. J., Baker, H. F., & Ridley, R. M. (2003). Unilateral hippocampal and inferotemporal cortex lesions in opposite hemispheres impair learning of single-pair visual discriminations as well as visuovisual conditional tasks in monkeys. *Behavioural Brain Research, 141*, 51-62.
- Beran, M. J., Klein, E. D., Evans, T. A., Chan, B., Flemming, T. M., Harris, E. H. & ark. (2008). Discrimination reversal learning in capuchin monkeys (*Cebus Apella*). *The Psychological Record, 58*, 3-14.

- Bessette, B. B. & Hodos, W. (1989). Intensity, color, and pattern discrimination deficits after lesions of the core and belt regions of the ectostriatum. *Visual Neuroscience*, 2, 27-34.
- Bingman, V. P., Gasser., B. & Colombo, M. (2008). Responses of pigeon (*Columba livia*) Wulst neurons during acquisition and reversal of a visual discrimination task. *Behavioral Neuroscience*, 122 (5), 1139-1147.
- Bischof, H. J., Herrmann, K., & Engelage, J. (1991). *Development and plasticity of the tectofugal pathway in zebra finch*. In P. Bangoli and Hodos (Eds.), *The changing visual system*. New York: Plenum Press.
- Bischof, H-J. & Watanabe, S. (1997). On the structure and function of the tectofugal visual pathway in laterally eyed birds. *European Journal of Morphology*, 35 (4), 246–254.
- Boulougouris, V., Dalley, J. W., & Robbins, T. W. (2007). Effects of orbitofrontal, infralimbic and prelimbic cortical lesions on serial spatial reversal learning in the rat. *Behavioural Brain Research*, 179 (2), 219-228.
- Brito, I., Britto, L. R., & Ferrari, E. A. (2006). Classical tone-shock conditioning induces Zenk expression in the pigeon (*Columba livia*) hippocampus. *Behavioral Neuroscience*, 120, 353-361.
- Bunge, S. A., Dudukovic, N. M., Thomason, M. E., Vaidya, C. J., & Gabrieli, J. D. E. (2002). Immature frontal lobe contributions to cognitive control in children: evidence from fMRI. *Neuron* 33, 301–311.
- Burgess, N., Maguire, E. A., & O'Keefe, J. (2002). The human hippocampus and spatial and episodic memory. *Neuron*, 35, 625-641.
- Cerellaa, J. (1980). The pigeon's analysis of pictures. *Pattern Recognition*, 12, (1), 1-6.
- Chafee, M. V. & Goldman-Rakic, P.S. (1998). Matching patterns of activity in primate prefrontal area 8a and parietal area 7ip neurons during a spatial working memory task. *Journal of Neurophysiology*, 79, 2919–2940.
- Chaves, L. M. (1995). Color-reversal learning: Effects after telencephalic lesions in pigeons. [Dissertation Abstract] *Dissertation Abstracts International: Section B: The Sciences and Engineering*. 56(1-B), 0511.

- Cohen, N. J., Poldrack, R. A., & Eichenbaum, H. (1997). Memory for items and memory for relations in the procedural/declarative memory framework. *Memory*, *5* (1), 131-178.
- Colombo, M. & Broadbent, N. (2000). Is the avian hippocampus a functional homologue of the mammalian hippocampus? *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *24*, 465–484.
- Colombo, M., Broadbent, N. J., Taylor, C. S. R., & Frost, N. (2001). The role of the avian hippocampus in orientation in space and time. *Brain Research*, *919*, 292-301.
- Cook, R. G., Katz, J. S., & Cavoto, B. R. (1997). Pigeon same–different concept learning with multiple stimulus classes. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *23* (4), 417-433.
- Cook, R. G. & Smith, J. D. (2006). Stages of abstraction and exemplar memorization in pigeon category learning. *Psychological Science*, *17* (12), 1059-1067.
- Daselaar, S. M., Fleck, M. S., & Cabeza, R. (2006). Triple dissociation in the medial temporal lobes: recollection, familiarity, and novelty. *Journal of Neurophysiology*, *96*, 1902-1911.
- DeGutis, J. & D'Esposito, M. (2009). Network changes in the transition from initial learning to well-practiced visual categorization. *Frontiers in Human Neuroscience*, *3* (44), 13.
- Diekamp, B., Gagliardo, A., & Güntürkün, O. (2002). Nonspatial and subdivision-specific working memory deficits after selective lesions of the avian prefrontal cortex. *The Journal of Neuroscience*, *22* (21), 9573–9580.
- Divac, I. & Mogensen, J. (1985). The prefrontal “cortex” in the pigeon—catecholamine histofluorescence. *Neuroscience* *15*, 677–682.
- Driscoll, I., Howard, S. R., Prusky, G. T., Rudy, J. W., & Sutherland, R. J. (2005). Seahorse wins all races: Hippocampus participates in both linear and non-linear visual discrimination learning. *Behavioral Brain Research*, *164*, 29-35.
- Duncan, H. J. & Slotnick, B. M. (1990). Comparison of visual and olfactory reversal learning in pigeons. *Chemical Senses*, *15* (1), 59-73.

- Durstewitz, D., Kröner, S., & Güntürkün, O. (1999) The dopaminergic innervation of the avian telencephalon. *Progress in Neurobiology*, *59*, 161–195.
- Fell, J., Dietl, T., Grunwald, T., Kurthen, M., Klaver, P., Trautner, P., & ark. (2004). Neural bases of cognitive ERPs: more than phase reset. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *16*, 1595–1604.
- Fersen, V. L. & Güntürkün, O. (1990). Visual memory lateralization in pigeons. *Neuropsychologia*, *28*, 1-7.
- Freedman, D. J. & Miller, E. K. (2008). Neural mechanisms of visual categorization: Insights from neurophysiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *32* (2), 311-329.
- Freedman, D. J., Riesenhuber, M., Poggio, T., & Miller, E. K. (2002). Visual categorization and the primate prefrontal cortex: neurophysiology and behavior. *Journal of Neurophysiology* *88*, 914–928.
- Freedman, D. J., Riesenhuber, M., Poggio, T., & Miller, E. K. (2003) A comparison of primate prefrontal and inferior temporal cortices during visual categorization. *Journal of Neuroscience*, *23*, 5235-5246.
- Freedman, D. J., Riesenhuber, M., Poggio, T., & Miller, E. K. (2006). Experience-dependent sharpening of visual shape selectivity in inferior temporal cortex. *Cerebral Cortex*, *16*, 1631-1644.
- Ganis, G., Schendan, H. E., & Kosslyn, S. M. (2007). Neuroimaging evidence for object model verification theory: role of prefrontal control in visual object categorization. *Neuroimage*, *34*, 384-398.
- Ghods-Sharifi, S., Haluk, D. M., & Floresco, S. B. (2008). Differential effects of inactivation of the orbitofrontal cortex on strategy set-shifting and reversal learning. *Neurobiology of Learning and Memory* *89*, 567–573.
- Ghosh, N., Lea, S. E. G., & Noury, M. (2004). Transfer to intermediate forms following concept discrimination by pigeons: Chimeras and morphs. *Journal of The Experimental Analysis of Behavior*, *82* (2), 125-141.
- Goldman-Rakic, P. S. (1995). Cellular basis of working memory. *Neuron*, *14*, 477-485.

- Graham, K. S., Scahill V. L., Hornberger, M., Barense, M. D., Lee, A. C. H., Bussey, T. J., et. al. (2006). Abnormal categorization and perceptual learning in patients with hippocampal damage. *The Journal of Neuroscience*, 26 (29), 7547–7554.
- Güntürkün, O. (1985). Lateralization of visually controlled behaviors in pigeons. *Physiology and Behavior*, 34, 575-577.
- Güntürkün, O. (1997). Morphological asymmetries of the tectum opticum in the pigeon. *Experimental Brain Research*, 116, 561-566.
- Güntürkün, O. (2005a). Avian and mammalian “prefrontal cortices”: Limited degrees of freedom in the evolution of the neural mechanisms of goal-state maintenance. *Brain Research Bulletin*, 66, 311–316.
- Güntürkün, O. (2005b). The avian ‘prefrontal cortex’ and cognition. *Current Opinion in Neurobiology*, 15, 686–693.
- Güntürkün, O. & Hahmann, U. (1999). Functional subdivisions of the ascending visual pathways in the pigeon. *Behavioral Brain Research*, 98, 193–201.
- Güntürkün, O., Diekamp, B., Manns, M., Nottleman, F., Prior, H., Schwarz, A., et. al. (2000). Asymmetry pays: Visual lateralization improves discrimination success in pigeons. *Current Biology*, 10, 1079-1081.
- Hartmann, B. & Güntürkün, O. (1998). Selective deficits in reversal learning after neostriatum caudolaterale lesions in pigeons: Possible behavioral equivalencies to the mammalian prefrontal system. *Behavioural Brain Research*, 96, 125–133.
- Herrnstein, R. J. (1979). Acquisition, generalization, and discrimination reversal of a natural concept. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 5, (2), 116-129.
- Herrnstein R. J. & Loveland D. H. (1964) Complex visual concept in the pigeon. *Science*, 146, 549-51.
- Herrnstein, R. J., Loveland, D. H., & Cable, C. (1976). Natural concepts in pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 2 (4), 285-311.
- Huber, L., Troje, F., Loidolt, M., Aust, U., & Grass, D. (2000). Natural categorization through multiple feature learning in pigeons. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology B*, 53 (4), 341-357.

- Kalenscher, T., Diekamp, B., & Güntürkün, O. (2003). Neural architecture of choice behavior in a concurrent interval schedule. *European Journal of Neuroscience*, *18*, 2627-2637.
- Kalenscher, T., Ohmann, T., Windmann, S., Freund, N., & Güntürkün, O. (2006). Single forebrain neurons represent interval timing and reward amount during response scheduling. *European Journal of Neuroscience*, *24*, 2923–2931.
- Kalenscher, T., Windmann, S., Diekamp, B., Rose, J., Güntürkün, O., & Colombo, M. (2005). Single units in the pigeon brain integrate reward amount and time-to-reward in an impulsive choice task. *Current Biology*, *15*, 594–602.
- Kalin, N. H., Shelton, S. E., & Davidson, R. J. (2007). Role of the primate orbitofrontal cortex in mediating anxious temperament. *Biological Psychiatry*, *62* (10), 1134-1139.
- Kalt, T., Diekamp, B., & Güntürkün, O. (1999). Single unit activity during a Go/NoGo task in the ‘prefrontal cortex’ of pigeons. *Brain Research*, *839*, 263-278.
- Karakuyu, D., Herold, C., Güntürkün, O., & Diekamp, B. (2007). Differential increase of extracellular dopamine and serotonin in the ‘prefrontal cortex’ and striatum of pigeons during working memory. *European Journal of Neuroscience*, *26*, 2293–2302.
- Karten, H. J. & Hodos, W. A. (1967). *A Stereotaxic Atlas of the Brain of the Pigeon (Columba livia)*, Johns Hopkins University Press, Baltimore, Colombo.
- Karten, H. J. & Shimizu, T. (1989). The origins of neocortex: connections and lamination as distinct events in evolution. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *1*, 291-301.
- Kendrick, D. & Wright, A. (1990). On the role of memory in concept learning by pigeons. *Psychological Record*, *40* (3), 359.
- Kirsch, J. A. & Güntürkün, O. (2005). Neuronal synchronicity in the pigeon “prefrontal cortex” during learning. *Brain Research Bulletin*, *66*, 348–352.
- Kirsch, J. A., Kabanova, A., & Güntürkün, O. (2008). Grouping of artificial objects in pigeons: An inquiry into the cognitive architecture of an avian mind. *Brain Research Bulletin* *75*, 485–490.

- Kirsch, J. A., Vlachos, I., Hausmann, M., Rose, J., Yim, M. Y., Aertsen, A. et. al. (2009). Neuronal encoding of meaning: establishing category-selective response patterns in the avian prefrontal cortex. *Behavioral Brain Research*, 198, 214-223.
- Kröner, S. & Güntürkün, O. (1999). Afferent and efferent connections of the caudolateral neostriatum in the pigeon (*Columba livia*): a retro- and anterograde pathway tracing study. *The Journal Comparative Neurology*, 407, 228-260.
- Lazareva, O. F., Freiburg, K. L., & Wasserman, E. A. (2006). Effects of stimulus manipulations on visual categorization in pigeons. *Behavioural Processes* 72, 224–233.
- Lissek, S., Diekamp, B., & Güntürkün, O. (2002). Impaired learning of a color reversal task after NMDA receptor blockade in the pigeon (*Columba livia*) associative forebrain (Neostriatum Caudolaterale). *Behavioral Neuroscience*, 116 (4), 523–529.
- Lissek, S. & Güntürkün, O. (2004). Maintenance in working memory or response selection? Functions of NMDA receptors in the pigeon “prefrontal cortex”. *Behavioural Brain Research*, 153, 497–506.
- Manns, M. & Güntürkün, O. (2009). Dual coding of visual asymmetries in the pigeon brain: the interaction of bottom-up and top-down systems. *Experimental Brain Research*, 199, 323–332.
- Marsolek, C. J. (1999) Dissociable neural subsystems underlie abstract and specific object recognition. *Psychological Science*, 10, 111-118.
- Mayes, A. R., Holdstock, J. S., Isaac, C. L., Montaldi, D., Grigor, J., Gummer, A., et. al. (2004). *Hippocampus*, 14, 763–784.
- McDonald, R. J., King, A. L., Wasiak, T. D., Zelinski, E. L., & Hong, N. S. (2007). A complex associative structure formed in the mammalian brain during acquisition of a simple visual discrimination task: dorsolateral striatum, amygdala, and hippocampus. *Hippocampus*, 17, 759–774.
- McDonald, R. J., Ko, C. H., & Hong, N. S. (2002). Attenuation of context-specific inhibition on reversal learning of a stimulus/response task in rats with neurotoxic hippocampal damage. *Behavioural Brain Research* 136, 113-126.

- McDonald, R. J., Jones, J., Richards, B., & Hong, N. S. (2006). A double dissociation of dorsal and ventral hippocampal function on a learning and memory task mediated by the dorso-lateral striatum. *European Journal of Neuroscience*, *24*, 1789–1801.
- Milmine, M., Rose, J., & Colombo, M. (2008). Sustained activation and executive control in the avian prefrontal cortex. *Brain Research Bulletin* *76*, 317–323.
- Muhammad, R., Wallis, J. D., & Miller, E. K. (2006). A comparison of abstract rules in the prefrontal cortex, premotor cortex, inferior temporal cortex and striatum. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *18*, 974-89.
- Murray, T. K. & Ridley, R. M. (1999). The effect of excitotoxic hippocampal lesions on simple and conditional discrimination learning in the rat. *Behavioral Brain Research*, *99*, 103-113.
- Nakamura, T., Ito, M., Croft, D. B., & Westbrook, R. F. (2006). Domestic pigeons (*Columba livia*) discriminate between photographs of male and female pigeons. *Learning & Behavior*, *34*, 327-339.
- Öngür, D., Zalesak, M., Weiss, A. P., Dittmann, T., Titone, D., & Heckers, S. (2005). Hippocampal activation during processing of previously seen visual stimulus pair. *Psychiatry Research: Neuroimaging*, *139*, 191-198.
- Quintana, J., Yajeya, J., & Fuster, J. M. (1988). Prefrontal representation of stimulus attributes during delay tasks: I. unit activity in cross-temporal integration of sensory and sensory-motor information. *Brain Research*, *474*, 211-221.
- Pan, X., Sawa, K., Tsuda, I., Tsukada, M., & Sakagami, M. (2008). Reward prediction based on stimulus categorization in primate lateral prefrontal cortex. *Nature Neuroscience*, *11* (6), 703-712.
- Pascalis, O., Hunkin, N. M., Holdstock, J. S., Isaac, C. L., & Mayes, A. R. (2004). Visual paired comparison performance is impaired in a patient with selective hippocampal lesions and relatively intact item recognition. *Neuropsychologia*, *42*, 1293-1300.
- Quiroga, R. Q., Reddy, L., Kreiman, G., Koch, C., & Fried, I. (2005). Invariant visual representation by single neurons in the human brain. *Nature* *435*, 1102-1107.

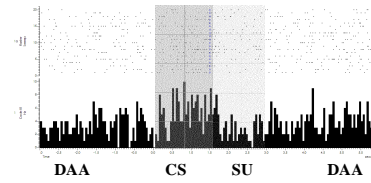
- Ranganath, C. (2006). Working memory for visual objects: Complementary roles of inferior temporal, medial temporal, and prefrontal cortex. *Neuroscience*, *139*, 277-289.
- Reber, P. J., Wong, E. C., & Buxton, R. B. (2002). Comparing the brain areas supporting the nondeclarative categorization and recognition memory. *Brain Research: Cognitive Brain Research*, *14*, 245-257.
- Rose, J. & Colombo, M. (2005) Neural correlates of executive control in the avian brain. *PLoS Biology* *3* (6), 190.
- Rubia, K., Smith, A. B., Brammer, M. J., & Taylor, E. (2003). Right inferior prefrontal cortex mediates response inhibition while mesial prefrontal cortex is responsible for error detection. *NeuroImage* *20*, 351–358.
- Sass, K., Sachs, O., Kranch, S., & Kircher, T. (2009). Taxonomic and thematic categories: Neural correlates of categorization in auditory-to-visual priming task using fMRI. *Brain Research*, *1270*, 78-87.
- Seeck, M., Schomer, D., Mainwaring, N., Ives, J., Dubuisson, D., Blume, H., & ark. (1995). Selectively distributed processing of visual object recognition in the temporal and frontal lobes of the human brain. *Annals of Neurology*, *37*, 538-545.
- Sigala, N. & Logothetis, N. K. (2002). Visual categorization shapes feature selectivity in the primate temporal cortex. *Nature*, *415*, 318–320.
- Smith, J. D., Chapman, W. P., & Redford, J. S. (2009). Stages of category learning in monkeys (macaca mulatta) and humans (homo sapiens). *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *36*, (1), 39-53.
- Smith, E. E. & Grossman, M. (2008). Multiple systems of category learning. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *32*, 249-264.
- Soga, M. & Kashimori, Y. (2009). Functional connections between visual areas in extracting object features critical for a visual categorization task. *Vision Research*, *49*, 337–347.
- Thompson, R. K. R., Oden, D. L., & Boysen, S. T. (1997). Language-naive chimpanzees (Pan troglodytes) judge relations between relations in a conceptual matching-to-sample task. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *23* (1), 31-43.

- Tommasi, L. Andrew, R. J., & Vallortigara, G. (2000). Eye use search is determined by the nature of task in the domestic chick (*Gallus gallus*). *Behavioral Brain Research*, *112*, 119-126.
- Trautner, P., Dietl, T., Staedtgen, M., Mecklinger, A., Grunwald, T., Elger CE, et al. (2004). Recognition of famous faces in the medial temporal lobe: an invasive ERP study. *Neurology*, *63*, 1203–1208.
- Xiao, Q. & Frost, B. J. (2009). Looming responses of telencephalic neurons in the pigeon are modulated by optic flow. *Brain Research* *1305*, 40-46.
- Xiao, Q., Li, D-P., & Wang, S-R. (2006). Looming-sensitive responses and receptive field organization of telencephalic neurons in the pigeon. *Brain Research Bulletin*, *68* (5), 322-328.
- Verhaal, J., Kirsch, J. A., Manns, M., & Güntürkün, O. (2009). Lateralized reward associated modulation the avian entopallium, in Society for Neuroscience, N.M. Planner, Editor. Chicago, IL. p. abstract No. 652.11/Y22.
- Vogels, R. (1999). Categorization of complex visual images by rhesus monkeys. *European Journal of Neuroscience*, *11*, 1223–1238.
- Viggianoa, M. P., Giovannelli, F., Borgheresi, A., Feurraa, M., Berardia, N., Pizzorussoa, T. et. al. (2008). Disruption of the prefrontal cortex function by rTMS produces a category-specific enhancement of the reaction times during visual object identification. *Neuropsychologia*, *46*, 2725–2731.
- Waldmann, C. & Güntürkün, O. (1993) The dopaminergic innervation of the pigeon caudolateral forebrain: immunocytochemical evidence for a “prefrontal cortex” in birds. *Brain Research*, *600*, 225–234.
- Wallis, J. D., Anderson, K. C., & Miller, E. K. (2001). Single neurons in prefrontal cortex encode abstract rules. *Nature*, *411*, 953-956.
- Wan, H., Aggleton, J. P., & Brown, M. W. (1999). Different contributions of the hippocampus and perirhinal cortex to recognition memory. *The Journal of Neuroscience*, *19* (3), 1142-1148.
- Watanabe, M. (1996). Reward expectancy in primate prefrontal neurons. *Nature*, *382*, 629-632.

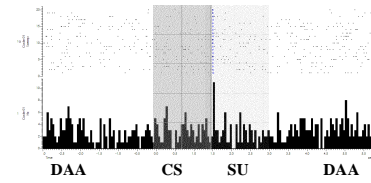
- Watanabe, S. (1996). Effects of ectostriatal lesions on discrimination of conspecific, species and familiar objects in pigeons, *Behavioral Brain Research*, *81*, 183–188.
- Watanabe, S. (2005a). Effects of ectostriatal lesions on natural concept, pseudoconcept, and artificial pattern discrimination in pigeons. *Brain Research Bulletin*, *66*, 311-316.
- Watanabe, S. (2005b). Lesions in the basal ganglion and hippocampus on performance in a Wisconsin Card Sorting Test-like task in pigeons. *Physiology & Behavior*, *85*, 324-332.
- Watanabe, S., Maier, U., & Bischof, H-J. (2008). Pattern discrimination is affected by entopallial but not by hippocampal lesions in zebra finches. *Behavioral Brain Research*, *190*, 201-205.
- White, A. R., Strasser, R., & Bingman, V. P. (2002). Hippocampus lesions impair landmark array spatial learning in homing pigeons: A laboratory study. *Neurobiology of Learning and Memory*, *78*, 65-78.
- Yago, E. & Ishai, A. (2006). Recognition memory is modulated by visual similarity. *Neuroimage*, *31*, 807-817.
- Yamazaki, Y., Aust, U., Huber, L., & Güntürkün, O. (2007). Lateralized cognition: Asymmetrical and complementary strategies of pigeons during discrimination of the “human concept”. *Cognition*, *104*, 315–344.

**Ek-1.Deney II'de Sađ ve Sol NCL'den Toplanan Tepkisel Nöronların Tepki Örüntüleri ve Bunlara İlişkin Yapılan t-testlerinin
Sonuçları**

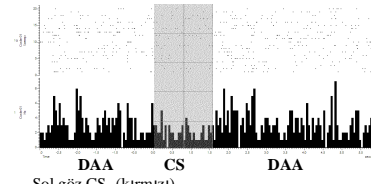
Denek 777-220209/21a-SAĞ NCL



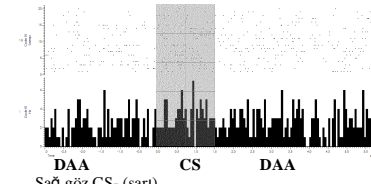
Sol göz CS+ (mavi)



Sağ göz CS+ (yeşil)



Sol göz CS- (kırmızı)

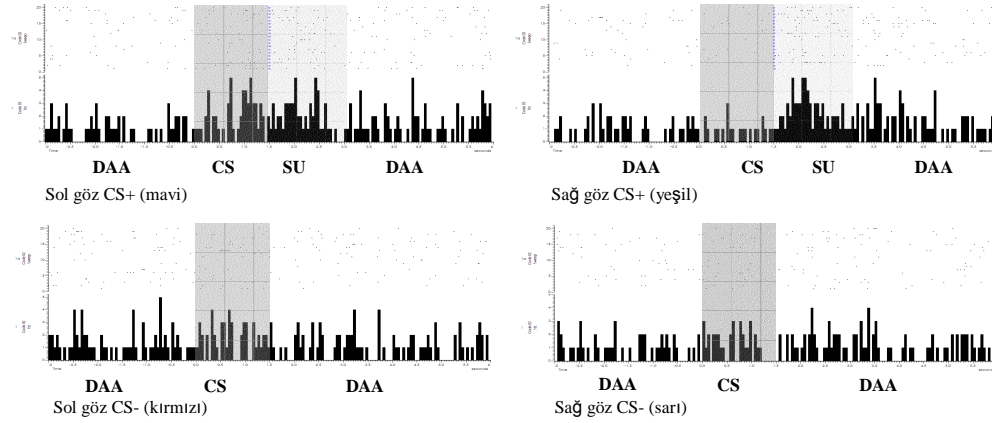


Sağ göz CS- (sarı)

t Testi Sonuçları

Karşılaştırılan Koşullar		df	t	p
CS+Sag	CS+Sol	38	-3.4	0.001
CS+Sag	Su	58	-1.8	0.08
CS+Sol	Su	58	1.4	0.153
CS+Sag	DAA	98	-2.1	0.04
CS+Sol	DAA	98	1.1	0.28
CS-Sag	CS-Sol	38	-2.2	0.03
CS-Sag	Su	58	-2.9	0.004
CS-L	Su	58	-1.1	0.26
CS-Sag	DAA	98	-3.2	0.001
CS-Sol	DAA	98	-1.5	0.14
CS+Sag	CS-Sag	38	1.3	0.2
CS+Sol	CS-Sol	38	2.8	0.007
Sol	Sag	78	3.9	0.0002

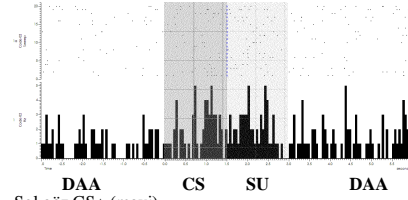
Denek 777-2202/21b-SAĞ NCL



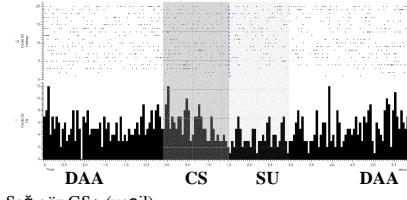
t Testi Sonuçları

Karşılaştırılan Koşullar		df	t	p
CS+Sağ	CS+Sol	38	-3.2	0.003
CS+Sağ	Su	58	-4.5	0.0000
CS+Sol	Su	58	-2.2	0.03
CS+Sağ	DAA	98	-1.9	0.06
CS+Sol	DAA	98	1.7	0.09
CS-Sağ	CS-Sol	38	-1.4	0.16
CS-Sağ	Su	58	-3.8	0.0003
CS-L	Su	58	-2.7	0.009
CS-Sağ	DAA	98	-0.67	0.5
CS-Sol	DAA	98	0.95	0.34
CS+Sağ	CS-Sağ	38	-1.5	0.14
CS+Sol	CS-Sol	38	0.58	0.56
Sol	Sağ	78	3.3	0.002

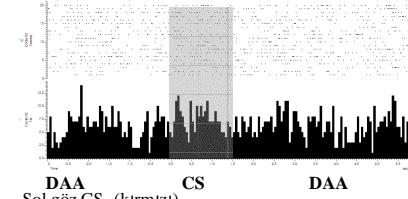
Denek 777-220209/24b-SAĞ NCL



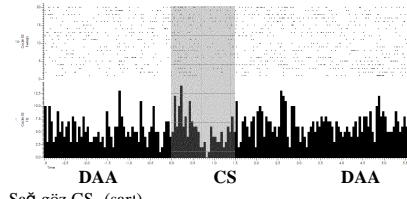
Sol göz CS+ (mavi)



Sağ göz CS+ (yeşil)



Sol göz CS- (kırmızı)

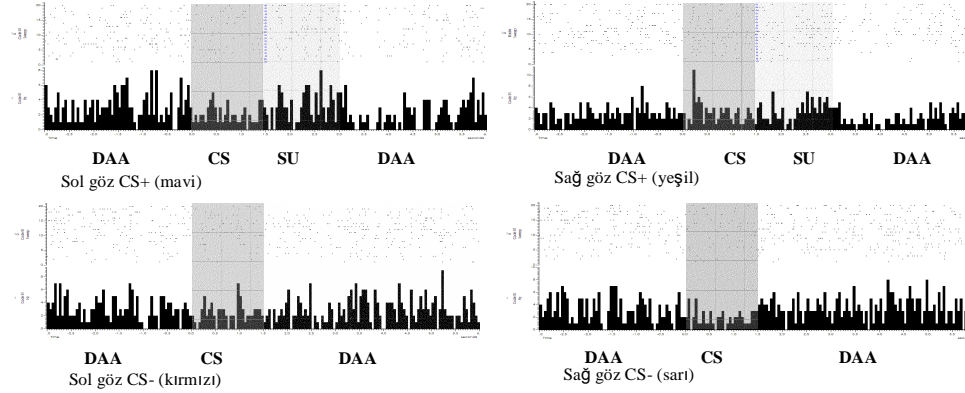


Sağ göz CS- (sarı)

t Testi Sonuçları

Karşılaştırılan Koşullar		df	t	p
CS+Sağ	CS+Sol	38	-0.031	0.9
CS+Sağ	Su	58	0.82	0.4
CS+Sol	Su	58	0.85	0.4
CS+Sağ	DAA	98	-3.3	0.002
CS+Sol	DAA	98	-3.2	0.002
CS-Sağ	CS-Sol	38	-2.6	0.014
CS-Sağ	Su	58	0.73	0.46
CS-L	Su	58	3.4	0.001
CS-Sağ	DAA	98	-3.5	0.0007
CS-Sol	DAA	98	-1.5	0.125
CS+Sağ	CS-Sağ	38	0.14	0.9
CS+Sol	CS-Sol	38	-1.9	0.06
Sol	Sağ	78	1.5	0.15

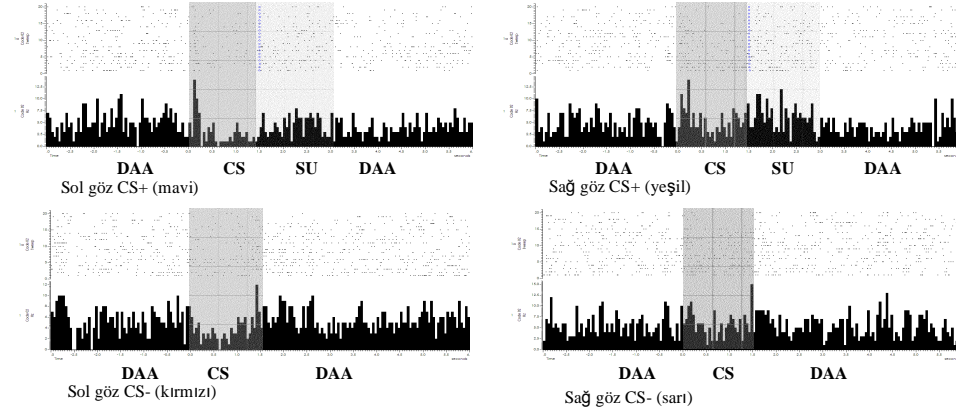
Denek 777-0402/21a- SAĞ NCL



t Testi Sonuçları

Karşılaştırılan Koşullar		df	t	p
CS+Sağ	CS+Sol	38	1.9	0.062
CS+Sağ	Su	58	-2.3	0.024
CS+Sol	Su	58	-3.5	0.001
CS+Sağ	DAA	98	-2.6	0.01
CS+Sol	DAA	98	-4.1	0.0001
CS-Sağ	CS-Sol	38	-1.1	0.29
CS-Sağ	Su	58	-3.7	0.002
CS-L	Su	58	-3.1	0.001
CS-Sağ	DAA	58	-3.7	0.0004
CS-Sol	DAA	98	-4.4	0.000
CS+Sağ	CS-Sağ	38	2.4	0.019
CS+Sol	CS-Sol	38	-0.58	0.56
Sol	Sağ	78	-0.66	0.5

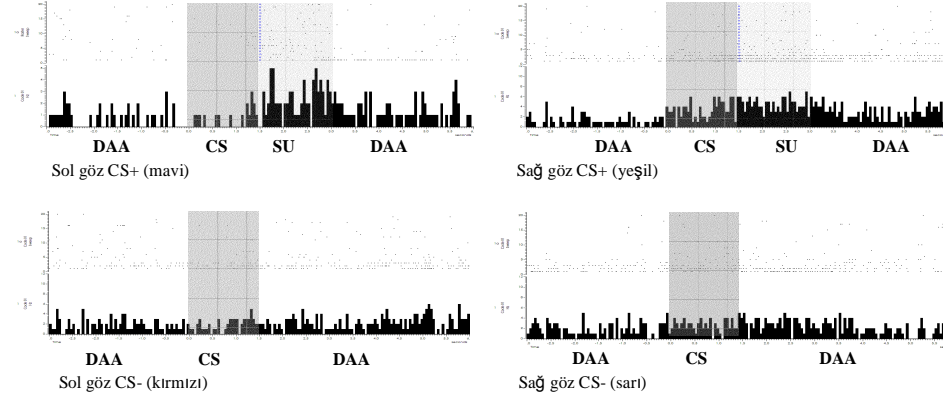
Denek 777-0402/21b - SAĞ NCL



t Testi Sonuçları

Karşılaştırılan Koşullar		df	t	p
CS+Sağ	CS+Sol	38	2.3	0.02
CS+Sağ	Su	58	-2.1	0.037
CS+Sol	Su	58	-5.1	0.0000
CS+Sağ	DAA	98	-2.5	0.015
CS+Sol	DAA	98	-5.5	0.0000
CS-Sağ	CS-Sol	38	2	0.05
CS-Sağ	Su	58	-4.1	0.0001
CS-L	Su	58	-1.7	0.09
CS-Sağ	DAA	98	-4.5	0.0000
CS-Sol	DAA	98	-1.9	0.055
CS+Sağ	CS-Sağ	38	-0.4	0.7
CS+Sol	CS-Sol	38	-1.2	0.22
Sol	Sağ	78	-3.1	0.002

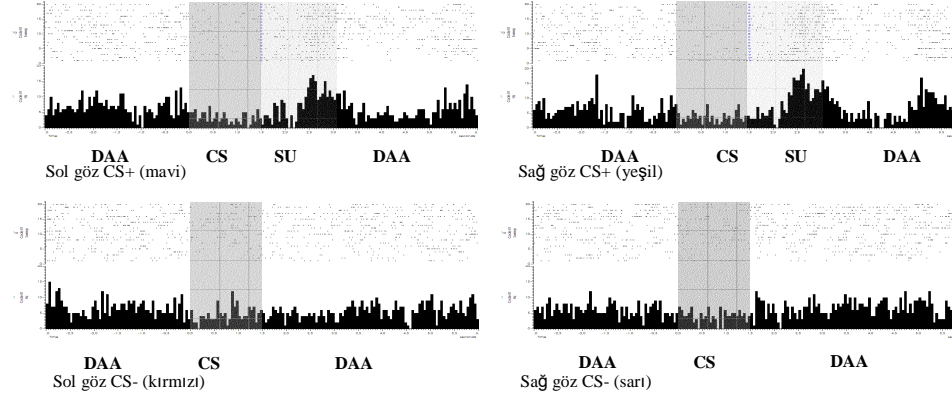
Denek 777-0402/22a- SAĞ NCL



t Testi Sonuçları

Karşılaştırılan Koşullar		df	t	p
CS+Sağ	CS+Sol	38	2.1	0.038
CS+Sağ	Su	58	-0.86	0.39
CS+Sol	Su	58	-2.5	0.014
CS+Sağ	DAA	98	1.4	0.17
CS+Sol	DAA	98	-1.7	0.1
CS-Sağ	CS-Sol	38	0.67	0.5
CS-Sağ	Su	58	-1.8	0.08
CS-L	Su	58	-1.3	0.2
CS-Sağ	DAA	98	0.75	0.45
CS-Sol	DAA	98	-0.13	0.89
CS+Sağ	CS-Sağ	38	0.45	0.65
CS+Sol	CS-Sol	38	-1.6	0.17
Sol	Sağ	78	-2	0.05

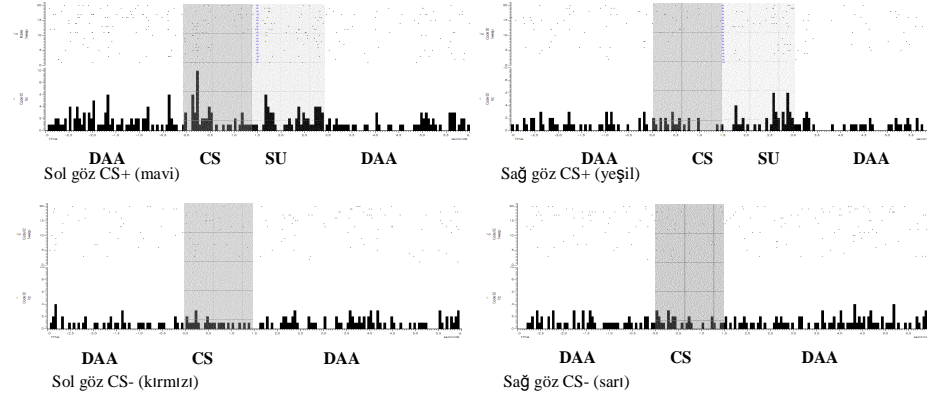
Denek 777-0402/23a- SAĞ NCL



t Testi Sonuçları

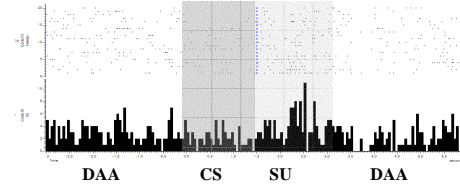
Karşılaştırılan Koşullar		df	t	p
CS+Sağ	CS+Sol	38	0.3	0.76
CS+Sağ	Su	58	-6.3	0.000
CS+Sol	Su	58	-6.5	0.000
CS+Sağ	DAA	98	-4.6	0.000
CS+Sol	DAA	98	-4.8	0.000
CS-Sağ	CS-Sol	38	-0.7	0.5
CS-Sağ	Su	58	-5.9	0.000
CS-L	Su	58	-5.4	0.000
CS-Sağ	DAA	98	-4.1	0.000
CS-Sol	DAA	98	-3.6	0.000
CS+Sağ	CS-Sağ	38	-4.6	0.000
CS+Sol	CS-Sol	38	-1.8	0.075
Sol	Sağ	78	0.33	0.75

Denek 777-0402/23b- SAĞ NCL

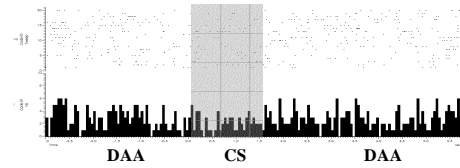


Karşılaştırılan Koşullar		df	t	p
CS+Sağ	CS+Sol	38	-3.3	0.002
CS+Sağ	Su	58	-3.9	0.00026
CS+Sol	Su	58	-1.7	0.08
CS+Sağ	DAA	98	-1.6	0.1
CS+Sol	DAA	98	0.94	0.34
CS-Sağ	CS-Sol	38	0.4	0.7
CS-Sağ	Su	58	-3.6	0.0007
CS-L	Su	58	-3.8	0.0004
CS-Sağ	DAA	98	-1.2	0.21
CS-Sol	DAA	98	-1.5	0.12
CS+Sağ	CS-Sağ	38	-0.54	0.6
CS+Sol	CS-Sol	38	3.1	0.004
Sol	Sağ	78	2	0.05

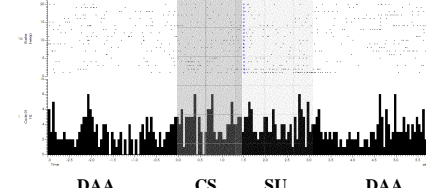
Denek 777-040209/24a - SAĞ NCL



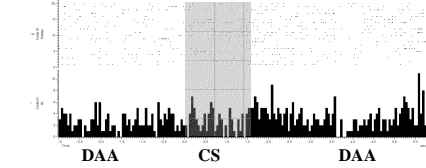
Sol göz CS+ (mavi)



Sol göz CS- (kırmızı)



Sağ göz CS+ (yeşil)

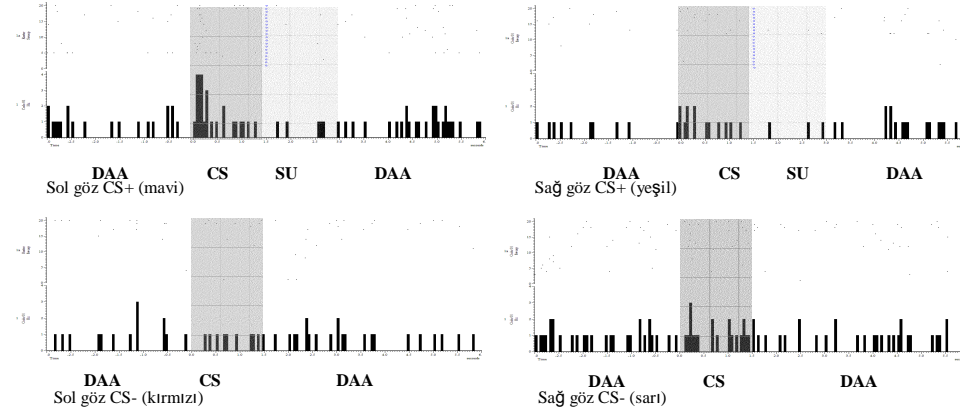


Sağ göz CS- (sarı)

t Testi Sonuçları

Karşılaştırılan Koşullar		df	t	p
CS+Sağ	CS+Sol	38	3.1	0.003
CS+Sağ	Su	58	-1.6	0.12
CS+Sol	Su	58	-3.3	0.001
CS+Sağ	DAA	98	-0.006	0.9
CS+Sol	DAA	98	-3.1	0.002
CS-Sağ	CS-Sol	38	0.76	0.45
CS-Sağ	Su	58	-2.8	0.007
CS-L	Su	58	-3.2	0.002
CS-Sağ	DAA	98	-2.2	0.03
CS-Sol	DAA	98	-2.9	0.005
CS+Sağ	CS-Sağ	38	2.1	0.04
CS+Sol	CS-Sol	38	-0.36	0.7
Sol	Sağ	78	-2.8	0.006

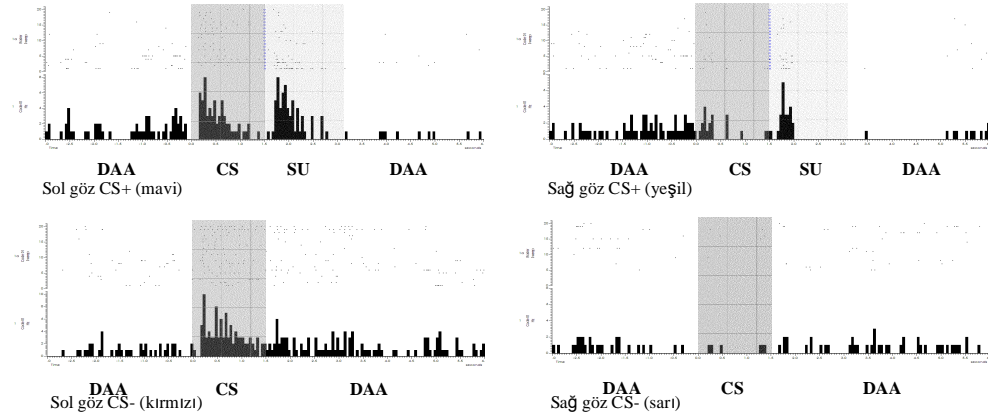
Denek 777-0502/23a –SAĞ NCL



t Testi Sonuçları

Karşılaştırılan Koşullar		df	t	p
CS+Sağ	CS+Sol	38	-1.8	0.07
CS+Sağ	Su	58	0.94	0.3
CS+Sol	Su	58	3.1	0.002
CS+Sağ	DAA	98	-0.33	0.7
CS+Sol	DAA	98	2.3	0.02
CS-Sağ	CS-Sol	38	1.5	0.13
CS-Sağ	Su	58	2.7	0.009
CS-L	Su	58	0.68	0.49
CS-Sağ	DAA	98	1.3	0.19
CS-Sol	DAA	98	-0.5	0.6
CS+Sağ	CS-Sağ	38	-1.4	0.15
CS+Sol	CS-Sol	38	1.9	0.06
Sol	Sağ	78	0.54	0.6

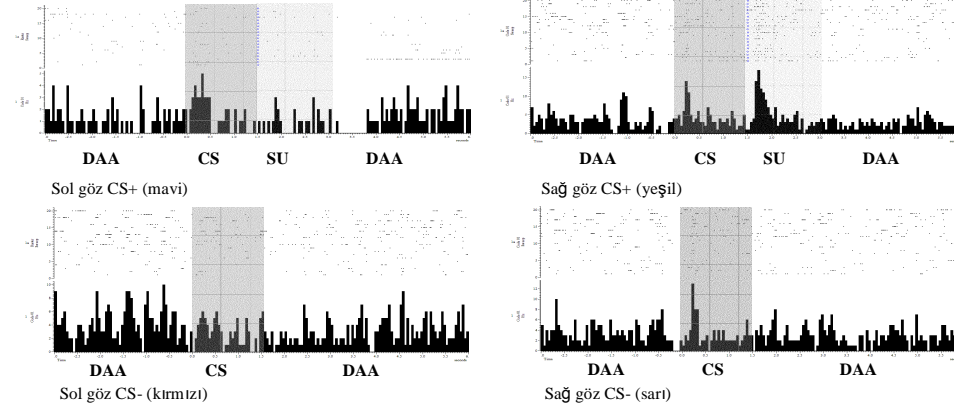
Denek 777-1912/26a- SAĞ NCL



t Testi Sonuçları

Karşılaştırılan Koşullar		df	t	p
CS+Sağ	CS+Sol	38	-3.8	0.0005
CS+Sağ	Su	58	-1.6	0.1
CS+Sol	Su	58	-0.07	0.9
CS+Sağ	DAA	98	-1.7	0.08
CS+Sol	DAA	98	0.51	0.6
CS-Sağ	CS-Sol	38	-4.9	0.0000
CS-Sağ	Su	58	-1.9	0.066
CS-L	Su	58	1.2	0.25
CS-Sağ	DAA	98	-2.1	0.04
CS-Sol	DAA	98	2.2	0.02
CS+Sağ	CS-Sağ	38	0.68	0.5
CS+Sol	CS-Sol	38	-1.9	0.06
Sol	Sağ	78	6	0.0000

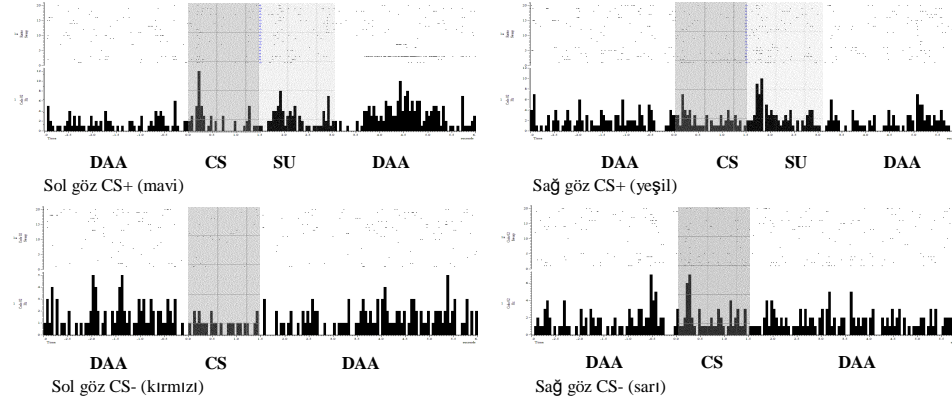
Denek 777-260209/21a-SAĞ NCL



t Testi Sonuçları

Karşılaştırılan Koşullar		df	t	p
CS+Sağ	CS+Sol	38	0.65	0.5
CS+Sağ	Su	58	-3.2	0.002
CS+Sol	Su	58	-3.8	0.0003
CS+Sağ	DAA	98	-1.4	0.17
CS+Sol	DAA	98	-2	0.05
CS-Sağ	CS-Sol	38	0.65	0.52
CS-Sağ	Su	58	-4.3	0.0000
CS-L	Su	58	-4.7	0.0000
CS-Sağ	DAA	98	-2.5	0.01
CS-Sol	DAA	98	-3	0.003
CS+Sağ	CS-Sağ	38	1.2	0.24
CS+Sol	CS-Sol	38	1	0.31
Sol	Sağ	78	-0.91	0.36

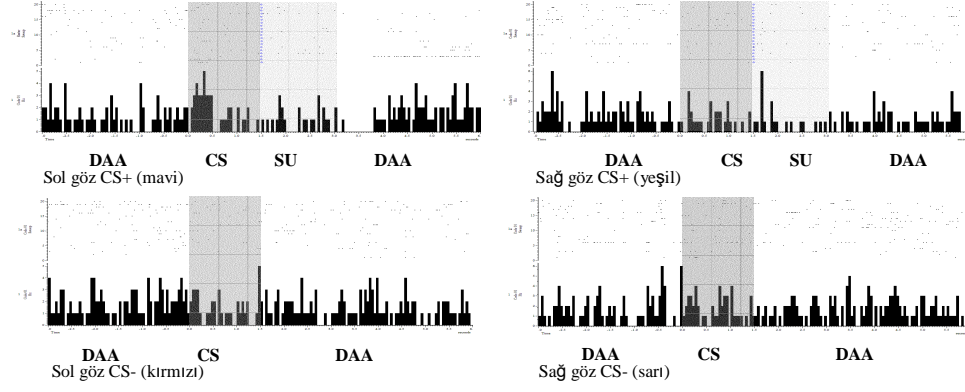
Denek 777-2602/21b-SAĞ- NCL



t Testi Sonuçları

Karşılaştırılan Koşullar		df	t	p
CS+Sag	CS+Sol	38	0.51	0.6
CS+Sag	Su	58	-2.5	0.01
CS+Sol	Su	58	-3.4	0.001
CS+Sag	DAA	98	-0.79	0.43
CS+Sol	DAA	98	-1.6	0.12
CS-Sag	CS-Sol	38	2.3	0.03
CS-Sag	Su	58	-3	0.004
CS-L	Su	58	-5	0.0000
CS-Sag	DAA	98	-1.2	0.22
CS-Sol	DAA	98	-3.6	0.0005
CS+Sag	CS-Sag	38	0.27	0.78
CS+Sol	CS-Sol	38	2.8	0.007
Sol	Sag	78	-1.7	0.08

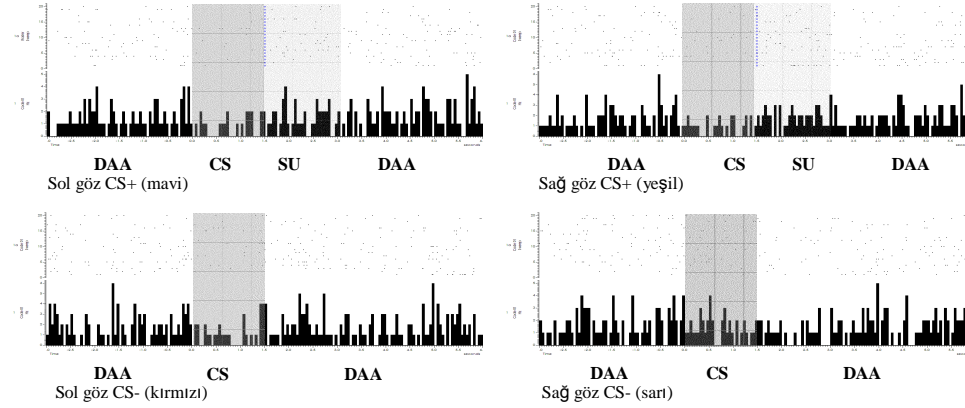
Denek 777-2602/22a-SAĞ NCL



t Testi Sonuçları

Karşılaştırılan Koşullar		df	t	p
CS+Sağ	CS+Sol	38	-1.1	0.27
CS+Sağ	Su	58	-0.27	0.79
CS+Sol	Su	58	0.88	0.38
CS+Sağ	DAA	98	-2	0.04
CS+Sol	DAA	98	-1.3	0.19
CS-Sağ	CS-Sol	38	0.56	0.58
CS-Sağ	Su	58	1.1	0.28
CS-L	Su	58	0.54	0.59
CS-Sağ	DAA	98	-0.96	0.33
CS-Sol	DAA	98	-1.5	0.13
CS+Sağ	CS-Sağ	38	-1.1	0.27
CS+Sol	CS-Sol	38	0.35	0.73
Sol	Sağ	78	0.2	0.84

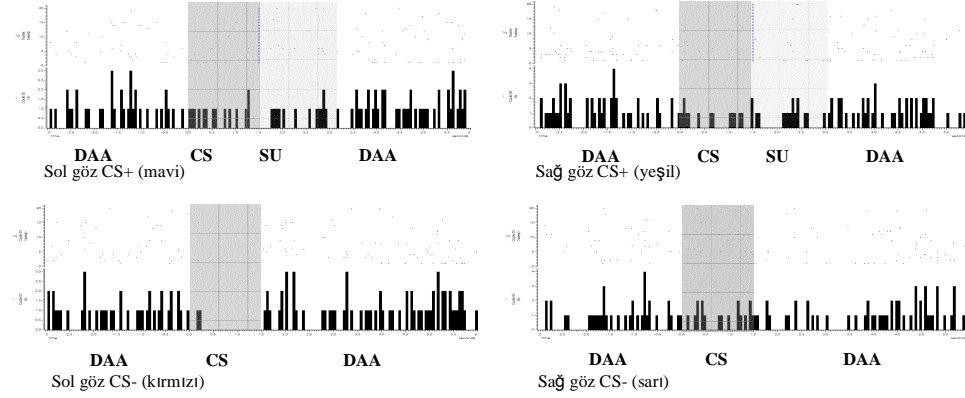
Denek 777-2804/21a-SAĞ NCL



t Testi Sonuçları

Karşılaştırılan Koşullar		df	t	p
CS+Sağ	CS+Sol	38	0.33	0.74
CS+Sağ	Su	58	-2.9	0.005
CS+Sol	Su	58	-3.1	0.003
CS+Sağ	DAA	98	-4.1	0.0000
CS+Sol	DAA	98	-4.4	0.0000
CS-Sağ	CS-Sol	38	0.96	0.3
CS-Sağ	Su	58	-1.9	0.06
CS-L	Su	58	-2.6	0.01
CS-Sağ	DAA	98	-2.7	0.008
CS-Sol	DAA	98	-3.7	0.0004
CS+Sağ	CS-Sağ	38	-1.4	0.16
CS+Sol	CS-Sol	38	-0.88	0.38
Sol	Sağ	78	-0.93	0.35

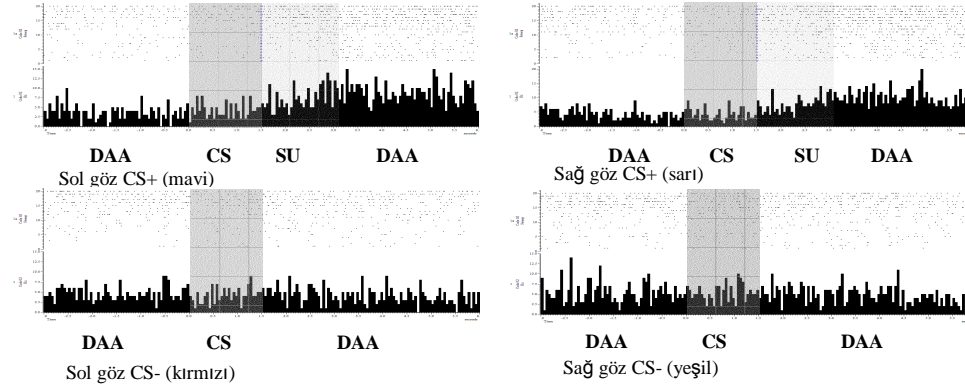
Denek 777-2804/21b-SAĞ NCL



t Testi Sonuçları

Karşılaştırılan Koşullar		df	t	p
CS+Sağ	CS+Sol	38	0.14	0.89
CS+Sağ	Su	58	-0.6	0.56
CS+Sol	Su	58	-0.66	0.5
CS+Sağ	DAA	98	-1.9	0.06
CS+Sol	DAA	98	-1.9	0.059
CS-Sağ	CS-Sol	38	3.1	0.003
CS-Sağ	Su	58	-0.36	0.72
CS-L	Su	58	-2.2	0.03
CS-Sağ	DAA	98	-1.6	0.11
CS-Sol	DAA	98	-3.5	0.0006
CS+Sağ	CS-Sağ	38	-0.33	0.74
CS+Sol	CS-Sol	38	1.8	0.07
Sol	Sağ	78	-1.8	0.07

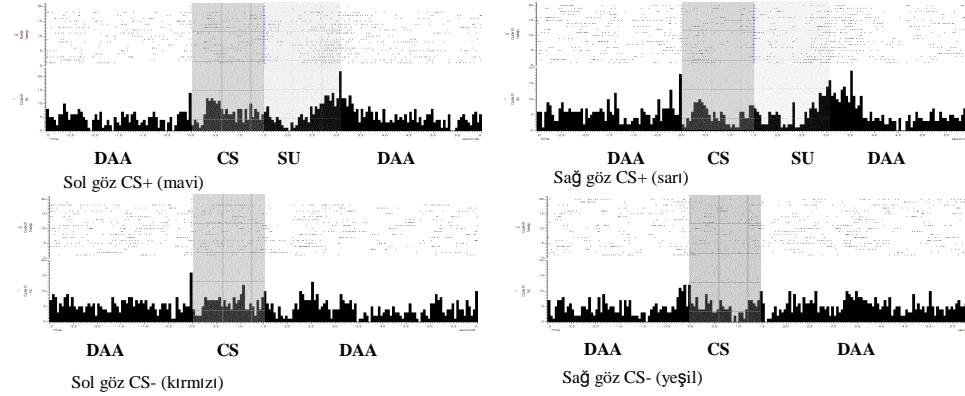
Denek 253-1312/25b-SAĞ NCL



t Testi Sonuçları

Karşılaştırılan Koşullar		df	t	p
CS+Sağ	CS+Sol	38	-0.71	0.48
CS+Sağ	Su	58	-5.5	0.000
CS+Sol	Su	58	-4.8	0.000
CS+Sağ	DAA	98	-3.1	0.002
CS+Sol	DAA	98	-2.4	0.02
CS-Sağ	CS-Sol	38	0.88	0.38
CS-Sağ	Su	58	-2.8	0.007
CS-L	Su	58	-3.4	0.001
CS-Sağ	DAA	98	-0.73	0.46
CS-Sol	DAA	98	-1.6	0.122
CS+Sağ	CS-Sağ	38	-0.84	0.4
CS+Sol	CS-Sol	38	0.03	0.97
Sol	Sağ	78	0.71	0.47

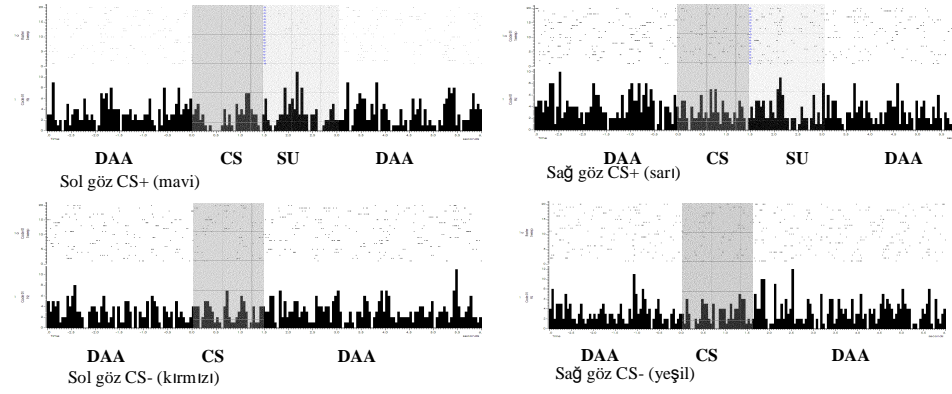
Denek 253-1912/26a-SAĞ NCL



t Testi Sonuçları

Karşılaştırılan Koşullar		df	t	p
CS+Sağ	CS+Sol	38	-2.2	0.04
CS+Sağ	Su	58	-2.7	0.009
CS+Sol	Su	58	-0.7	0.5
CS+Sağ	DAA	98	-2.3	0.02
CS+Sol	DAA	98	0.57	0.57
CS-Sağ	CS-Sol	38	-0.87	0.4
CS-Sağ	Su	58	-3	0.004
CS-L	Su	58	-2.3	0.02
CS-Sağ	DAA	98	-2.8	0.006
CS-Sol	DAA	98	-1.9	0.07
CS+Sağ	CS-Sağ	38	0.52	0.6
CS+Sol	CS-Sol	38	-1.9	0.07
Sol	Sağ	78	2.2	0.03

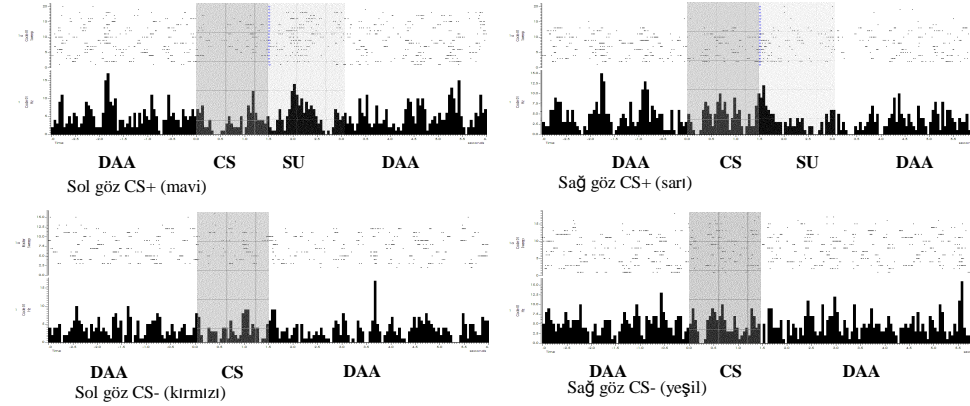
Denek 253-2012/24a-SAĞ NCL



t Testi Sonuçları

Karşılaştırılan Koşullar		df	t	p
CS+Sağ	CS+Sol	38	1.5	0.15
CS+Sağ	Su	58	-2.8	0.006
CS+Sol	Su	58	-3.9	0.0002
CS+Sağ	DAA	98	-2.8	0.006
CS+Sol	DAA	98	-3.8	0.0002
CS-Sağ	CS-Sol	38	-0.067	0.9
CS-Sağ	Su	58	-2.7	9
CS-L	Su	58	-3.1	0.003
CS-Sağ	DAA	98	-2.7	0.008
CS-Sol	DAA	98	-3.1	0.002
CS+Sağ	CS-Sağ	38	-0.067	0.9
CS+Sol	CS-Sol	38	-0.85	0.4
Sol	Sağ	78	-1.3	0.19

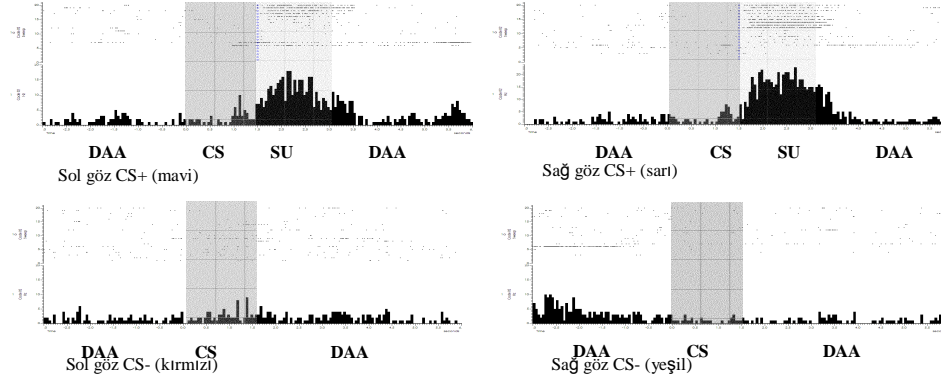
Denek 253-2012/26a-SAG NCL



t Testi Sonuçları

Karşılaştırılan Koşullar		df	t	p
CS+Sağ	CS+Sol	38	0.7	0.4
CS+Sağ	Su	58	-1.2	0.2
CS+Sol	Su	58	-2	0.05
CS+Sağ	DAA	98	-1.5	0.14
CS+Sol	DAA	98	-2.1	0.04
CS-Sağ	CS-Sol	38	1.1	0.3
CS-Sağ	Su	58	-1.2	0.2
CS-L	Su	58	-2.1	0.04
CS-Sağ	DAA	98	-1.4	0.16
CS-Sol	DAA	98	-2.2	0.027
CS+Sağ	CS-Sağ	38	-0.13	0.89
CS+Sol	CS-Sol	38	0.15	0.88
Sol	Sağ	78	-1.3	0.2

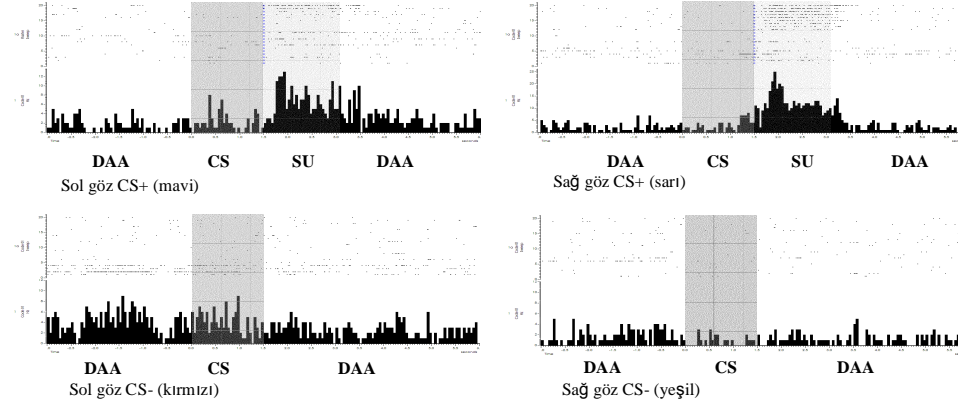
Denek 253-0105/22b-SAĞ NCL



t Testi Sonuçları

Karşılaştırılan Koşullar		df	t	p
CS+Sağ	CS+Sol	38	3.3E-10	1
CS+Sağ	Su	58	-3.5	0.0008
CS+Sol	Su	58	-3.5	0.0008
CS+Sağ	DAA	98	-0.5	0.61
CS+Sol	DAA	98	-0.48	0.63
CS-Sağ	CS-Sol	38	-1.7	0.1
CS-Sağ	Su	58	-3.8	0.0003
CS-L	Su	58	-3.5	0.0008
CS-Sağ	DAA	98	-2.1	0.04
CS-Sol	DAA	98	-0.32	0.74
CS+Sağ	CS-Sağ	38	1.3	0.19
CS+Sol	CS-Sol	38	-0.13	0.89
Sol	Sağ	78	0.89	0.37

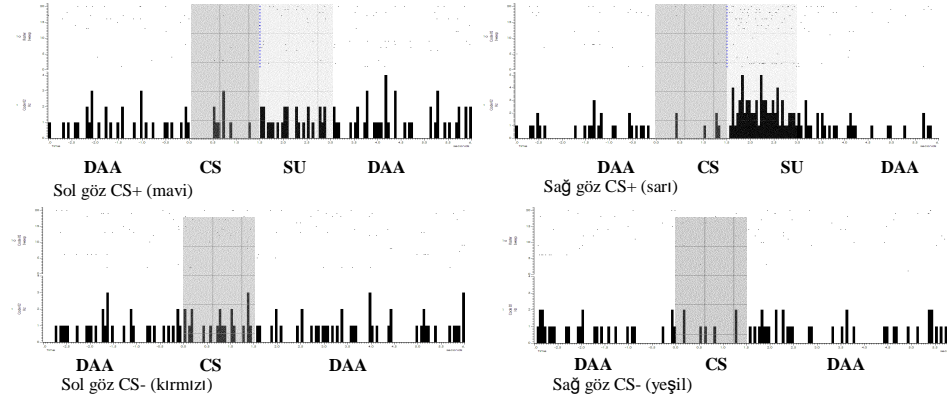
Denek 253-0105/23a-SAĞ NCL



t Testi Sonuçları

Karşılaştırılan Koşullar		<i>df</i>	<i>t</i>	<i>p</i>
CS+Sağ	CS+Sol	38	0.38	0.7
CS+Sağ	Su	58	-3.4	0.002
CS+Sol	Su	58	-3.6	0.0007
CS+Sağ	DAA	98	-0.61	0.54
CS+Sol	DAA	98	-0.95	0.34
CS-Sağ	CS-Sol	38	-2.2	0.03
CS-Sağ	Su	58	-4	0.0001
CS-L	Su	58	-2.9	0.006
CS-Sağ	DAA	98	-1.9	0.06
CS-Sol	DAA	98	0.26	0.79
CS+Sağ	CS-Sağ	38	1.6	0.1
CS+Sol	CS-Sol	38	-1.2	0.24
Sol	Sağ	78	1.4	0.16

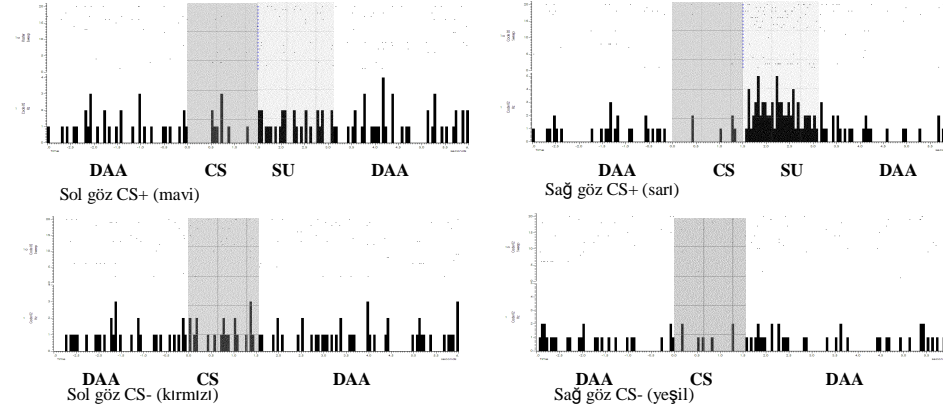
Denek 253-0105/23b-SAĞ NCL



t Testi Sonuçları

Karşılaştırılan Koşullar		<i>df</i>	<i>t</i>	<i>p</i>
CS+Sağ	CS+Sol	38	-0.56	0.57
CS+Sağ	Su	58	-3	0.004
CS+Sol	Su	58	-2.8	0.006
CS+Sağ	DAA	98	-2.1	0.04
CS+Sol	DAA	98	-1.6	0.1
CS-Sağ	CS-Sol	38	-2.2	0.03
CS-Sağ	Su	58	-2.9	0.005
CS-L	Su	58	-2.3	0.02
CS-Sağ	DAA	98	-1.9	0.055
CS-Sol	DAA	98	0.018	0.98
CS+Sağ	CS-Sağ	38	-0.25	0.8
CS+Sol	CS-Sol	38	-1.6	0.12
Sol	Sağ	78	2	0.05

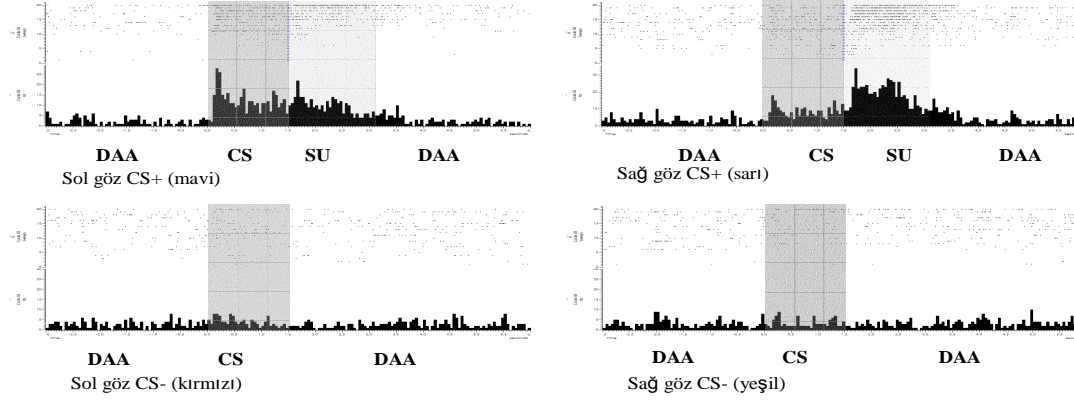
Denek 253-0105/27b-SAĞ NCL



t Testi Sonuçları

Karşılaştırılan Koşullar		<i>df</i>	<i>t</i>	<i>p</i>
CS+Sağ	CS+Sol	38	-1	0.3
CS+Sağ	Su	58	-2.6	0.01
CS+Sol	Su	58	-2.6	0.01
CS+Sağ	DAA	98	-0.74	0.46
CS+Sol	DAA	98	-0.26	0.7
CS-Sağ	CS-Sol	38	-0.35	0.7
CS-Sağ	Su	58	-2.6	0.01
CS-L	Su	58	-2.6	0.01
CS-Sağ	DAA	98	-1.2	0.22
CS-Sol	DAA	98	-1.2	0.25
CS+Sağ	CS-Sağ	38	-0.25	0.8
CS+Sol	CS-Sol	38	2.2	0.04
Sol	Sağ	78	1	0.3

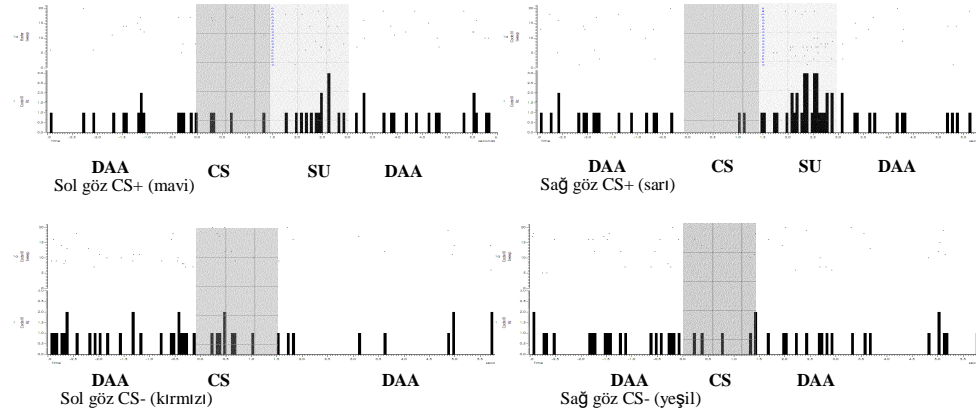
Denek 253-0105/27c-SAG NCL



t Testi Sonuçları

Karşılaştırılan Koşullar		<i>df</i>	<i>t</i>	<i>p</i>
CS+Sağ	CS+Sol	38	-1.2	0.25
CS+Sağ	Su	58	-2.2	0.03
CS+Sol	Su	58	-1.5	0.13
CS+Sağ	DAA	98	4.3	0.000
CS+Sol	DAA	98	5.1	0.000
CS-Sağ	CS-Sol	38	-0.37	0.7
CS-Sağ	Su	58	-3	0.004
CS-L	Su	58	-2.9	0.005
CS-Sağ	DAA	98	-0.37	0.7
CS-Sol	DAA	98	0.11	0.9
CS+Sağ	CS-Sağ	38	3	0.005
CS+Sol	CS-Sol	38	2.8	0.008
Sol	Sağ	78	1.1	0.27

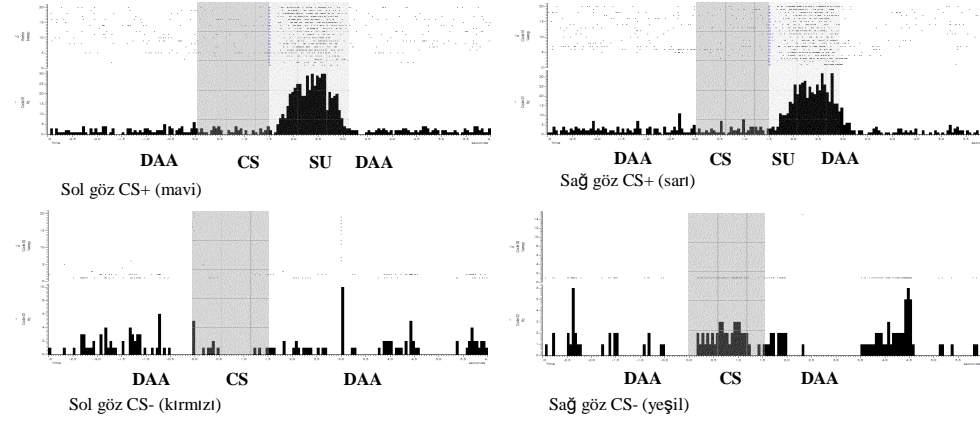
Denek 253-2801/22a-SAĞ NCL



t Testi Sonuçları

Karşılaştırılan Koşullar		df	t	p
CS+Sağ	CS+Sol	38	-0.31	0.75
CS+Sağ	Su	58	-2.7	0.008
CS+Sol	Su	58	-2.6	0.01
CS+Sağ	DAA	98	-2	0.04
CS+Sol	DAA	98	-1.9	0.06
CS-Sağ	CS-Sol	38	-0.54	0.5
CS-Sağ	Su	58	-2.4	0.02
CS-L	Su	58	-2.2	0.03
CS-Sağ	DAA	98	-1.5	0.12
CS-Sol	DAA	98	-1.2	0.24
CS+Sağ	CS-Sağ	38	-0.9	0.32
CS+Sol	CS-Sol	38	-1	0.3
Sol	Sağ	78	0.61	0.54

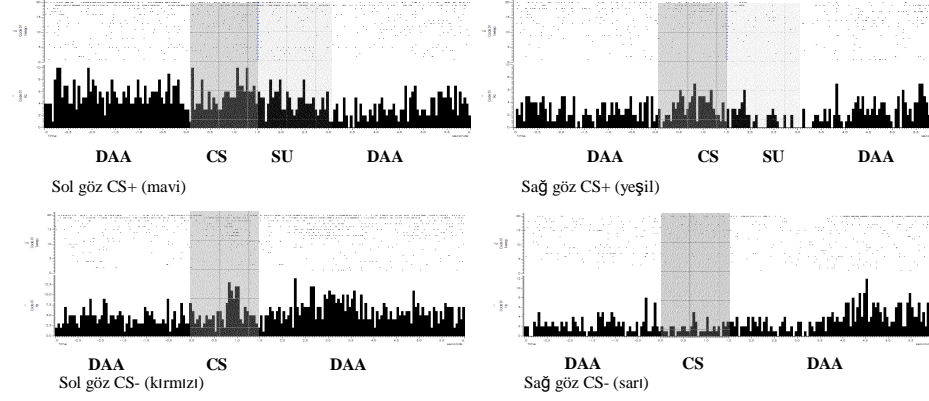
Denek 253-2801/23-SAĞ NCL



t Testi Sonuçları

Karşılaştırılan Koşullar		df	t	p
CS+Sağ	CS+Sol	38	0.77	0.4
CS+Sağ	Su	58	-9.4	0.000
CS+Sol	Su	58	-9.7	0.000
CS+Sağ	DAA	98	-1.1	0.28
CS+Sol	DAA	98	-1.8	0.06
CS-Sağ	CS-Sol	38	0.13	0.89
CS-Sağ	Su	58	-9.7	0.000
CS-L	Su	58	-9.7	0.000
CS-Sağ	DAA	98	-2	0.05
CS-Sol	DAA	98	-2	0.05
CS+Sağ	CS-Sağ	38	0.98	0.3
CS+Sol	CS-Sol	38	0.14	0.8
Sol	Sağ	78	-0.73	0.47

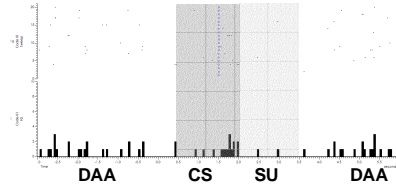
Denek 777-1212/25a- SOL NCL



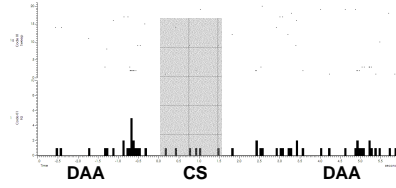
t Testi Sonuçları

Karşılaştırılan Koşullar		df	t	p
CS+Sağ	CS+Sol	38	-0.94	0.35
CS+Sağ	Su	58	-0.53	0.6
CS+Sol	Su	58	0.29	0.77
CS+Sağ	DAA	98	-1.1	0.27
CS+Sol	DAA	98	-0.12	0.9
CS-Sağ	CS-Sol	38	-2.6	0.01
CS-Sağ	Su	58	-1.2	0.2
CS-L	Su	58	0.4	0.68
CS-Sağ	DAA	98	-1.9	0.06
CS-Sol	DAA	98	-0.017	0.98
CS+Sağ	CS-Sağ	38	1.4	0.16
CS+Sol	CS-Sol	38	-0.09	0.9
Sol	Sağ	78	2.3	0.03

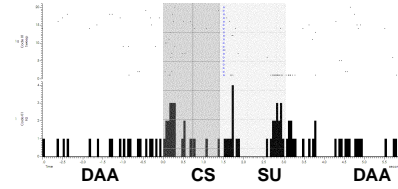
Denek 777-270109/21a-SOL NCL



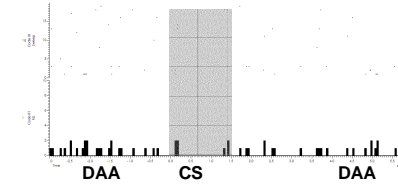
Sol göz CS+ (mavi)



Sol göz CS- (kırmızı)



Sağ göz CS+ (yeşil)

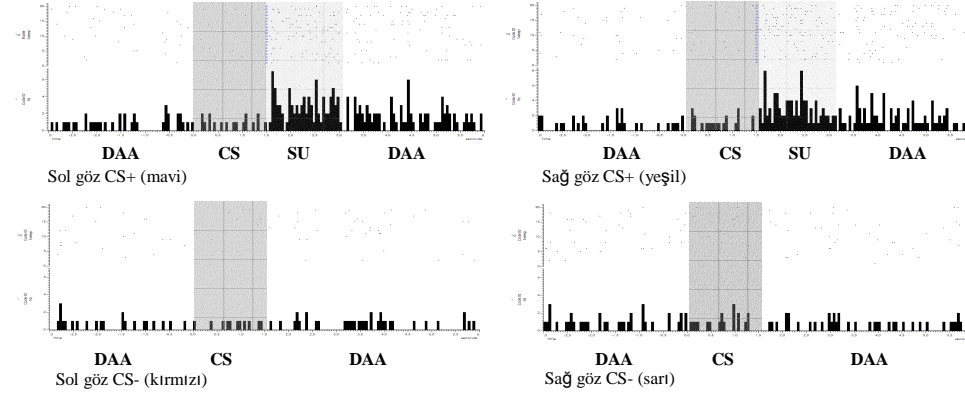


Sağ göz CS- (sarı)

t Testi Sonuçları

Karşılaştırılan Koşullar		df	t	p
CS+Sağ	CS+Sol	38	3.4	0.0002
CS+Sağ	Su	58	-0.41	0.68
CS+Sol	Su	58	-1.4	0.17
CS+Sağ	DAA	98	0.53	0.59
CS+Sol	DAA	98	-1.6	0.122
CS-Sağ	CS-Sol	38	0.27	0.78
CS-Sağ	Su	58	-1.3	0.21
CS-L	Su	58	-1.3	0.19
CS-Sağ	DAA	98	-1.3	0.19
CS-Sol	DAA	98	-1.4	0.15
CS+Sağ	CS-Sağ	38	3	0.005
CS+Sol	CS-Sol	38	-0.28	0.78
Sol	Sağ	78	-2.7	0.007

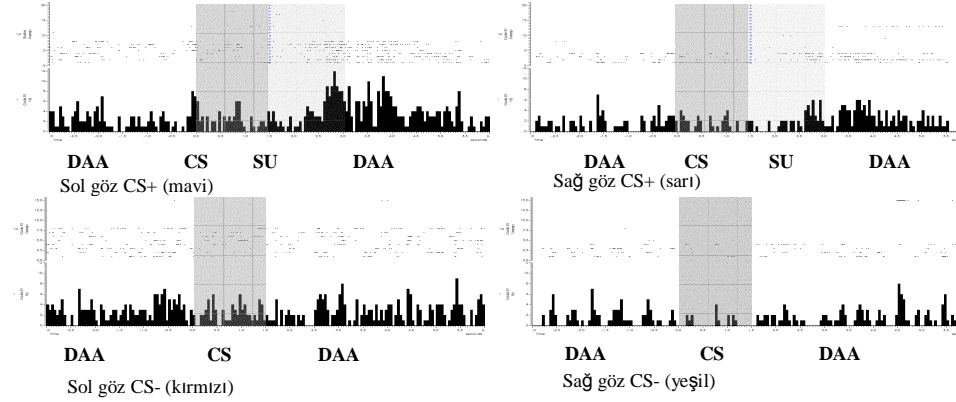
Denek 777-2701/23b-SOL NCL



t Testi Sonuçları

Karşılaştırılan Koşullar		<i>df</i>	<i>t</i>	<i>p</i>
CS+Sağ	CS+Sol	38	0.65	0.5
CS+Sağ	Su	58	-7.1	0.0009
CS+Sol	Su	58	-7.5	0.0000
CS+Sağ	DAA	98	-0.49	0.62
CS+Sol	DAA	98	-1.2	0.23
CS-Sağ	CS-Sol	38	1.2	0.24
CS-Sağ	Su	58	-7.3	0.0000
CS-L	Su	58	-7.8	0.0000
CS-Sağ	DAA	98	-1	0.32
CS-Sol	DAA	98	-2.2	0.03
CS+Sağ	CS-Sağ	38	0.46	0.65
CS+Sol	CS-Sol	38	1.1	0.27
Sol	Sağ	78	-1.3	0.19

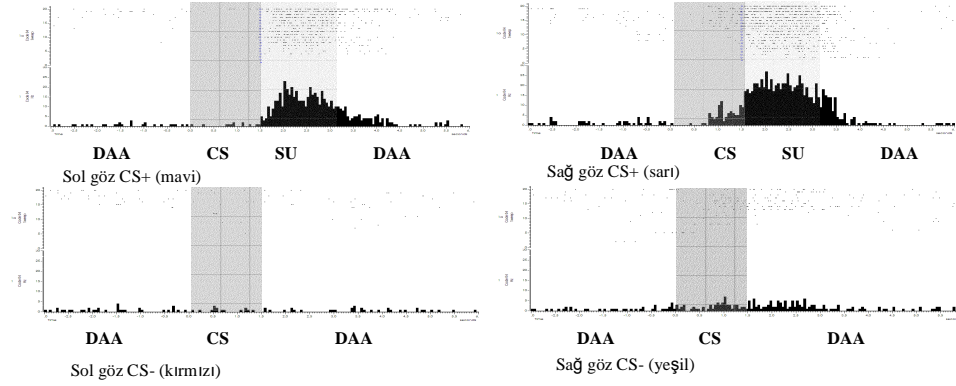
Denek 253-0912/24a-SOL NCL



t Testi Sonuçları

Karşılaştırılan Koşullar		df	t	p
CS+Sağ	CS+Sol	38	-0.98	0.3
CS+Sağ	Su	58	-1.8	0.08
CS+Sol	Su	58	-1.2	0.2
CS+Sağ	DAA	98	-1.3	0.18
CS+Sol	DAA	98	-0.69	0.49
CS-Sağ	CS-Sol	38	-2.2	0.03
CS-Sağ	Su	58	-2.3	0.03
CS-L	Su	58	-1.1	0.29
CS-Sağ	DAA	98	-2	0.05
CS-Sol	DAA	98	-0.5	0.6
CS+Sağ	CS-Sağ	38	1.1	0.26
CS+Sol	CS-Sol	38	-0.24	0.8
Sol	Sağ	78	2.3	0.03

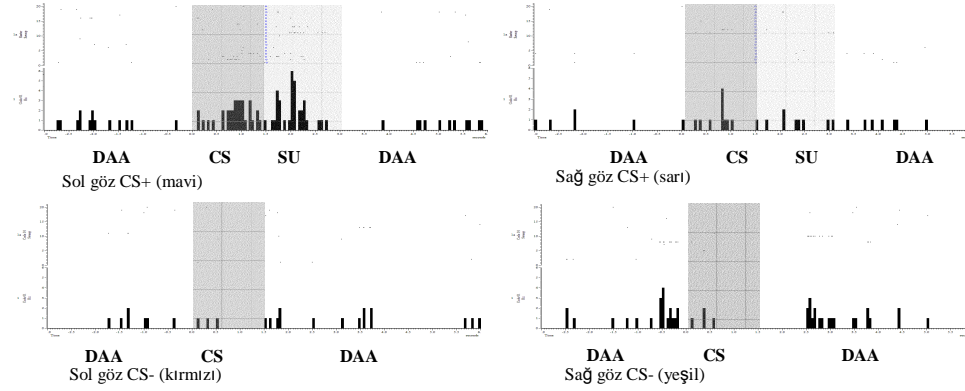
Denek 253-1802/23b-SOL NCL



t Testi Sonuçları

Karşılaştırılan Koşullar		df	t	p
CS+Sağ	CS+Sol	38	3.3	0.002
CS+Sağ	Su	58	-5.7	0.000
CS+Sol	Su	58	-6.5	0.000
CS+Sağ	DAA	98	3.7	0.000
CS+Sol	DAA	98	-1.6	0.12
CS-Sağ	CS-Sol	38	3	0.005
CS-Sağ	Su	58	-6	0.000
CS-L	Su	58	-6.5	0.000
CS-Sağ	DAA	98	2.3	0.03
CS-Sol	DAA	98	-1.4	0.17
CS+Sağ	CS-Sağ	38	1	0.3
CS+Sol	CS-Sol	38	-0.32	0.7
Sol	Sağ	78	-4.4	0.000

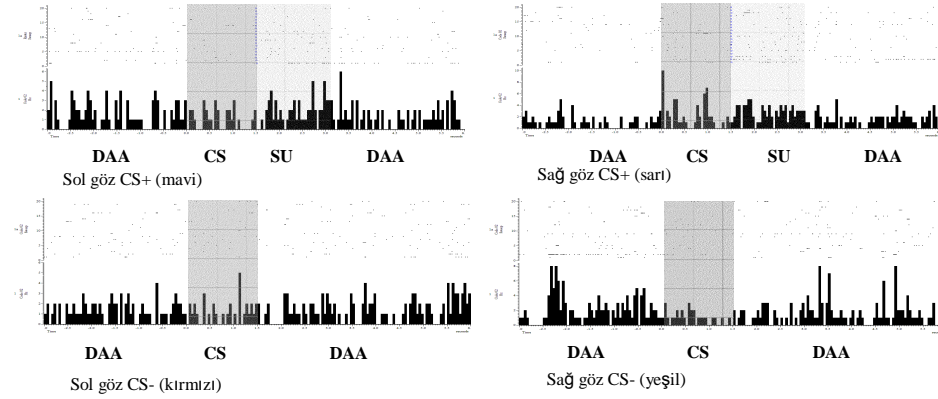
Denek 253-2402/24-SOL NCL



t Testi Sonuçları

Karşılaştırılan Koşullar		df	t	p
CS+Sağ	CS+Sol	38	-1.6	0.1
CS+Sağ	Su	58	-1.2	0.2
CS+Sol	Su	58	0.23	0.81
CS+Sağ	DAA	98	0.05	0.9
CS+Sol	DAA	98	2.1	0.04
CS-Sağ	CS-Sol	38	0.35	0.72
CS-Sağ	Su	58	-1.7	0.08
CS-L	Su	58	-1.8	0.07
CS-Sağ	DAA	98	-0.69	0.49
CS-Sol	DAA	98	-0.79	0.42
CS+Sağ	CS-Sağ	38	0.93	0.36
CS+Sol	CS-Sol	38	2.5	0.01
Sol	Sağ	78	1.4	0.15

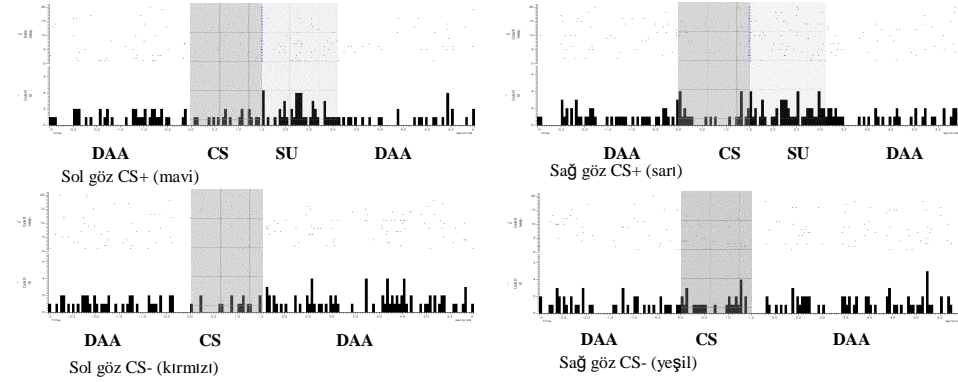
Denek 253-2402/21b-SOL NCL



t Testi Sonuçları

Karşılaştırılan Koşullar		<i>df</i>	<i>t</i>	<i>p</i>
CS+Sağ	CS+Sol	38	1.5	0.14
CS+Sağ	Su	58	-1.5	0.13
CS+Sol	Su	58	-2.9	0.006
CS+Sağ	DAA	98	-0.2	0.8
CS+Sol	DAA	98	-1.8	0.06
CS-Sağ	CS-Sol	38	-0.42	0.7
CS-Sağ	Su	58	-2.9	0.005
CS-L	Su	58	-2.8	0.007
CS-Sağ	DAA	98	-1.9	0.05
CS-Sol	DAA	98	-1.7	0.09
CS+Sağ	CS-Sağ	38	1.6	0.1
CS+Sol	CS-Sol	38	-0.27	0.8
Sol	Sağ	78	-1.2	0.24

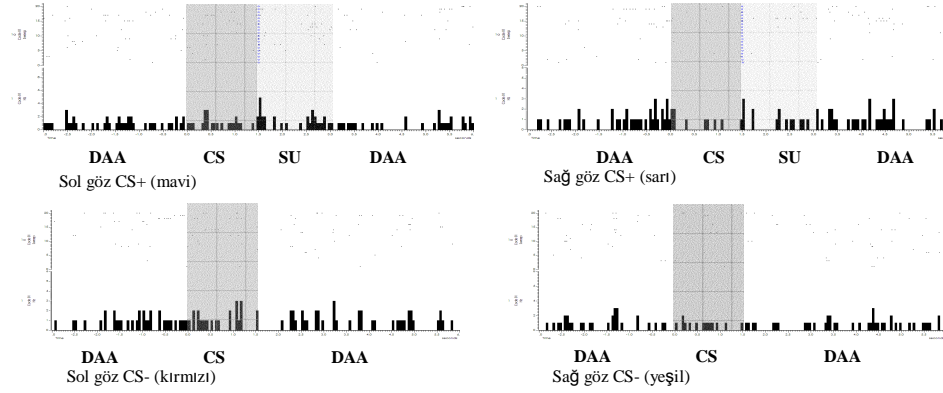
Denek 253-2702/21a-SOL NCL



t Testi Sonuçları

Karşılaştırılan Koşullar		<i>df</i>	<i>t</i>	<i>p</i>
CS+Sağ	CS+Sol	38	0.96	0.34
CS+Sağ	Su	58	-3.2	0.002
CS+Sol	Su	58	-3.7	0.0004
CS+Sağ	DAA	98	-1.1	0.25
CS+Sol	DAA	98	-1.9	0.05
CS-Sağ	CS-Sol	38	1.4	0.17
CS-Sağ	Su	58	-2.7	0.008
CS-L	Su	58	-3.9	0.0002
CS-Sağ	DAA	98	-0.58	0.56
CS-Sol	DAA	98	-2.2	0.03
CS+Sağ	CS-Sağ	38	-0.43	0.6
CS+Sol	CS-Sol	38	0.38	0.7
Sol	Sağ	78	-1.7	0.09

Denek 253-2701/23a-SOL NCL



t Testi Sonuçları

Karşılaştırılan Koşullar		df	t	p
CS+Sağ	CS+Sol	38	-2.1	0.04
CS+Sağ	Su	58	-1.7	0.08
CS+Sol	Su	58	-0.34	0.7
CS+Sağ	DAA	98	-2.1	0.04
CS+Sol	DAA	98	-0.82	0.4
CS-Sağ	CS-Sol	38	-0.77	0.44
CS-Sağ	Su	58	-1.3	0.2
CS-L	Su	58	-0.6	0.55
CS-Sağ	DAA	98	-1.7	0.09
CS-Sol	DAA	98	-1.1	0.3
CS+Sağ	CS-Sağ	38	-0.66	0.5
CS+Sol	CS-Sol	38	0.32	0.7
Sol	Sağ	78	1.9	0.06

ÖZGEÇMİŞ

Evrım (Öztop) Gülbetekin

DOĞUM TARİHİ VE YERİ

20 Nisan, 1979

Antalya, Türkiye

MEDENİ DURUMU, CİNSİYETİ

Evli, Kadın

1 çocuk

EĞİTİM

2005-2010	PhD	Deneysel Psikoloji Bütünleşik Doktora Programı	Ege Üniversitesi, Edebiyat Fakültesi, İzmir / TÜRKİYE (Danışman: Doç. Dr. Sonia Amado)
2003-2005	MSc	Psikoloji	Muğla Üniversitesi, Fen-Edebiyat Fakültesi, Muğla / TÜRKİYE (Danışman: Doç. Dr. Hakan Çetinkaya)
2001-2003		Araştırma	Muğla Üniversitesi, Fen-Edebiyat Fakültesi, Muğla / TÜRKİYE
1997-2001	BSc	Psikoloji	Hacettepe Üniversitesi, Edebiyat Fakültesi, Ankara / TÜRKİYE
1996-1997		Lise Eğitimi	Çankaya Lisesi / ANKARA / TÜRKİYE
1993-1996		Lise Eğitimi	Karatay Süper Lisesi / ANTALYA / TÜRKİYE

ÜYELİKLERİ

Türk Psikologlar Derneği Üyesi

2001

ÖDÜL ve BURSLAR

“New Bidirectional DAAD PhD Programme,, Neurocognition: Foundations and Clinical Processes	2008-2010
TÜBİTAK Yurt Dışı Araştırma Bursu	2008-2009
SRNT Young Investigator Travel Award	2007

DİĞER DENEYİMLERİ

“Öğrenci Asistan” Nöropsikoloji Laboratuvarı, Psikoloji Bölümü, Hacettepe Üniversitesi	2000	Ankara, Türkiye
Prof. Dr. Rüveyde Bayraktar ile çalıştı. Başbakanlık Aile Araştırma Kurumu	1999-2000	Ankara, Türkiye
“Araştırma Görevlisi” Psikoloji Bölümü, Muğla Üniversitesi	2001-2005	Muğla, Türkiye
“Proje Asistanı” Muğla Üniversitesi “Biyolojik-Psiko-Sosyal Araştırmalarda Yeni Bir Yöntem: Göz İzleme Sistemi” -Duyguların Yüzdeki Algısında Beyin Asimetrisi -Fiziksel Çekiciliğin Yordayıcısı olarak WHR ve BMI Düzeyleri	2002 Haziran	Muğla, Türkiye
Prof. Dr. Joseph Hellige’in Laboratuvarını ziyaret etti. Department of Psychology, University of Southern California	2002 Mayıs	Los Angeles, California, ABD
“Ziyaretçi Öğrenci “ Biopsychology Laboratory Department of Psychology, Ruhr University	2005 Şubat	Bochum, Almanya
“Araştırma Görevlisi” Psikoloji Bölümü Ege Üniversitesi	2005	İzmir, Türkiye
Ege Üniversitesi Tıp Fakültesi Fizyoloji Bölümü Beyin Araştırmaları laboratuvarında çalıştı. -“The Effects of Chronic Nicotine on Fear Conditioning and Anxiety in Rats”	2007	İzmir, Türkiye
Ruhr University Bochum Faculty of Psychology Cognitive Neuroscience Department of Biopsychology Doktora Çalışması (TUBİTAK Yurt Dışı Araştırma Bursu)	2008-2009	Bochum, Almanya

TEZ

1.	Yüksek Lisans Tezi:“Japon Bildircinin (<i>Coturnix Japonica</i>) Görsel-Uzamsal Labirent Performansında Hemisferik Asimetri ve Plastisitenin Etkisi” Eylül 2005, (Danışman: Doç. Dr. Hakan Çetinkaya)
2	Doktora Tezi: Güvercin (<i>Columbia Livia</i>) Prefrontal Korteksinin Uyarıcıların Ayırt Edilmesindeki İşlevinin Nöronal ve Davranışsal Düzeyde İncelenmesi (Danışman: Doç. Dr. Sonia Amado, Prof. Dr. Onur Güntürkün)

YAYINLARI

1	Sorokowski, P., Adrzej, S., Agnieszka, S., Cunen, B., Fabrykant, M., Zarafshani, K., Amiri, M., et. al. (in press). Attractiveness of leg length: Report from 27 nations. <i>Journal of Cross-Cultural Psychology</i> .
2	Çetinkaya, H., Dural, S., & Gülbetekin, E. (in press). An investigation of concealed ovulation hypothesis in the context of changes in facial symmetry as a function of menstrual cycle. <i>Türk Psikoloji Dergisi</i> .
3	Gülbetekin, E., Güntürkün, O., Dural, S., & Çetinkaya, H. (2009). Visual asymmetries in Japanese Quail (<i>Coturnix japonica</i>) retain a lifelong potential for plasticity. <i>Behavioral Neuroscience</i> , 123 (4), 815–821.
4	Dural, S. & Çetinkaya, H. (2008). Effects of WHR on assessment of women’s physical attractiveness: Eye tracker data. <i>Türk Psikoloji Dergisi</i> , 23(61), 77-90.
5	Gülbetekin, E., Güntürkün, O., Dural, S. & Çetinkaya, H. (2007). Asymmetry of visually guided sexual behavior in Japanese quail (<i>Coturnix Japonica</i>). <i>Laterality</i> , 12, 321-331.
6	Çetinkaya, H., Dural, S., & Gülbetekin, E. (2005). Biyopsikososyal çalışmalarda göz-izleme sistemi: Tamamlanmış Araştırma Projesi. Mugla: Mugla Üniversitesi Yayınları.
7	Çetinkaya, H., Gülbetekin, O. E. & Dural, S. (2004). Çekiciliğin değerlendirilmesinde yüz ve vücut şeklinin kritik rolü. <i>Türk Psikoloji Bülteni</i> , 10, 167.

8	Çetinkaya, H., Dural, S. & Gülbetekin, O. E (2004). Cinsel kıskançlık: Evrimsel bir yaklaşım. <i>Türk Psikoloji Bülteni</i> ,10, 152
9	Evans, D. & Zarate, O. (2004). Introducing evolutionary psychology (H. Çetinkaya, S. Dural, & E. Gülbetekin, Trans.). (original work published 2000)
10	Domjan, M. (2004). The essentials of conditioning and learning (H. Çetinkaya, S. Dural, & E. Gülbetekin, Trans.). (original work published 2000).
Uluslararası Toplantılarda Sunulan Bildiri ve Posterler	
1	Gülbetekin, E. (2009). Possible “Human Concept” Discrimination Mechanisms in Pigeons. New Bidirectional DAAD PhD Programme “Neurocognition: Foundations and Clinical Processes”. 2 nd Autumn School, İzmir, Türkiye
2	Gülbetekin, E. (2008). The Neuronal Changes in the Avian “Prefrontal Cortex” during Pavlovian Conditioning and Reversal Learning. New Bidirectional DAAD PhD Programme “Neurocognition: Foundations and Clinical Processes” 1 st Autumn School, Montegratto, Italy
3	Gülbetekin, E., & Çetinkaya, H. (2008). Does Man’s Mind Interpret Woman’s and Man’s Mindset in a Different Way? Human Behavior & Evolution Society 20th Annual Conference, Kyoto, Japan
4	Dural, S., Çetinkaya, H., Can, S., & Gülbetekin, E. (2008). Beauty may be in the right hemisphere of the beholder. Human Behavior & Evolution Society 20th Annual Conference, Kyoto, Japan
5	Cetinkaya, H., Dural, S., Iyilikci, O., & Gülbetekin, E., Amado, S. (2008). Reproductive discount of the future: effects of sexual arousal. Human Behavior & Evolution Society 20th Annual Conference, Kyoto, Japan
6	Yıldırım, T., Iyilikci, O., Amado, S., & Gülbetekin, E., (2008). Gender Differences in the change detection of facial expression. Human Behavior & Evolution Society 20th Annual Conference, Kyoto, Japan
7	Dogan, A., Iyilikci, O., Amado, S., & Gülbetekin, E., (2008). Change detection in phylogenetic and ontogenetic threat–related stimuli. Human Behavior & Evolution Society 20th Annual Conference, Kyoto, Japan

8	Gülbetekin, E., Nesil, T., Keser, A. & Pöğün, Ş. (2007). The effects of chronic nicotine on fear conditioning and anxiety in rats. Paper presented at the 9 th Annual Conference of SRNT Europe. Madrid, Spain
9	Gülbetekin, E., Çetinkaya, H., & Dural, S. (2004). Effects of short-term and long-term mating plans on the focused facial region of the partner. Paper presented in Mind, Culture & Evolution Conference. University of British Columbia, Vancouver, Canada
10	Dural, S., Çetinkaya, H., & Gülbetekin, E. (2004). Eye-tracker data for BMI-WHR ratings. Paper presented in Mind, Culture & Evolution Conference. University of British Columbia, Vancouver, Canada
11	Çetinkaya, H., Dural, S., & Gülbetekin, E. (2004). Is ovulation really concealed in women? Paper presented in Mind, Culture & Evolution Conference. University of British Columbia, Vancouver, Canada
12	Çetinkaya, H., Dural, S., & Öztop, E. (2003). Ovulation is not concealed anymore: menstrual cycle and attractiveness in women. Paper presented at the XVI World Congress of Sexology, Havana, Cuba
13	Çetinkaya, H., Dural, S., & Öztop, E. (2003). Does a woman know where men stare at her body? Paper presented at the XVI World Congress of Sexology, Havana, Cuba
14	Çetinkaya, H., Öztop, E., & Dural, S. (2003). The effects of mating strategies on the focused facial region. Paper presented at the XVI World Congress of Sexology, Havana, Cuba
15	Çetinkaya, H., Dural, S., & Öztop, E. (2002). Female attractiveness: Where does a man stare at a woman's body? Paper presented at the Society for the Scientific Study of Sexuality Annual Meeting, Montréal, Canada
Ulusal Toplantılarda Sunulan Bildiri ve Posterler	
1	Gülbetekin, E. (2009). Zihinsel Süreçlerin Evrimi. 200. yılında Darwin, Evrim ve Davranış Sempozyumu. İzmir Ekonomi Üniversitesi, İzmir

2	Glbetekin, E., etinkaya, H., elik, L., Kıyak, C., Mnevis, D., Yaman, D., İyiliki, O.(2008). Yukarıdan Ařađıya İřleme Srecinde Lateralizasyon: Cinsiyet ve Menstural Dnem Etkileri. II. Psikoloji Lisansst Öğrencileri Kongresi. Ankara niversitesi, Ilgaz.
3	Glbetekin, E., etinkaya, H., Dural, S. & Gntrkn, O. (2007). Japon bildiricininin (<i>Coturnix coturnix japonica</i>) grsel-uzamsal labirent performansında hemisferik zelleřme ve plastisitenin etkisi. Gen Bilim İnsanları ile Beyin Biyofiziđi II. alıřtayı. 9 Eyll niversitesi, İzmir
4	Glbetekin, E. (2007). Asimetrik yzler, asimetrik deđerlendirmeler. I. Psikoloji Lisansst Öğrencileri Kongresi. İzmir Ekonomi niversitesi, İzmir
5	etinkaya, H., Glbetekin, O. E. & Dural, S. (2004). Biyo-psiko-sosyal alıřmalarda kullanılmak zere bir gz-izleme sisteminin geliřtirilmesi. XIII. Ulusal Psikoloji Kongresi. Bilgi niversitesi, İstanbul
6	Glbetekin, E. & etinkaya, H. (2004). Erkek Japon bildiricininin(<i>Coturnix Coturnix Japonica</i>) uzamsal öğrenmesinde hemisferik asimetri ve plastisitenin etkisi. XIII. Ulusal Psikoloji Kongresi. Bilgi niversitesi, İstanbul
7	Glbetekin, E. & etinkaya, H. (2004). Duyguların yzdeki ifadesinde ve algılanmasında hemisferik asimetri. XIII. Ulusal Psikoloji Kongresi. Bilgi niversitesi, İstanbul
8	Glbetekin, E. & etinkaya, H. (2004). Adaptif problemler ve modlerlik. Panel discussion “Zihinsel modlerliđe avcı-toplayıcı bir psikolojik yaklařım:Evrimsel psikoloji”, XIII.Ulusal Psikoloji Kongresi. Bilgi niversitesi, İstanbul
9	etinkaya, H. & Oztop, E. (2002). Farklı eř seme stratejilerinin odaklanılan yz blgesi zerindeki yeri. Paper presented at the XII. Ulusal Psikoloji Kongresi, Orta Dođu Teknik niversitesi, Ankara

ÖZET

Tez çalışmasında yapılan üç deneyle kuşlarda prefrontal korteksin işlevsel karşılığı olarak ele alınan NCL'in (*nidopallium caudolaterale*) uyarıcı ayırt etme ve kategorileme işlemlerindeki rolü, görsel sistemlerle olan ilişkisi, lateralizasyonu ve nöronal aktivite örüntüsü incelenmiştir.

İlk çalışmada uyarıcı ayırt etmenin daha karmaşık bir türü olan kategorileme sürecinde NCL'in rolü ve kategorileme sürecinde etkili olabilecek diğer merkezlerle etkileşimi incelenmiştir. Bu amaçla güvercinler, insan kategorisini ayırt etmek üzere bir "yap/yapma" görevinde eğitilmiştir. Kategori bilgisini öğrenen güvercinlerin beyin bölgeleri, ilgili bloklama koşullarına göre TTX (*tetrodotoxin*) ile geçici olarak bloklandıktan sonra, denekler eski ve yeni uyarıcılarla test edilmiştir. Çalışma sonuçları, hem eski hem de yeni uyarıcıların kategorilenmesinde entopallium ve NCL arasındaki etkileşimin gerekli olduğunu; hipokampusün ise entopallium üzerinde inhibe edici bir etkisi olduğunu ortaya koymuştur. Ayrıca çalışma bulguları, entopalliumun öğrenme sürecinde NCL'den aldığı geribildirimler sonucunda eski uyarıcıların kategorilenmesinde etkili olabildiğini göstermiştir. Bununla birlikte, bulgular sağ NCL'in bellek-temelli kategorileme; sol NCL'in ise prototip temelli kategorileme stratejisini kullandığına işaret etmiştir.

Tek-hücre kaydı yönteminin kullanıldığı Deney II'de daha basit bir renk ayırt etme görevinde sağ ve sol NCL'deki nöronların pozitif (CS+) ve negatif (CS-) uyarıcı olarak yer alan renklere verdikleri tepkiler incelenmiştir. Çalışma bulguları genel olarak sağ NCL'de uyarıcılara tepkisel olan daha fazla nöron olduğunu göstermiştir. NCL'de koşulsuz uyarıcı (US) olarak sunulan suya, pozitif ve negatif uyarıcılara tepkide bulunan nöronların olduğu bulunmuştur. Ayrıca bir grup nöronun CS+ ve CS-yi ayırt edebildiği gözlenmiştir. Deney II'de elde edilen bulgular, NCL'deki nöronların uyarıcıların kodlanmasında ve ayırt edilmesinde rol oynadığını göstermiştir.

Son çalışmada ise, güvercinler görsel alanlara ilişkin olarak yapılan interoküler transfer ve NCL'in ilişkili olduğu bilinen tersini öğrenme görevlerinde test edilmiştir. Deney II'de yapılan uyarıcı ayırt etmesi sırasında hangi hemisfere görsel bilgi akışının

daha fazla olduğunu belirlemek için yapılan transfer görevinde, sol hemisfere daha fazla transfer olduğu gözlenmiştir. Tersini öğrenmede ise sol göze sunulan uyarıcılara ilişkin daha hızlı ayırt etme gerçekleştiği gözlenmiştir. Deney III'e ilişkin bulgular sağ hemisferin tersini öğrenmede rol oynayabileceğine işaret etmiştir.

Genel olarak bulgular NCL'in uyarıcı ayırt etme ve kategorilemedeki önemini göstermiş; ayrıca sağ ve sol NCL'in farklı işleme stratejilerini kullanmak üzere özelleştiklerine işaret etmiştir.

ABSTRACT

With the three experiments presented in the proposed thesis, the role of NCL (*nidopallium caudolaterale*) which is considered as the functional equivalent of PFC in birds, its lateralization, neuronal activity patterns and its interactions with the visual systems were investigated in stimulus discrimination and categorization context.

In the first study, the role of NCL and its interactions with the other structures that may be effective in categorization process which is a more complex type of stimulus discrimination were investigated. The pigeons were trained in a “go/nogo” task in order to discriminate the “human” category. The subjects were tested with the old and the new stimuli after their brain regions were blocked temporarily by the injections of TTX (*tetrodotoxin*) according to the blocking conditions. The results of the study suggested that the interaction between entopallium and NCL was needed in order to categorize the old and the new stimuli and hippocampus has an inhibitory effect on entopallium. Furthermore, findings pointed out that entopallium can be effective in the categorization of the old stimuli by using feedbacks from NCL during the training phase. Additionally, findings showed that right NCL uses memory-based categorization strategy while, left NCL uses prototype-based categorization strategy.

In experiment II, single-cell recording technique was used in a simple colour discrimination task. The responses of the left and right NCL neurons for the positive (CS+) and negative (CS-) stimuli were investigated. Findings showed that there were more responsive neurons for the stimuli in the right NCL. Some NCL neurons were found to be responsive for the US, the positive stimuli or the negative stimuli. A group of neurons could discriminate CS+ and CS-. The findings of Experiment II indicated that NCL neurons play an important role in stimulus coding and stimulus discrimination.

In the last experiment, the pigeons were tested in inter-ocular transfer task which is related with the visual system and in reversal learning task which is also known as a function of NCL. For the transfer task, it was found that more visual information is transferred from right to the left hemisphere. The reversal learning performance was

found to be better for stimuli presented to the left eye. The findings of Experiment III pointed out that the right hemisphere may play a role in reversal learning.

Overall findings indicated the importance of NCL in stimulus discrimination and categorization; furthermore the data showed that the right and the left NCL are specialized in different processing strategies.