

T.C.
MUĞLA ÜNİVERSİTESİ
SOSYAL BİLİMLER ENSTİTÜSÜ

PSİKOLOJİ ANABİLİM DALI

**JAPON BILDIRCİNİNİN (*COTURNIX JAPONICA*) GÖRSEL-UZAMSAL
LABİRENT PERFORMANSINDA HEMİSFERİK ÖZELLEŞME VE
PLASTİSİTENİN ETKİSİ**

YÜKSEK LİSANS TEZİ

EVİRİM GÜLBETEKİN

YRD. DOÇ. DR. HAKAN ÇETİNKAYA

AĞUSTOS, 2005

MUĞLA

T.C.
MUĞLA ÜNİVERSİTESİ
SOSYAL BİLİMLER ENSTİTÜSÜ

PSİKOLOJİ ANABİLİM DALI

**JAPON BILDIRCINININ (*COTURNIX JAPONICA*) GÖRSEL-UZAMSAL
LABİRENT PERFORMANSINDA HEMİSFERİK ÖZELLEŞME VE
PLASTİSİTENİN ETKİSİ**

EVİRİM GÜLBETEKİN

Sosyal Bilimler Enstitüsünde

“Yüksek Lisans”

Diploması Verilmesi İçin Kabul Edilen Tezdir

Tezin Enstitüye Verildiği Tarih :16/08/2005

Tezin Sözlü Savunma Tarihi :09/08/2005

Tez Danışmanı : Yrd. Doç. Dr. Hakan ÇETİNKAYA

Jüri Üyesi : Prof. Dr. Oya SOMER

Jüri Üyesi : Yrd. Doç. Dr. Sonia AMADO

Enstitü Müdürü : Prof. Dr. Nihal ÖREN

AĞUSTOS, 2005

MUĞLA

YEMİN

Yüksek Lisans tezi olarak sunduğum “Japon Bildircinin (*Coturnix Japonica*) Görsel-uzamsal Labirent Performansında Hemisferik Özelleşme ve Plastisitenin Etkisi” adlı çalışmanın, tarafımdan bilimsel ahlak ve geleneklere aykırı düşecek bir yardıma başvurulmaksızın yazıldığını ve yararlandığım eserlerin Kaynakça’da gösterilenlerden oluştuğunu, bunlara atıf yapılarak yararlanmış olduğumu belirtir ve bunu onurumla doğrularım.

15.08.2005

Evrin Gülbetekin

YÜKSEKÖĞRETİM KURULU DOKÜMANTASYON MERKEZİ
TEZ VERİ GİRİŞ FORMU

YAZARIN

Soyadı : Gülbetekin

Adı : Evrim

Kayıt No:

TEZİN ADI

Türkçe : Japon Bildircının (*Coturnix Japonica*) Görsel-uzamsal Labirent Performansında Hemisferik Özelleşme ve Plastisitenin Etkisi

Y. Dil : The Effects of Hemispheric Specialization and Plasticity on Visio-spatial Maze Performance of Japanese Quail (*Coturnix Japonica*)

TEZİN TÜRÜ:	Yüksek Lisans	Doktora	Sanatta Yeterlilik
	X	O	O

TEZİN KABUL EDİLDİĞİ

Üniversite : Muğla Üniversitesi

Fakülte : Fen-Edebiyat Fakültesi

Enstitü : Sosyal Bilimler Enstitüsü

Diğer Kuruluşlar :

Tarih : 09.08.2005

TEZ YAYINLANMIŞSA

Yayınlayan :

Basım Yeri :

Basım Tarihi :

ISBN :

TEZ YÖNETİCİSİNİN

Soyadı, Adı : Hakan ÇETİNKAYA

Ünvanı : Yrd. Doç. Dr.

TEZİN YAZILDIĞI DİL: Türkçe

TEZİN SAYFA SAYISI: 149

TEZİN KONUSU (KONULARI):

1. Japon bıldırcının görsel-uzamsal labirent performansında hemisferik özelleşmenin etkisi.
2. Japon bıldırcının görsel-uzamsal labirent performansında hemisferik plastisitenin etkisi.
3. Japon bıldırcının görsel-uzamsal labirent performansındaki hemisferik özelleşmenin cinsiyetlere göre değişkenlik gösterip göstermediğinin belirlenmesi.

TÜRKÇE ANAHTAR KELİMELER

1. Hemisferik özelleşme
2. Plastisite
3. Görsel-uzamsal beceriler
4. Japon bıldırcını (*Coturnix Japonica*)
5. Cinsiyetler arası farklılıklar
6. Labirent performansı

İNGİLİZCE ANAHTAR KELİMELER

1. Hemispheric specialization
2. Plasticity
3. Visuo-spatial abilities
4. Japanese quail (*Coturnix Japonica*)
5. Sex differences
6. Maze performance

- | | |
|---|---|
| 1. Tezimden fotokopi yapılmasına izin veriyorum | X |
| 2. Tezimden dipnot gösterilmek şartıyla bir bölümünün fotokopisi alınabilir | X |
| 3. Kaynak göstermek şartıyla tezimin tamamının fotokopisi alınabilir | X |

Yazarın İmzası:

Tarih: 15/08/2005

TEŞEKKÜR

Küçük yaşlardan beri doğadaki olayların nedenine ilişkin merakım ve bilime olan inancım, beni psikoloji gibi içinde hala pek çok bilinmeyi barındıran bir bilimdalında çalışmaya yönlendirdi. Psikoloji bilimindeki kısa ancak, verimli geçtiğini düşündüğüm sekiz yıllık serüvenimde bana bilgi, ilgi ve sevgileri ile destek olan tüm insanlara sonsuz şükranlarımı sunuyorum.

Öncelikle, tez çalışmalarımnda benden esirgemedikleri destekleri ve tezime bulundukları katkılarından dolayı Sayın Hocalarım Prof. Dr. Oya Somer'e ve Yrd. Doç. Dr. Sonia Amado'ya teşekkürü bir borç biliyorum.

Zor zamanlarda bir arada olmayı başarmış ve çalışmalarına çeşitli şekillerde katkıda bulunmuş olan sevgili laboratuvar ekibi üyeleri Burçe, Caner, Derya, Didem, Gülin, Gülşah, Mediha, Mehmet ve Özlem'e teşekkür ediyorum.

Ayrıca laboratuvarımızın akademik çekirgesi olan olgun ve sorumlu tavırlarıyla hepimizin güvenini kazanan sevgili arkadaşım Nevin Aydemir'e iyi ve kötü günlerde yanımda olduğu için teşekkür ediyor ve akademik hayatta kendisine başarılar diliyorum.

Bugüne gelmemde en büyük fedakarlığı gösteren, tüm hayatım boyunca benden desteklerini esirgemeyen Sevgili anneme, babama ve beni bu hayatta yalnız bırakmayan, akademisyen olmam konusunda beni yüreklendiren Sevgili ağabeyime ve ablama sonsuz teşekkürlerimi sunuyorum.

Sabahladığım gecelerde yanımda olduğu için, kendi hayatından fedakarlık ederek bu yolda ilerlememi desteklediği için biricik eşim Nurhat Gülbetekin'e minnettarlığımı sunmak istiyorum.

Akademik kader ortağım ve Sevgili dostum Seda Dural ile acı tatlı o kadar çok şeyi paylaştık ki...Dört yıl önce yeni kurulan bir bölümde göreve başladığımız günden bugüne Seda ile hem akademik bakımdan hem de dostluğumuz bakımından çok yol aldığımızı düşünüyorum. Bütün zorluklara ve engellemelere karşı hala ayakta kalıp mücadele etme ve asla doğru bildiğimizden ayrılmama konusundaki inatçılığımız, kaderimizi daha uzun yıllar birleştirecek gibi görünüyor. Bu dört yıllık süreçte, iyi bir kader ortağı olduğu için, bana gösterdiği yakınlık ve tüm yardımları

için, ayrıca tezimin istatistiksel analizlerinde ve formatlanmasında yaptığı önemli katkılar için kendisine derin teşekkürlerimi sunuyorum.

Ve...çok Değerli Hocam Yrd. Doç. Dr. Hakan Çetinkaya'ya tüm bilgilerini benimle paylaştığı için, kendi yaşamından fedakarlık ederek beni yetiştirdiği için, zor zamanlarda sorunları çözmemde bana yol gösterdiği için sonsuz teşekkürlerimi sunuyorum. Çalışmak istediğim konularda beni yüreklendirmesi, bana özgür ve yaratıcı düşünme olanağı vermesi, göz-izleme cihazı geliştirilmesi ve laboratuvar kurulması sorumluluklarını benimle paylaşması bakımından sıra dışı bir akademisyen olduğunu düşündüğüm Sevgili Hocam'a böyle olduğu için de ayrıca teşekkür ediyorum. Son olarak tez yazma sürecindeki sabırlı tavırları ve katkılarından dolayı kendisine şükranlarımı sunuyor ve hayatımın bir başka döneminde yine kendisi ile çalışma fırsatını yakalamayı umuyorum.

Evrin Gülbetekin

Özet

Sunulan araştırmada, işe koşulan üç deneyle, Japon bıldırcınında (*Coturnix coturnix japonica*) hemisferik özelleşme ve plastisite etkileri çalışılmıştır. Birinci deneyde yetişkin Japon bıldırcınında hemisferik başatlık, bitişinde karşı cinsiyetten bir bıldırcının yer aldığı bir labirent görevi ile test edilmiştir. Sağ-göz/sol-hemisfer grubu, sol-göz/sağ-hemisfer grubu ve kontrol grubu koşullarına seçkisiz olarak atanan bıldırcınlardan sol-göz/sağ-hemisfer grubu ve kontrol grubunda yer alanlar, sağ-göz/sol-hemisfer grubundaki kuşlara göre labirentin sonuna daha hızlı ulaşmıştır. Birinci deney bulguları, bıldırcınında bir sol-göz/sağ-hemisfer başatlığının varlığına işaret etmiştir. İkinci deneyde mevcut sol-göz/sağ-hemisfer özelleşmesinin erken yaşlarda manipüle edilebilirliğini test etmek üzere yumurtadan yeni çıkmış bıldırcınlar benzer şekilde üç gruba atanmıştır. Deneklerin gözleri yumurtadan çıktıktan sonraki 60 gün boyunca kapalı tutulmuş; kuşlar, yetişkin hale geldiklerinde birinci deneydeki labirent testine tabi tutulmuştur. Bulgular, hem sağ-göz/sol-hemisfer grubunun hem de sol-göz/sağ-hemisfer grubunun kontrol grubundan daha düşük bir performans gösterdiğini, iki yoksunluk grubu arasındaki farkın da anlamlı olmadığını ortaya koymuştur. Üçüncü deneyde ise, ikinci deneyde test edilen deneklerin yumurtadan çıktıklarından itibaren kapalı olan gözleri açılıp; açık tutulan gözleri kapatılmış; bu yolla gerçekleştirilen bir hemisferik manipülasyonun ardından denekler aynı görevde test edilmiştir. Hemisferik manipülasyona ilişkin bulgular, genel olarak sol-göz/sağ-hemisferin görsel-uzamsal labirent görevinde başat, sol hemisferin de daha plastik olduğuna işaret etmiştir.

Summary

With three experiments, hemispheric asymmetry and plasticity in Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*) were investigated. In the first experiment, the hemispheric dominance was tested either in a left- or right-turning maze which contained a conspecific of opposite sex in its endpoint. Birds were randomly assigned one of three conditions: right-eye/left-hemisphere, left-eye/right-hemisphere, and control conditions. The quail in the right-eye/left-hemisphere condition performed worst in the maze task. The findings of the Experiment I indicated a left-eye/right-hemisphere dominance in the visuo-spatial task. In Experiment II, changeability of left-eye/right-hemisphere specialization observed in the first experiment was investigated by closing quail chicks' one of the eyes right after hatching. The chicks were randomly assigned to one of three conditions as outlined in Experiment I, then one of their eyes were closed for the next 60 days. At the end of the 60-day period, they were tested in the visuo-spatial task. The findings showed that the hemispheric asymmetry observed in Experiment I was disappeared, though the performances of two experimental conditions were worse than the control. In the third experiment, eye-closing procedure was reversed by using the same birds as in Experiment II. After the manipulation they were tested in the same visuo-spatial task. Overall, it was found that the left-eye/right-hemisphere was dominant, yet the right-eye/left-hemisphere was more plastic in the visuo-spatial task.

İÇİNDEKİLER

İÇİNDEKİLER	i
TABLO LİSTESİ	iv
ŞEKİL LİSTESİ	vi
GENEL GİRİŞ	9
Hemisferik Asimetri	13
İnsanlarda Biyolojik ve Davranışsal Asimetrier	13
İnsan Olmayan Türlerde Biyolojik ve Davranışsal Asimetrier	20
Primatlar	20
Kemirgenler	23
Kuşlar	26
Kuşlarda Görsel Sistem ve İlgili Beyin Yapıları	31
Bıldırcınlarda Beyin Yapısı ve Görsel Sistem	34
Fonksiyonel Plastisite	38
Görsel-Uzamsal Beceriler	44
Uzamsal Bellek ve Uzamsal Belleğin Sinirsel Temelleri	49
Görsel-Uzamsal Becerilerde Cinsiyet Farklılıkları	54
Bıldırcında Cinsel Davranış Sistemi	61
DENEY İ'E GİRİŞ	64
YÖNTEM	66
Denekler	66

Araçlar.....	66
İşlem Yolu.....	70
Göz Kapatma İşlemi.....	70
BULGULAR.....	74
TARTIŞMA	85
DENEY II'YE GİRİŞ	87
YÖNTEM.....	88
Denekler.....	88
Araçlar.....	89
İşlem Yolu.....	89
Göz Kapatma İşlemi.....	89
BULGULAR.....	92
TARTIŞMA	102
DENEY III'E GİRİŞ.....	104
YÖNTEM.....	105
Denekler.....	105
Araçlar.....	105
İşlem Yolu.....	105
Göz Açma-Kapatma İşlemi.....	105
BULGULAR.....	107
TARTIŞMA	115

GENEL TARTIŞMA	117
KAYNAKLAR	129

TABLO LİSTESİ

Tablo 1:	Nöral ve Bilişsel Sistemlerde Plastisite Düzeyleri.....	38
Tablo 2:	Deney I’de Grup, Cinsiyet ve Labirent Türüne Göre Görsel-uzamsal Labirent Performansına İlişkin Varyans Analizi Sonuçları.	74
Tablo 3:	Deney I’de Grupların Gösterdiği Görsel-uzamsal Labirent Performansına İlişkin Ortalama ve Standart Sapma Değerleri.	77
Tablo 4:	Deney I’de Dişi ve Erkek Deneklerin Görsel-uzamsal Labirent Performansına İlişkin Ortalama ve Standart Sapma Değerleri.	78
Tablo 5:	Deney I’de Deneklerin Sola ve Sağa Dönüslü Labirent Performansına İlişkin Ortalama ve Standart Sapma Değerleri.....	79
Tablo 6:	Deney II’de Grup, Cinsiyet ve Labirent Türüne Göre Görsel-Uzamsal Labirent Performansına İlişkin Varyans Analizi Sonuçları.	93
Tablo 7:	Deney II’de Grupların Gösterdiği Görsel-uzamsal Labirent Performansına İlişkin Ortalama ve Standart Sapma Değerleri.	93
Tablo 8:	Deney II’de Dişi ve Erkek Deneklerin Görsel-uzamsal Labirent Performansına İlişkin Ortalama ve Standart Sapma Değerleri.	94
Tablo 9:	Deney II’de Deneklerin Sola ve Sağa Dönüslü Labirent Performansına İlişkin Ortalama ve Standart Sapma Değerleri.....	95
Tablo 10:	Deney I ve Deney II’den Elde Edilen Verilerin Grup, Cinsiyet ve Labirent Türüne Göre Görsel-uzamsal Labirent Performansına İlişkin Varyans Analizi Sonuçları.	98
Tablo 11:	Deney III’de Grup, Cinsiyet ve Labirent Türüne Göre Görsel-uzamsal Labirent Performansına İlişkin Varyans Analizi Sonuçları.	107

Tablo 12:	Deney III’de Grupların Gösterdiği Görsel-uzamsal Labirent Performansına İlişkin Ortalama ve Standart Sapma Değerleri.	108
Tablo 13:	Deney III’de Dişi ve Erkek Deneklerin Görsel-uzamsal Labirent Performansına İlişkin Ortalama ve Standart Sapma Değerleri.	110
Tablo 14:	Deney III’de Deneklerin Sola ve Sağa Dönüştü Labirent Performansına İlişkin Ortalama ve Standart Sapma Değerleri.....	111

ŞEKİL LİSTESİ

Şekil 1:	Kuşlarda iki görsel yolağa ilişkin şematik gösterim.	32
Şekil 2:	Bıldırcın beyninin ventral görünümü.	36
Şekil 3:	Bıldırcın beyninin dorsal görünümü.	37
Şekil 4:	Deneyisel düzenek olarak kullanılan sola dönüşlü labirent.	67
Şekil 5:	Deneyisel düzenek olarak kullanılan sola dönüşlü labirentin şematik gösterimi.....	68
Şekil 6:	Deneyisel düzenek olarak kullanılan sağa dönüşlü labirentin şematik gösterimi.....	69
Şekil 7:	Alışma denemelerinde kuşların gözlerine yapıştırılan velkro halka. ...	71
Şekil 8:	I., II. ve III. Deneylerde denemeler boyunca kullanılan konik göz kapaticısı.	71
Şekil 9:	Sol-göz/sağ-hemisfer grubunda yer alan bir denek.....	73
Şekil 10:	Sağ-göz/sol-hemisfer grubunda yer alan bir denek.....	73
Şekil 11:	Deney I’de sağ-göz/sol-hemisfer grubunda, sol-göz/sağ-hemisfer grubunda ve kontrol grubunda bulunan deneklerin üç deneme aşamasında gösterdikleri labirent performansları.	76
Şekil 12:	Deney I’de sağ-göz/sol-hemisfer grubunun, sol-göz/sağ-hemisfer grubunun ve kontrol grubunun labirentte harcadıkları süreler.....	77
Şekil 13:	Deney I’de dişi ve erkek deneklerin labirentin sonuna ulaşma süreleri.	78
Şekil 14:	Deney I’de deneklerin sağa dönüşlü ve sola dönüşlü labirentin sonuna ulaşma süreleri.	79

Şekil 15:	Deney I’de sağ-göz/sol-hemisfer, sol-göz/sağ-hemisfer ve kontrol grubundaki dişi ve erkek deneklerin labirentin sonuna ulaşma süreleri.	80
Şekil 16:	Deney I’de dişi ve erkek deneklerin sağa ve sola dönüşlü labirentin sonuna ulaşma süreleri.	81
Şekil 17:	Deney I’de sağ-göz/sol-hemisfer grubu, sol-göz/sağ-hemisfer grubu ve kontrol grubundaki dişi ve erkek deneklerin sağa dönüşlü labirentin sonuna ulaşma süreleri.	82
Şekil 18:	Deney I’de sağ-göz/sol-hemisfer grubu, sol-göz/sağ-hemisfer grubu ve kontrol grubundaki dişi ve erkek deneklerin sola dönüşlü labirentin sonuna ulaşma süreleri.	83
Şekil 19:	Deney I’de sağ-göz/sol-hemisfer grubundaki deneklerin sola ve sağa dönüşlü labirentin sonuna ulaşma süreleri.	84
Şekil 20:	Sol-göz/sağ-hemisfer grubuna atanan 2 günlük bildirgin yavrusu.....	91
Şekil 21:	Sağ-göz/sol-hemisfer grubuna atanan 2 günlük bildirgin yavrusu.....	91
Şekil 22:	Deney II’de sağ-göz/sol-hemisfer, sol-göz/sağ-hemisfer ve kontrol grubundaki deneklerin labirentin sonuna ulaşma süreleri.....	94
Şekil 23:	Deney II’de dişi ve erkek deneklerin labirentin sonuna ulaşma süreleri.	95
Şekil 24:	Deney II’de deneklerin sola dönüşlü ve sağa dönüşlü labirentin sonuna ulaşma süreleri.	96
Şekil 25:	Deney II’de sağ-göz/sol-hemisfer, sol-göz/sağ-hemisfer ve kontrol grubundaki dişi ve erkek deneklerin labirentin sonuna ulaşma süreleri.	97

Şekil 26:	Sağ-göz/sol-hemisfer, sol-göz/sağ-hemisfer ve kontrol grubundaki deneklerin Deney I ve Deney II’de gösterdikleri görsel-uzamsal labirent performansları.	99
Şekil 27:	Deney II’de sağ-göz/sol-hemisfer, sol-göz/sağ-hemisfer ve kontrol grubundaki dişi ve erkek deneklerin sağa dönüşlü labirentin sonuna ulaşma süreleri.	100
Şekil 28:	Deney II’de sağ-göz/sol-hemisfer, sol-göz/sağ-hemisfer ve kontrol grubundaki dişi ve erkek deneklerin sola dönüşlü labirentin sonuna ulaşma süreleri.	101
Şekil 29:	Deney III’de sağ-göz/sol-hemisfer, sol-göz/sağ-hemisfer ve kontrol grubundaki deneklerin labirentin sonuna ulaşma süreleri.....	109
Şekil 30:	Deney III’de dişi ve erkek deneklerin labirentin sonuna ulaşma süreleri.	110
Şekil 31:	Deney III’de deneklerin sola dönüşlü ve sağa dönüşlü labirentin sonuna ulaşma süreleri.	111
Şekil 32:	Deney III’de sağ-göz/sol-hemisfer, sol-göz/sağ-hemisfer ve kontrol grubundaki dişi ve erkek deneklerin labirentin sonuna ulaşma süreleri.	112
Şekil 33:	Üç deney boyunca sağ-göz/sol-hemisfer, sol-göz/sağ-hemisfer ve kontrol grubundaki deneklerin labirentin sonuna ulaşma süreleri.	113
Şekil 34:	Sağ-göz/sol-hemisfer grubunda ve sol-göz/sağ-hemisfer grubunda bulunan deneklerin labirentin sonuna ulaşma sürelerinde deneyler boyunca ortaya çıkan değişimler.	114

GENEL GİRİŞ

Hemisferik özelleşme ve sinirsel plastisite sinirbiliminde uzun süreden beri çalışılmakta olan ve merak uyandırmaya devam eden konuların arasında yer almaktadır. Birçok yönüyle, gizemini hala korumakta olan beyin, pek çok fizyolojik, bilişsel ve davranışsal işlevde, nöronlar, nöron grupları, beyin bölgeleri ve hemisferler düzeyinde özelleşmeler göstermektedir.

Sağ ve sol hemisfer de, üstlendikleri işlevler ve işleyiş mekanizmaları bakımından özelleşmeler göstermektedir. Örneğin, genel olarak sağ hemisfer, vücudun sol tarafındaki duyumları almakta ve hareketleri kontrol etmekteyken; sol hemisfer, vücudun sağ tarafına ilişkin olarak bir duyusal ve motor özelleşme göstermektedir. Sinirsel düzeydeki bu farklılıklar, davranışlara ve bilişlere de yansımaktadır.

Hemisferik özelleşme, beynin en genel özelleşme düzeyi olup, davranışsal olarak çalışılmaya en elverişli sinirsel görüngülerden birisidir. Hemisferik asimetri araştırmalarında, elektroensefalografi (Koek ve ark., 1999), fonksiyonel görüntüleme (Kong, Wong ve Yuen, 2000) gibi yöntemlere ek olarak, göz hareketlerinin kaydedilmesi (Gülbetekin ve Çetinkaya 2004) ve görsel yarı-alan teknikleri (Hellige, Jonsson, Corwin, 1984) gibi davranışsal yöntemler de kullanılabilir. Ayrıca hayvanlarda, ablasyon (Boire, Théoret ve Ptito, 2001), lezyon (Whishaw, 2004), elektriksel kayıt (Kalt, Diekamp ve Güntürkün, 1999) ve incelenmekte olan beyin hemisferinin veya vücut bölümünün tek taraflı bloklanması (Deng ve Rogers, 2002; Prior, Diekamp, Güntürkün ve Manns, 2004) yoluyla hemisferik özelleşme çalışmaları yürütülebilmektedir. Araştırmacılar, bu yöntemleri kullanarak, bir davranışta veya beceride hangi hemisferin başat rol oynadığını belirleyebilmektedir.

Bazı görevlerde hemisferik başatlık gözlenmekle birlikte, hemisferler birbirlerinden tamamen bağımsız bir şekilde çalışmamaktadır. Çoğu zaman, belirli bir görevde –başat olsun ya da olmasın- bir beyin bölgesinin işlevde bulunmasına diğer hemisfer de katkıda bulunmaktadır. İki beyin yarıküresi arasında yer alan yoğun sinirsel bağlantılar sayesinde de bir yarıkürenin işlemlerinden öteki yarıküre “bilgi sahibi” olmaktadır. Söz konusu işleyişteki birliktelik sadece iki yarıkürenin birbirinden haberdar olması ile sınırlı değildir. Bir çok durumda, bir hemisferin

işlevde bulunması herhangi bir nedenle olanaksız hale geldiğinde, diğer hemisfer işlevde bulunamayan beyin alanı ya da alanlarının işlevlerini üstlenebilmektedir. Örneğin, araştırmalar (Kong, Wong ve Yuen, 2000) bir hemisferin belirli bir bölgesinde oluşan hasar sonucunda, diğer hemisferin ilgili bölgesinde ortaya çıkan değişmelere dikkat çekmektedir. Sinir sisteminde beynin bir bölgesinde meydana gelen nöron kaybı ya da hasarı, beynin diğer bölgelerindeki nöronlar tarafından telafi edilebilmektedir. Hemisferler bakımından değerlendirilecek olursa, bir hemisferde ortaya çıkan nöron kaybı ve onu izleyen davranışsal ve bilişsel eksiklikler, diğer hemisferde meydana gelen nöronlar arası değişmeler yoluyla kısmi olarak ya da tamamen ortadan kaldırılabilir. Bu yönüyle, beyin, koordineli çalışan iki özgün parçaya ayrılmış bütün bir yapıdır.

Bilgisayar benzeşimi beynin neden iki yarıdan oluştuğuna ilişkin iyi bir açıklama sunmaktadır. Bilgisayarın formatlanma sırasında iki ayrı diske bölündüğünü düşünelim. Bilgilerin bir kısmı bir diskte depolanırken; başka bir takım bilgiler de diğer diskte depolanacaktır. Bir virüsün bilgisayarın disklerinden birini etkilediğini varsayalım. Formatlanma sırasında yapılan böyle bir özelleşme, diğer diskin zarar görmesini engelleyecektir. Sonuç olarak, zarar gören diskteki hasar tamamen kaldırılamasa bile, diğer diskteki bilgiler hala sağlam olacaktır ve bilgisayar, diğer disk üzerinden çalışmaya devam edecektir. Benzer şekilde, iki hemisfere bölünmüş olan beyin, yedekleme yöntemiyle herhangi bir hasar durumunda kendisine gelecek olan zararı azaltmaktadır. Buna karşın, beyin tek bir parçadan oluşsaydı, hem, hasarın telafisi mümkün olmayacak; hem de, hasarın beynin büyük bir bölümüne yayılma olasılığı artacaktı. Böylece, hasar görmeyen hemisferde ortaya çıkan gelişmeler, organizmanın yaşamını sürdürmesinde veya ilgili işlevleri yerine getirmesinde etkili olabilmektedir.

Benzer bir biçimde, beynin hasar görmesi sonucunda plastisite, bir telafi mekanizması olarak devreye girmektedir. Öte yandan, sinir sisteminin bir özelliği olarak, hemisferlerden birinde ortaya çıkan nöron kaybı, yeni nöronların oluşturulması yoluyla telafi edilememektedir. Çünkü, nöronlar, diğer vücut hücrelerinden farklı olarak, hasara uğradıktan sonra kendilerini yeniden yapılandırma işlevine sahip değildir. Ayrıca, belirli bir dönemden sonra, organizmaların yeni nöron üretme becerisi sona ermektedir. Bu nedenle plastisite, sinir sisteminin adaptif bir

özelliği olarak ortaya çıkmaktadır. Hasar görmeyen hemisferde bulunan nöronlar, yeni dendritik ve aksonik yapılar oluşturmak ve daha fazla nöron ile sinaps yapmak yoluyla hasar görmüş olan nöronların eksikliğini giderebilmektedir. Sinir sisteminin plastisitesi, organizmaların evrimsel süreç boyunca çevresel değişmelere karşı geliştirmiş olduğu bir adaptasyon olarak değerlendirilebilir.

Bu bakımdan hemisferik özelleşme ve nöral plastisitenin genel olarak organizmaların yaşam-kalımına katkıda bulunduğu düşünülebilir. Organizmaların yaşam-kalımında böylesi bir role sahip olan hemisferik özelleşme ve plastisite gibi iki mekanizmanın araştırılması, hem temel bilimlere sağlayacağı katkı açısından, hem de uygulamaya yönelik olarak sağlayacağı bilgiler bakımından son derece önemlidir. Çalışılan organizmanın ekolojik özelliklerinin bir işlevi olarak geliştiği düşünülen asimetri ve plastisite örüntülerinin ortaya konması yoluyla beynin yapısal evrimine de bir ışık tutulabilmektedir. Dolayısıyla bu mekanizmaların farklı türlerde çalışılmasının gerekliliği açıktır.

Görsel-uzamsal görevlerde hemisferik özelleşme ve plastisite süreçleri güvercin, saka ve tavuk gibi kuş türlerinde çalışılmış olmakla birlikte, sunulan araştırmada incelenen ve görelî olarak oldukça iri görsel beyin yapılarına sahip bir kuş türü olan Japon bıldırcınının (*Coturnix coturnix japonica*) davranışsal ve hemisferik görsel-uzamsal yapılanması hakkında yeterli bilgi bulunmamaktadır. Öte yandan, Japon bıldırcını, genel olarak kuş türlerinde hemisferik asimetrilerin çalışılmasını avantajlı hale getiren yapısal olarak özelleşmiş görsel loblara sahip olması ve bu loblar arasında son derece sınırlı bir bilgi alışverişinin yer alması gibi özellikleri bünyesinde barındırmaktadır. Ek olarak, sinirsel mekanizmalarının bir çok kuş türüyle kıyaslandığında daha az karmaşık olması (Fitzgerald, 1969), bıldırcını beynin sinirsel mekanizmalarını çalışmak için daha uygun bir tür haline getirmektedir.

Hemisferik asimetri ve plastisitenin incelenmesinde Japon bıldırcınına daha ayrıcalıklı bir konuma getiren önemli bir diğer özellik de, Japon bıldırcınının uçuş becerisine sahip bir yer kuşu olmasıdır. Literatürde uçan kuşlar ile veya yer kuşları ile yapılan çalışmalar, görsel-uzamsal görevlerde hemisferik asimetri ve plastisiteye ilişkin bir “tam resmin” ortaya konmasını güçleştirmektedir. Ayrıca, görsel-uzamsal

çalıřmalarda genellikle bir ayırt etme görevi üzerine odaklanılmaktadır. Söz konusu çalıřmalar, görsel uzamsal görevin sadece kategorileme ya da nesne özellikleri bileşenine ilişkin bilgi sağlamaktadır. Ancak bu gibi görevler yersel özellikler bileşenini içermemektedir. Bu bakımdan, uęma becerisine sahip bir yer kuşu olarak Japon bildirıcınında, görsel-uzamsal göreve ilişkin hemisferik özelleşme ve plastisitenin çalıřılması oldukça önemli görünmektedir.

Literatürde, hemisferik asimetrinin çalıřılan türün aktive edilen davranıř sisteminin bir işlevi olarak farklılık gösterebileceğine ilişkin bulgular (Rogers, Zappia ve Bullock, 1985) yer almakla beraber, bu konuda bir sonuca varmaya yetecek bilgi birikimi henüz sağlanmamıř görünmektedir. Bunun altında yatan temel nedenin, genellikle arařtırmacıların beslenme davranıř sistemi (*feeding behavior system*) içerisinde daha kolaylıkla çalıřabilecekleri türlere ilişkin tercihlerinin olduęu düşünölmektedir. Uygun ısı, ıřık ve nem kořulları sağlandığında sürekli olarak üretken kalması ve gün boyunca çok sayıda cinsel tepkide bulunabilmesi bakımından Japon bildirıcını özellikle cinsel davranıř sistemi (*sexual behavior system*) içerisinde öęrenme ile ilgili sinirsel ve hormonal mekanizmaların yoğun olarak çalıřıldıęı bir türdür (Adkins-Regan ve Watson, 1990; Domjan, 1998; 2003; 2005). Cinsel davranıř sistemi, eři arama, eři yaklařma ve birleşme davranıřlarından oluşmaktadır. Özellikle eři arama ve eři yaklařma tepkileri çalıřmada ele alınan görsel-uzamsal becerilerin çalıřılması için uygun bir zemin hazırlamaktadır. Bu bakımdan, sunulan çalıřmada, literatüre katkısı açısından içerdiei önem de gözetilerek, hemisferik asimetri ve plastisite, cinsel davranıř sistemi içerisinde ele alınmıřtır.

Özetle, sunulan çalıřmada, uçabilen bir yer kuşunun seçilmiş olması, seçilen türün beslenme davranıř sistemi dışında bir sistem (cinsel davranıř sistemi) içerisinde çalıřılmaya elverişli olması ve görsel-uzamsal görev olarak da labirentin kullanılmış olması, çalıřmanın önemini destekleyen unsurlar olarak düşünölebilir.

Sunulan tezde Japon bildirıcının görsel-uzamsal bir görevde hemisferik özelleşme gösterip göstermedięi ve yaşamın erken dönemlerinden itibaren, belirli bir hemisfere görsel bilgi akışının engellenmesi durumunda hemisferlerde plastisite ortaya çıkıp çıkmadıęı cinsel davranıř sistemi çerçevesinde incelenmektedir. Ayrıca

sunulan araştırma ile hemisferik özelleşme ve plastisite örüntülerinde cinsiyetler arasındaki olası farklılıkların araştırılması da amaçlanmıştır¹.

Bir sonraki bölümde çalışmanın amacı ile paralel olarak, hemisferik asimetri, kuşların görsel sistemi ve beyin yapısı, fonksiyonel plastisite, görsel-uzamsal beceriler, cinsiyet farklılıkları ve bıldırcında cinsel davranış sistemine ilişkin tartışmalar yer almaktadır.

Hemisferik Asimetri

Beyin kabuğu, anatomik bakımdan sağ ve sol olmak üzere iki hemisferden meydana gelmektedir. Beyin hemisferleri, görünüm bakımından oldukça simetrik olmasına rağmen, bilgi işleme tarzları ve bilgi işleme eğilimleri bakımından oldukça farklıdır (Hellige, 2001). Bu farklılık “hemisferik asimetri” kavramının doğmasına neden olmuştur. İnsanlarda olduğu gibi primatlar, kemirgenler, kuşlar ve bazı balıklar gibi pek çok hayvan türünde de davranışsal ve biyolojik asimetrliler mevcuttur. Bu türlerde ortak olarak gözlenen asimetrliler olmakla birlikte bazı farklılıklar da söz konusudur.

İnsanlarda Biyolojik ve Davranışsal Asimetrliler

İnsanlarda varlığı gösterilen asimetrliler genellikle ayırık-beyin (*split-brain*) hastalarıyla yapılan çalışmalara, tek-taraflı beyin hasarına maruz kalan hastalardan elde edilen verilere, nörolojik bakımdan normal olan kişilerdeki algısal ve tepkisel asimetrlilere ve bölgesel beyin aktivitesi ölçümlerine dayanmaktadır. Bu çalışmalardan elde edilen veriler bazı görevlerde sağ hemisferin, bazı görevlerde ise sol hemisferin daha etkin rol oynadığını ortaya koymaktadır.

Dile ilişkin olarak keşfedilen hemisferik özelleşme bilişsel nörobilimde hemisferik asimetrlilere ilişkin en güçlü bulgulardan birisidir (Josse ve Tzourio-

¹Sunulan çalışmada deney hayvanları üzerinde yapılan işlemler Adnan Menderes Üniversitesi Etik Kurulu tarafından onaylanmıştır (Karar tarihi: 25.02.2005, Karar No: B.30.2.ADÜ.0.06.00.00/124-HEK/2005/006).

Mazoyer, 2004). Dilin kullanımında sol hemisfer başatlığı olduğuna dair ilk bulgular, Broca'nın 1861'de afazi hastalarında sağ hemisferden ziyade sol hemisfer hasarı olduğuna ilişkin gözlemlerinden gelmektedir (Kandel, Schwartz ve Jessell, 1995). Bugün, frontal lobta ağız ve çene hareketlerinin kontrolünden sorumlu olan motor bölgenin hemen yan tarafında yer alan Broca alanı olarak bilinen bölgenin, konuşmanın üretilmesi ile ilişkili olduğu bilinmektedir. Wernicke ise, 1876'da dilin anlaşılmasında problemlerin yaşandığı yeni bir afazi türü olduğunu keşfetmiştir (Kandel, Schwartz ve Jessell, 1995). Bu keşif ile birlikte beyinde Broca alanından farklı olarak dilin anlaşılması ile ilişkili olan ayrı bir bölgenin varlığı ortaya konulmuştur. *Temporal* lobun *parietal* ve *occipital* loba bağlandığı yer olan *posterior* kısmında meydana gelen hasarlar, Wernicke afazisi olarak adlandırılan rahatsızlığı ortaya çıkarmaktadır. Ancak, bu hasarlar özellikle beynin sol tarafında meydana geldiğinde etkili olmaktadır. Günümüzde fizyolojik ve davranışsal çalışmalar ile dilin çeşitli özelliklerinin beyindeki organizasyonun çok daha karmaşık olduğu; buna karşın genel olarak sol hemisferin dile ilişkin görevlerde daha başat olduğu ortaya konmaktadır. Örneğin, Bellugi, Poizner ve Klima'ya (1983) ait bir çalışma, doğuştan itibaren sağır olan ve işaret diliyle konuşan deneklerdeki sol hemisfer hasarının işaret dilini anlamayı ve kullanmayı zorlaştırdığını göstermiştir. Son dönemlerde yapılan bir çalışmada da (Deason ve Marsolek, 2005) kelime tanımada bir sol hemisfer avantajı olduğu gösterilmiştir.

İnsanda hemisferik özelleşmeye ilişkin çalışmalar dil ile ilgili olarak ortaya konan hemisferik asimetritlerle sınırlı değildir. Örneğin, yüz tanımaya ilişkin olarak yapılan hemisferik özelleşme çalışmaları (Levine, Banich ve Koch-Weser, 1988; Perrett, Mistlin, Chitty, Smith, Potter ve ark., 1988; Rhodes, 1993) deneklerin sol görsel yarı-alanına sunulan yüzlerin daha iyi ve hızlı tanındığına; dolayısıyla yüz tanımada sağ hemisfere ilişkin bir yanlılığın olduğuna işaret etmektedir. Ayrıca yüzdeki duygusal ifadelerin okunmasına ilişkin olarak da sağ hemisfer başatlığının olduğuna dair çalışmalar mevcuttur (Wirsén, af Klinteberg, Levander ve Schalling, 1990; Zaidel, Chen ve German, 1995). Bu çalışmalarla bağlantılı olarak yüzdeki bazı duygusal ifadelerin oluşturulmasında etkin olan beyin bölgelerinde asimetritlerin olduğu belirtilmiştir. Örneğin, yüzde duygusal ifadelerin ortaya çıktığı sırada beyinden alınan elektriksel aktivite örüntülerinin incelendiği bir çalışmada

(Davidson, Ekman, Saron, Senulis ve Friesen, 1990), iğrenme duygusu, *anterior temporal* bölgelerin sağ tarafı ile ilişkili bulunurken; mutluluk duygusu, bu bölgenin sol tarafı ile ilişkili bulunmuştur.

Hemisferik asimetrinin duyguların işlenmesindeki önemi, insanlarda ön beyin bölgelerinde temel nörotransmitter sistemlerin dağılımındaki asimetrielerin varlığının gösterilmesi ile ortaya konmuştur (Koek ve ark., 1999). İnsanlarda duyguların işlenmesinde genel bir sağ hemisfer başatlığı olduğu yönünde hipotezler (Silberman ve Weitgartner, 1986) üretilmektedir. Buna karşın, sol hemisferin pozitif duyguların işlenmesinde, sağ hemisferin ise negatif duyguların işlenmesinde başat rol oynadığına ilişkin bulgular (Heilman, 1997) da mevcuttur.

Dolayısıyla, hemisferik asimetri, klinik vakalarla ilişkili olarak da değerlendirilmektedir. Örneğin, Koek ve arkadaşları sol hemisferinde lezyon olan hastaların depresif veya negatif olarak değerlendirilen diğer duygu durumlarını gösterdiğini; buna karşın, sağ hemisferinde lezyon olan hastaların, öforik veya pozitif olarak değerlendirilen diğer duygusal durumları gösterdiklerini ifade etmektedir.

Şizofreni vakalarında da genelden farklı bir hemisferik özelleşme örüntüsü gözlenmektedir. Genellikle işitsel varsanılar (*hallucination*) yaşayan şizofreni hastaları ayırık dinleme görevlerinde başarısız olmaktadır. Løberg, Hugdahl ve Green'in (1999) yürüttüğü bir çalışmada şizofrenik hastalar ve herhangi bir psikopatolojiye sahip olmayan denek grupları sözel materyalin ayırık dinleme görevinde sunulduğu bir deneysel düzenekte test edilmiştir. Bu görevde normal denekler beklendiği gibi sağ kulağa, dolayısıyla sol hemisfere ilişkin bir yanlılık gösterirken, şizofrenik hastalarda herhangi bir yanlılık gözlenmemiştir. Ayrıca şizofrenik denekler, dikkatini sağ veya sol kulağa yönlendirmekte zorluk yaşamışlardır. Zaidel (1999) şizofrenik ve normal insanlarla post-mortem olarak yaptığı bir çalışmada hipokampal alanlarda bulunan sinir gövdelerinin boyutunu, şeklini, yönelimini ve örüntülerini karşılaştırmıştır. Çalışma sonuçları normal insanların sinir gövdesi örüntüleri ile karşılaştırıldığında, şizofreniklerdeki hipokampal örüntülerin daha simetrik olduğunu ortaya koymuştur. Yanallaşmada normallerle şizofrenikler arasında gözlenen söz konusu farklılık, şizofrenideki bellek

ile ilgili olarak ortaya çıkan problemlere getirilebilecek bir açıklama olarak değerlendirilmektedir.

İnsanlarda hemisferik özelleşmenin olduğu alanlardan birisi de sunulan tez kapsamında ele alınan görsel-uzamsal becerilerdir. Pek çok görsel-uzamsal beceride temel olarak bir sağ hemisfer başatlığının olduğu öne sürülmektedir. Ancak sonraki yaklaşımlar görsel-uzamsal işlemin türüne göre bir hemisferik özelleşmenin olduğunu ortaya koymaktadır. Kosslyn, Chabris, Marsolek ve Koenig'in (1992) geliştirdiği "yüksek düzeyli görsel sistem" (*high level visual system*) modelinde uzamsal ilişkileri tanımlamak üzere özelleşmiş iki alt sistem önerilmiştir. Buna göre her bir hemisfer bu alt sistemlerden birisinde uzmanlaşmıştır. Genel olarak, model, nesne özelliklerinin (şekil gibi) ve uzamsal özelliklerin (yer gibi) sinirsel olarak farklı alt sistemlerde işlendiğini öne sürmektedir. Özelde ise, nesne özelliklerinin *occipital* lobtan, *inferior temporal* loba doğru uzanan *ventral* sistem tarafından; uzamsal özelliklerin ise, *occipital* lobtan *parietal* loba doğru uzanan *dorsal* sistem tarafından işlendiğini iddia etmektedir. Buna göre, beyin iki farklı türde uzamsal ilişki temsili işlemektedir. Birinci tür temsil, bir nesnenin belirli bir kategoriye dahil olup olmadığını içeren temsildir. İkinci tür temsil ise, koordinat sistemi kullanılarak nesneler arasındaki mesafelerin etkin bir şekilde hesaplandığı, nesnenin yerine ilişkin bilgiyi içeren temsildir. Kosslyn ve arkadaşlarına (1992) göre sol hemisfer, kategorileme alt-sisteminin kullanımında, sağ hemisfer ise, koordinat işleme alt-sisteminde daha aktiftir.

Goodale ve Milner (1992) benzer şekilde, farklı uzamsal özellikleri işlemekten sorumlu olduğunu düşündükleri iki sistemin varlığını öne sürmüştür. Buna göre, insanlarda anatomik ve işlevsel olarak farklı olan, obje tanımada kullanılan görsel-algısal (*visuoperceptual*) ventral sistem ve hareketleri yönlendirmekten sorumlu olan görsel-motor (*visuo-motor*) dorsal sistem yer almaktadır. Bir grup araştırmacı (Radoeva, Cohen, Corballis, Lukovits ve Koleva, 2005) bu iki sistemin kullanıldığı farklı iki görevde, sağ hemisferinde veya sol hemisferinde hasar olan ve hasarsız denekleri test etmiştir. Araştırmacılar bunun için Mueller-Lyer illüzyonunun üç boyutlu versiyonunu kullanmışlar ve denekleri illüzyon objesini tutmalarını gerektiren (görsel-motor görev) ve illüzyon objesinin boyutunu parmakları ile göstererek tahmin etmelerini gerektiren (görsel-algısal görev) iki görevde test

etmişlerdir. Söz konusu görevlerde illüzyon objesi iki görsel yarı-alana sunulmuştur. Herhangi bir beyin hasarı olmayan denekler boyutu tahmin etmede daha fazla illüzyon yaşamışlardır. Sağ hemisferinde lezyon olan hastaların boyutu tahmin etme ve tutma görevindeki performansları arasında büyük bir fark gözlenirken, sol hemisferi hasarlı olan hastalar, iki görev türünde farklı bir performans göstermemiştir. Bu sonuçlar görsel-algisal ve görsel-motor yolların sol hemisferde, sağ hemisferden daha çok ayrıştığına işaret etmektedir.

Buna ek olarak araştırmalar, nesnelerin uzamdaki büyüklüklerinin belirlenmesinde dikkat yöneliminin önemli olduğuna işaret etmektedir. Sol hemisfer tarafından yapılan görsel-bilişsel aktivitelerin büyük bir çoğunluğu bedene yakın bir şekilde yerine getirilmektedir; buna karşın, sağ hemisfer tarafından yönlendirilen görsel-bilişsel aktivitelerin büyük bir çoğunluğu ise, bedenin dışında yapılmaktadır. Örneğin yazı yazmak, kitap okumak gibi aktivitelerde genel bir sol hemisfer başatlığı, belirli bir bölgede yön bulmak gibi daha uzak mesafelere ilişkin görevlerde ise genel bir sağ hemisfer başatlığı söz konusudur. Bu nedenle sol hemisferin, dikkati kendi bedenine doğru yönlendirme eğilimi ve sağ hemisferin de dikkati bedenin dışına yönlendirme eğilimi taşıdığı düşünülmektedir. Örneğin, Heilman, Chatterjee ve Doty (1995), katılımcılardan *sagittal* düzlemde sol ya da sağ görsel yarı-alanda sunulan yatay çizgilerin boyutlarını karşılaştırmalarını istemiştir. Katılımcılar sol tarafa baktıklarında, sağ tarafa baktıkları duruma göre, çizgileri daha kısa algılamıştır. Deneyde eşit uzunlukta olan çizgiler, sağ hemisfer tarafından daha kısa algılanmıştır. Bir görsel alanda uzakta olan nesnelerin daha küçük algılandığı göz önünde bulundurulduğunda, uzakta olan nesnelere ilişkin değerlendirmelerde sağ hemisferin özelleşme gösterdiği çıkarılabilir. Bu durum araştırmacılar tarafından dikkatin sağ hemisfer tarafından kişisel alan dışındaki alana ve sol hemisfer tarafından da kişisel alana yönlendirdiği şeklinde yorumlanmaktadır. Ayrıca, Gainotti (1996) uzamsal dikkatin otomatik olarak yönlendirilmesinde sağ hemisferin aktif rol oynadığını; istemli olarak yönlendirilmesinde ise sol hemisferin etkin rol oynadığını öne sürmektedir.

Uzamsal dikkat, uzamsal görevlerin başlangıcında önemli rol oynarken, uzamsal bellek de görevin yerine getirilmesinde ve sürdürülmesinde önemli rol oynamaktadır. Uzamsal bellek, çevremizdeki objelerin duruşlarını hatırlamamızı, bir

rotayı öğrenmemizi veya belirli bir yolu takip etmemizi sağlayan uzamsal yapıya ait bilgilerin kodlanmasını, depolanmasını ve geri getirilmesini içermektedir (De Renzi, Falioni ve Previdi, 1977). Araştırmalar, uzamsal belleğe ilişkin hemisferik özelleşmeler olduğuna işaret etmektedir. Örneğin, Kosslyn'e (1987) göre, sağ hemisfer metrik uzamsal bilgiyi işlemekte, sol hemisfer ise, görelî uzamsal ilişkileri işlemekte başat rol oynamaktadır. Ek olarak, Smith ve Milner'in (1989) yaptıkları çalışma, sağ temporal lobunda hasar olan hastaların, nesnelerin yerine ilişkin belleklerinde bozulma olduğunu ortaya koymuştur. Bu durum, nesnelerin yerine ve mesafelerine ilişkin bilgileri işlemede bir sağ hemisfer başatlığı olduğuna işaret etmektedir.

Kessels, Kappelle, de Haan ve Postma (2002), nesne yeri belleği, labirent öğrenme ve uzamsal mesafe gibi uzamsal belleğin farklı bileşenlerinin, tek taraflı ve çift taraflı beyin hasarı sonucunda nasıl etkilendiğini araştırmıştır. Sağ hemisfer hasarı olan hastaların pozisyonel belleğinde bozulma gözlenirken, sol hemisfer hasarı olan hastalar nesnelerin yerine ilişkin bellekte bir bozulma göstermiştir. Bununla birlikte çift taraflı ve sağ hemisfer lezyonlu hastalar labirent öğrenmede problemle karşılaşmıştır. Bulgular birlikte değerlendirildiğinde, sağ hemisferin nesnelerin duruşuna ilişkin olarak, sol hemisferin ise nesnelerin yerine ilişkin olarak bir özelleşme gösterdiği ortaya konmuştur. Ayrıca labirent öğrenme gibi bir uzamsal görevde sağ hemisferin aktif rol oynadığı bulunmuştur.

Lezyon çalışmalarından elde edilen bulgulara paralel olarak, davranışsal araştırmalar da (Marsolek, 1995; Marsolek, Squire, Kosslyn ve Lulenski, 1994; Metcalfe, Funnel ve Gazzaniga, 1995), sağ hemisferin görsel nesneleri hatırlama görevinde daha hızlı olduğunu ve bu nesneleri daha doğru olarak hatırlayabildiğini göstermiştir. Bununla birlikte çalışmalar, sol hemisferin bir görsel kavramın prototipik örnekleri hakkında daha hızlı karar verdiğini göstermiştir. Örneğin, bir çalışmada (Clancy ve Hoyer, 1993) medikal teknoloji uzmanları ve bu konuda uzman olmayan kontrol denekleri, hedef-model eşleme görevi olarak adlandırılan uzamsal bir görevde test edilmiştir. Bu görevde, uzmanlara genellikle tıbbi laboratuvar tanımlarında karşılaşılan örnekler sunulmuştur. Önce figür, görsel alanın, merkezinde sunulmuş; sonra bu figürün kopyası veya bozulmuş bir kopyası sağ veya sol görsel-alanda sunulmuştur. Görevin zorluk derecesi figürler üzerindeki ince

ayrıntılarının değişimlenmesi yoluyla arttırılmıştır. Uzmanlar, bu görevde kontrol grubuna göre daha çok sağ görsel-alan avantajı göstermiştir. Söz konusu görsel işlemdeki sol hemisfer başatlığı, bu alana özgü deneyimin gelişmesi ile bağlantılı olarak açıklanmaktadır. Ayrıca deneyde yer alan görsel-uzamsal görevin, bir çeşit kategorileme görevi olması uzmanlardaki sol hemisfer başatlığını açıklayabilir. Bu sonuçlar, Kosslyn ve arkadaşlarının (1992) kategorileme görevinde sol hemisferin başat rol oynadığına ilişkin olarak yaptığı modelleme ile paralellik göstermektedir.

Görsel görevlerdeki uzmanlaşma, Kosslyn ve arkadaşlarının belirttiği gibi görevin türüne göre değişmekle birlikte, görsel-uzamsal performans da, deneklerin el kullanma durumuna göre değişiklik göstermektedir. Marzi, Grabowska, Tressoldi ve Bisiacchi (1988), sağ ve sol elini kullanan denekleri görsel-yarı alan tekniğini kullanarak bir sözel ve görsel-uzamsal görevde test etmiştir. Sağ elini kullanan denekler, özellikle erkekler, görsel-uzamsal görevlerde anlamlı bir sağ hemisfer başatlığı gösterirken; sol elini kullanan denekler, anlamlı bir sol hemisfer başatlığı göstermiştir. Bu bulgular, hemisferlerden birisinin el kullanımında, diğerinin ise, görsel-uzamsal görevlerde başat rol oynadığını göstermektedir. Böylece, yeri tespit edilen bir nesneyi tutma gibi elin kullanımını da gerektiren görsel-uzamsal bir görev iki hemisferin uzmanlaştığı alanlarda eşzamanlı olarak çalışması yoluyla daha kısa sürede kolaylıkla gerçekleştirilebilmektedir.

Bu görüşü destekleyen bir çalışma da Haaland ve Harrington'ın (1996) yaptığı fonksiyonel görüntüleme çalışmasından gelmektedir. Çalışma, bilişsel-motor görevlerde iki kolun kontrolünde de sol hemisferin uzmanlaştığına işaret etmektedir. Araştırma bulguları, sol kolun veya sağ kolun hareketinin, sol hemisferdeki motor korteksi aktif hale getirdiğini; buna karşın, sağ hemisferin motor korteksinde bir aktivasyon meydana getirmediğini göstermiştir.

Bu gibi çalışmalarda hemisferik yanlılığın araştırılması için, el veya kol kullanımı temel alınmıştır. Bir grup araştırmacı (Bracha, Seitz, Otemaa ve Glick, 1987) ise, hemisferik yanlılığı belirlemek için insanların günlük hayatta hangi yöne doğru daha fazla yöneldiğini araştırmıştır. Araştırmacılar, insanların günlük yönelimsel hareketlerini, geliştirdikleri elektronik bir araç aracılığıyla gözlemişlerdir. Ne tür bir bilginin toplandığından habersiz olacak şekilde deneklerin kaç defa sağa

ve sola döndükleri ölçülmüştür. El, ayak ve göz kullanımında sol hemisfer başatlığı gösteren erkekler, soldan çok, sağa dönmüşlerdir; buna karşın sol hemisferi başat olan kadınlar sağdan çok sola dönmeyi tercih etmişlerdir.

Görsel-uzamsal beceriler başlığı altında değerlendirilen becerilerden birisi de zihinsel döndürmedir. Zihinsel döndürme, daha alt-düzey kortikal sistemlerden alınan hareket, derinlik, renk ve doku gibi diğer özelliklerin bir algısını içeren üst-düzey bir işlem olarak tanımlanmaktadır (Corballis, 1997). Zihinsel döndürme becerisinde sağ hemisfer başatlığı olduğuna ilişkin pek çok kanıt mevcuttur. Örneğin, Ditunno ve Mann (1990), sağ *parietal* lobu hasarlı olan deneklerin kontrol ve sol *parietal* lobu hasarlı olan deneklere göre, iki boyutlu bir uyarıcı ile yapılan zihinsel döndürme testinde daha başarısız olduğunu bulmuştur. Ayrıca araştırmacılar, bu görevi yapan normal deneklerde de sol görsel alan yani sağ hemisfer avantajı gözlemiştir. Corballis ve Sergent (1988) *corpus callosum* 'u alınmış olan bir hastanın sağ görsel yarı-alanına alfabe ve sayı karakterleri sunduklarında, hastanın karakterleri zihinsel olarak döndüremediğini; buna karşın sol yarı-alana sunulan karakterleri döndürebildiğini gözlemişlerdir.

İnsanlarda, uzamsal bellek, uzamsal büyüklüklerin ve mesafelerin belirlenmesi, labirent görevi, genel yönelim, dikkatin yönlendirilmesi ve zihinsel döndürme gibi uzamsal becerilerin tümünde ortak olarak bir sağ hemisfer başatlığının olduğu görülmektedir. Kategorileme ve nesne yerine ilişkin bazı görevlerde ise, bir sol hemisfer avantajı da bulunabilmektedir. Fakat sol hemisferin başat olduğu görevlerin, genellikle uzamsal içerikten ziyade, dil ve sembol sistemi ile ilişkili olan görevler olduğu gözlenmiştir.

İnsan Olmayan Türlerde Biyolojik ve Davranışsal Asimetrier

Primatlar

İnsanlarda varlığı gösterilen hemisferik özelleşmeler bazı maymun ve primat türlerinde de gözlenmektedir. Örneğin, Vogels, Saunders ve Orban'ın (1994) önbeyin *commisure*'ları ayrılmış iki *rhesus* maymunu ile yürüttükleri çalışmada, maymunlar iki yönelim-tanımlama görevinde talim edilmiştir. Görevlerden birinde maymunların, anlık olarak sunulan iki uyarıcıdan yatay olanını belirlemeleri; diğerinde ise, bir sonra sunulan uyarıcının yönünün değişip değişmediğine karar

vermeleri gerekmiştir. Karşılaştırma görevinde maymunların sol hemisfer performansı, sağ hemisfere göre daha iyi olmuştur. Bununla birlikte, çizgilerin yataylığına ilişkin kararın verildiği görevde herhangi bir asimetri örüntüsü gözlenmemiştir. Bu sonuçlar, davranışsal asimetrielerin görevin türüne göre farklılaştığına işaret etmektedir. Maymunlar iki uyarıcıyı karşılatırken baskın olarak sol hemisferlerini kullanmıştır. Karşılaştırma görevi, bir tür kategorileme görevi olduğu için, bu görevde insanlarda olduğuna benzer bir şekilde sol hemisfer avantajı gözlenmiştir.

Maymunlarla yapılan bazı çalışmalarda ise, insanlardan elde edilen bulgularla farklı sonuçlar bulunmuştur. Örneğin, Vauclair ve Fagot (1993), sekiz babuna takip etmeleri ve vurmaları gereken bir hedefi monitörden sunmuşlardır. Deneklerin bu görevde sağ ve sol el ile kumanda kullanmaları sağlanmıştır. Babunların sol el kullanımında daha kontrollü hareketler yaptığı gözlenmiştir. Dolayısıyla, bu gibi uzamsal görevlerde babunlarda bir sağ hemisfer avantajı olduğu ifade edilebilir. İnsanlar ise benzer görevlerde genel olarak sağ el ve sol hemisfer başatlığı göstermektedir. Öte yandan, babunlarda insanlardan farklı olarak gözlenen sol el ve sağ hemisfer başatlığının görevin uzamsal içeriğinden kaynaklanıyor olabileceği olasılığı da göz önünde bulundurulmalıdır.

Bir diğer çalışmada (Jason, Cowey ve Weiskrantz, 1984) yine insanlarda sağ hemisfer başatlığı gözlenen bir görsel-uzamsal beceri görevinde, maymunlar test edilmiştir. Söz konusu görsel-uzamsal görev, iki karenin birbirinden ayırt edilmesi olarak belirlenmiştir. Bu karelerden birincisinin merkezinde, diğerinin de üst kısmında bir nokta bulunmaktadır. Maymunlar test edildikten ve eşik değerleri belirlendikten sonra, tek taraflı *occipital lobectomy* uygulaması yapılmıştır. Hayvanlar bir kez de lezyon sonrasında test edilmiş ve aynı görevdeki eşik değerleri belirlenmiştir. Buna göre, sol hemisferinde lezyon olan maymunların, sağ hemisferinde lezyon olan maymunlara göre daha kötü performans gösterdiği gözlenmiştir. Söz konusu görevde maymunlarda, insanlarda olduğunun aksine bir sol hemisfer başatlığının olduğu görülmüştür.

Bir başka çalışmada (Hopkins ve Morris, 1989) şempanzelere bilgisayar ekranından sunulan geometrik şekiller ile ilgili bir görsel ayırt etme görevi öğretilmiş

ve kumanda kullanarak ayırt etme görevini yapmaları sağlanmıştır. Şekiller sol ve sağ görsel yarı-alanlara sunulmuştur. Denemelerin yarısında denekler sol ellerini kullanmış; bazen de alternatif olarak sağ ellerini kullanmışlardır. Ancak uyarıcılar, hangi elin kullanıldığından bağımsız olarak, sol görsel alana sunulduğunda denekler daha hızlı karar vermişlerdir. Şempanzelerin genellikle sol ellerini kullanmayı tercih etmeleri ve sol görsel yarı-alanda sunulan görevlerde daha hızlı olmaları, görsel ayırt-etme görevinde genel bir sağ hemisfer başatlığı olduğuna işaret etmektedir.

İnsanlarda beyindeki asimetrilere paralel olarak, yüzdeki duygusal ifadelerde de bazı asimetrielerin olduğu bilinmektedir (Zaidel, Chen ve German, 1999). Araştırmalar benzer şekilde (Fernandez-Carriba, Loeches, Morcillo ve Hopkins 2002; Hauser, 1993) maymun ve şempanze yüzündeki duygusal ifadelerde de asimetrieler olduğunu ortaya koymuştur. Söz konusu asimetrinin, beynin duyguları işlemedeki sağ hemisfer özelleşmesinden kaynaklandığı düşünülmektedir. Fernandez-Carriba, Loeches, Morcillo ve Hopkins (2002), şempanzelerin çeşitli duygusal tepkiler vermelerini sağlamış ve bu sırada ortaya çıkan yüz ifadelerini kaydetmişlerdir. Bu ifadelerin hepsinde ortak olarak şempanzelerin sol yarı-ağzının daha büyük olduğu bulunmuştur. Bu durum duyguların ifadesinde sağ hemisfer baskınlığı ile açıklanmaktadır.

Primatların hemisferik özelleşme gösterdikleri diğer bir alan da vokalizasyondur. Örneğin, Peterson, Beecher, Zoloth, Moody ve Stebbins (1978), beş Japon makakını ve beş Eski Dünya maymununu (*Old World monkeys*), Japon makakları tarafından çıkarılan bir sesi ayırt etmek üzere eğitimden geçirmiştir. Ses, frekansına bağlı olarak iki anlama gelebilmektedir. Bunlardan birisi dişilerin östrus döneminde erkekleri davet için kullandıkları ses; diğeri ise, sosyal iletişim kurmak için çıkarılan bir sestir. Bu sesler maymunlara ayırık dinleme yöntemi kullanılarak sunulmuştur. Söz konusu ses, sağ kulağa (sol hemisfere) sunulduğunda Japon makakları daha iyi bir ayırt etme sağlarken, ses, Eski Dünya maymunları tarafından iki kulağa sunulduğunda ayırt edilememiştir. Araştırma bulguları vokalizasyona ilişkin hemisferik özelleşmelerin türler arasında farklılık gösterdiğini, Japon makaklarının hemisferik özelleşme gösterdiğini ortaya koymuştur. Japon makaklarında gözlenen sol hemisfer özelleşmesi, insanlarda dil ile ilgili görevlerde var olan sol hemisfer özelleşmesi ile benzerlik taşımaktadır.

Hefner ve Hefner (1986) Japon makaklarındaki sağ kulak avantajının altında yatan sinirsel yapıları incelemek amacıyla maymunlara Peterson ve arkadaşlarının (1978) kullandığı ses ayırt etme görevini öğretmiştir. Eğitimden sonra maymunların bir kısmının sağ *temporal* korteksine ve bir kısmının sol *temporal* korteksine ablasyon uygulaması yapılmıştır. Kontrol grubundaki maymunların ise işitsel korteksten ayrı bir bölüm olan *temporal gyrus*'u alınmıştır. Sol *temporal* lobu alınan hayvanların, önceki performansları kadar iyi ayırt edebilmeleri için 5-10 arasında fazladan deneme yapmaları gerekmiştir. Buna karşın sağ *temporal* lob ablasyonu yapılan hayvanlar, operasyon öncesi performanslarından farklı bir performans sergilememiştir. Hayvanlar normalde elde ettikleri performansına ulaştıktan sonra, tek taraflı ablasyon yapılan bölgenin karşıt bölgesine de ablasyon uygulanmıştır. Çift taraflı ablasyon sonucunda maymunlar, ayırt etme görevinde tamamen başarısız olmuştur. Bu durum insanlarda dilden sorumlu olduğu düşünülen bölgelerden birisi olan sol *temporal* lobun, maymunların vokalizasyonunda ve iletişimde de önemli bir rol oynadığını ortaya koymaktadır.

Yukarıda betimlenen çalışmalar genel olarak, primatların bir takım görsel-uzamsal becerilerde, duyguların ifadesinde ve vokalizasyonda insanlarla benzer özelleşmeler gösterdiği yönünde bulgular sağlamakla beraber, türler arasında bir takım dikkat çekici farklılıklar da bulunmaktadır.

Kemirgenler

Kemirgenler hem memeli hayvan olarak iyi bir model olması bakımından hem de beyin yapılarının kendi boyutlarındaki diğer hayvanlara oranla daha gelişmiş olması bakımından sinirbilimsel araştırmalarda sıklıkla kullanılmaktadır. İnsanlarda ve primatlarda olduğu gibi, kemirgen türlerinde de çeşitli hemisferik özelleşmeler gözlenmektedir.

Dantzer, Tazi ve Bluthé (1990), sıçanların en gelişmiş duyularından birisi olan koku alma duyusuna ilişkin olarak bir yanallaşma (lateralization) deneyi kurgulamıştır. Araştırmacılar, sıçanların sol veya sağ *olfactory bulb*'na ablasyon uygulamış ve bu hayvanları duygusal olarak pozitif veya negatif olan sosyal kokulara karşı gösterdikleri tepkiler bakımından çift taraflı ablasyon yapılan hayvanlar ve *sham* grubu hayvanlarıyla karşılaştırmıştır. Bulgular, sol *bulb*'ı alınan sıçanların

davranışsal tepkilerinde bozulma olduğunu göstermiştir. Dolayısıyla, yapılan çalışmada sıçanların sol hemisferinin, sağ hemisferden daha çok duygusal ve davranışsal tepkilerle ilişkili olduğu bulunmuştur. Sıçanlar bu yönüyle insanlardan ve primatlardan ayrılmaktadır.

Bir başka çalışmada (Adelstein ve Crowne, 1991) ayırık-beyinli dişi albino sıçanlarında gözler arası transfer (*interocular transfer*= IOT), hemisferik başatlık ve serebral baskınlık incelenmiştir. Gözler arası transfer, tek göz ile öğrenilen bir bilginin, diğer göze ilişkin beyin yapılarına taşınmasını ifade etmektedir. Genellikle gözler arası transfer çalışmalarında bir göz ile öğretilen bir görev, diğer göz ile test edilir. Adelstein ve Crown'un çalışmasında *callosum*'ları alınan ve alınmayan bir grup hayvan Morris su labirentinde eğitilmiş ve IOT'de ve dönüş evrelerinde test edilmişlerdir. IOT evresinde ayırık-beyinli sıçanlar, kontrol grubuna oranla daha çok hedef olmayan bölgelere girmiş ve platformun üzerine daha az sayıda çıkabilmiştir. İki hemisfer arasında *callosum*'un bulunmayışı gözler arası bilgi transferini güçleştirdiği için bu gruptaki hayvanların performansı düşük olmuştur. Ayrıca, hem ayırık-beyin hayvanları hem de kontrol hayvanları sağ göz ile eğitildiğinde, sol göz ile eğitildiği duruma göre daha kısa latans ve daha az hedef olmayan bölgelere girme davranışı göstermiştir. Bu durum genel olarak sol hemisferin görsel-uzamsal görevlerde başat rol oynamasından kaynaklanmaktadır.

Başka bir kemirgen türü olan *hamster*'lerin genel yönelimlerinde bir sağ hemisfer yanlılığı gözlenmiştir. Örneğin, Uziel, Lopes-Conceição, Luiz ve Lent (1996) genç ve yetişkin *hamster*'larda yönelsel asimetriteri çalışmışlardır. Hayvanlar iki gruba bölünmüş ve birinci grupta, hayvanlar 46 günlükten, 62 günlük oluncaya kadar test edilmiştir. İkinci grupta ise, iki günlükten, 62 günlük oluncaya kadar test edilmiştir. Hayvanlar beş gün boyunca silindirik bir platformun üzerine bırakılmış ve kamera aracılığıyla hayvanların sağ ve sola 90°'lik dönüşleri kaydedilmiştir. Her iki gruptaki yetişkin hayvanlar asimetriterin dağılımında anlamlı bir fark göstermemiştir. Tüm hayvanlardan toplanan veriler *hamster*'ların %38'inde yanallaşma olmadığını; %39.4'ünün sağa dönüşçü olduğunu ve %21.8'inin de sola dönüşçü olduğunu göstermiştir. İkinci grupta ikinci ve onuncu günler arasında yanallaşma gösteren hayvan oranının çok daha yüksek olduğu gözlenmiştir. Hayvanların %64.7'si sağa dönüşçü, %21.5'i sola dönüşçü ve %13.8'i de yanallaşma

göstermeyen olarak belirlenmiştir. Araştırmacılar, yetişkinlerin çoğunda sağa dönüşün daha yaygın olduğunu, bununla birlikte genç *hamster*’ların sağa dönüşçüler sayıca daha fazla olmak üzere yanallaşma gösterdiğini ifade etmişlerdir.

Denenberg ve Yutzey (1985, aktaran, Hellige, 2001) de sıçanların uzamsal davranışlarında hemisferik asimetri olduğuna dair bazı bulgular ortaya koymuştur. Denenberg ve arkadaşları, erken dönemlerde ele alınan (*handling*) sıçanların, hangi hemisfere ablasyon uygulandığına bağlı olarak açık alandaki aktivite miktarları bakımından farklılık gösterdiğini bulmuştur. Aynı zamanda asimetrinin yönünün zengin bir çevreye maruz kalma tarafında da etkilendiği bulunmuştur. Hem erken dönemlerde ele alınan hem de zengin bir çevrede yetişmiş olan sağ hemisferli sıçanların açık alan aktivitesinin, sol hemisferli sıçanlara göre daha iyi olduğu; buna karşın zengin çevrede yetişmeyen sıçanlar arasında sol hemisferi sağlam olan sıçanların daha iyi aktivite gösterdiği bulunmuştur. Söz konusu bulgular, açık alandaki araştırma davranışının hem uzamsal hem de duygusal faktörlere bağlı olduğunu göstermektedir. Ek olarak Denenberg ve Yutzey, davranışın uzamsal bileşenini incelediklerinde, ele alınan sıçanların açık alana bırakıldığında daha çok sola dönerek, uzamsal araştırmada sağ hemisfer yanlılığı gösterdiğini, ele alınmayanların ise, asimetri örüntüsü göstermediğini ifade etmiştir. Bu durum, yanallaşmada ele alınma ve çevresel ortam gibi dışsal faktörlerin etkili olduğunu ortaya koymaktadır. Ele alınma koşulu asimetrinin ortaya çıkıp çıkmamasını belirlerken, zengin çevre koşulu da asimetrinin yönünü belirlemektedir. Ele alınma sağ hemisferin bu görevde daha iyi performans göstermesine yol açmaktadır. Genel olarak sağ hemisferin duygularla daha ilişkili olduğu göz önünde bulundurulduğunda, ele alınma gibi daha fazla duygusal bir yaşantıdan geçmiş olan sağ hemisferli bir sıçanın açık alandaki performansının da daha iyi olması beklenebilir. Ancak zengin çevre koşuluna maruz kalmayıp, ele alınan sol hemisferli sıçanlar söz konusu görevde daha iyi performans göstermiştir. Bu durum ise, sağ hemisferin çevresel uyarıcılarla etkileşim sonucunda, sol hemisferin ise çevresel uyarıcılar olmaksızın görsel-uzamsal görevlerde daha başat olduğuna işaret etmektedir.

Adı geçen çalışmalar, kemirgenlerdeki asimetri örüntülerinin türler arasında değişkenlik gösterdiğini; bununla birlikte genel olarak, sıçanların görsel-uzamsal görevlerde bir sol hemisfer başatlığına sahip olduğuna işaret etmektedir.

Kuşlar

Kuşların görsel sisteminin anatomik yapılanması, görsel sistemdeki fonksiyonel asimetrielerin çalışılmasına olanak sağlamaktadır. Çünkü, her bir gözden gelen görsel bilgi o gözün karşıt yönündeki beyin hemisferine gitmektedir (Bischof, Herrmann ve Engelage, 1991). İnsanlarda ve diğer memelilerde iki beyin hemisferi arasında bilginin taşınmasını sağlayan çok sayıda sinir lifinden oluşan *corpus callosum* adı verilen bir yapı bulunur. Kuşlarda *corpus callosum* yoktur; onun yerine, görsel bilginin geçişine fazla izin vermeyen çok sayıda küçük *commisure* 'lar vardır (Güntürkün, 1985). Gözün biri kapatıldığında, görsel bilgi, kapatılmamış gözün zıt yönündeki beyin bölümüne gider; böylece, kuşun davranışı ilgili görsel bilgiyi işleyen beyin bölümünün becerisi ile sınırlanmış olur. Dolayısıyla, o beyin bölümündeki herhangi bir yanallaşma, davranışlarda sağ veya sol hemisfer yanlılığı olarak ortaya çıkabilmektedir.

Deneyssel uygulamalarda söz konusu yanlılığın varlığı, kuşun sağ ya da sol göz ile daha iyi performans göstermesi veya sağ ya da sol tarafa dönmek gibi belirli bir yön tercihinde bulunması ile belirlenir. Örneğin, Vallortigara, Regolin ve Pagni (1999) civcivlere, önlerine konan bir engeli etrafından dolaşarak geçmeleri karşılığında, belirli bir renkteki bir top ile oynama fırsatı vermişlerdir. Denekler sağ göz açık, sol göz açık ve her iki göz açık koşullarında test edilmişlerdir. Buna göre, sağ gözü açık olan denekler (sol hemisfer koşulu), sol gözü açık olan deneklerden (sağ hemisfer koşulu) daha kısa zamanda topa ulaşmışlardır. Her iki gözü açık olan denekler de bariyerin solundan dolaşarak sol hemisfere ilişkin bir yanlılık göstermişlerdir. Fakat araştırmacılar uyarıcı topun rengini değişimlediğinde, denekler engelin sağından dolaşarak; sağ hemisfere ilişkin bir yanlılık göstermişlerdir. Bu durum, uzamsal analizde ve yabancı uyarıcıya tepki vermede sağ hemisferin etkin rol oynadığına; buna karşın, uyarıcıların kategorilenmesinde sol hemisferin etkin rol oynadığına işaret etmektedir.

Bir çalışmada Güntürkün, Diekamp, Manns, Nottleman, Prior ve arkadaşları (2000), güvercinleri belirli bir çakıl-tahıl ayırt etme görevinde sağ göz ile, sol göz ile ve her iki göz ile test etmiştir. Denekler çiftgözel (*binocular*) koşulda diğer iki koşula göre daha iyi performans göstermiştir; bununla birlikte, güvercinlerin sağ tekgözel (*monocular*) koşulda, sol tekgözel koşula kıyasla daha iyi performans gösterdikleri gözlenmiştir. Söz konusu bulgular, çakıl-tahıl ayırt etme görevinde bir sol hemisfer başatlığı olduğunu göstermektedir.

Civcivlerin gözleri sadece sağ göz ile veya sadece sol göz ile bir görevi yapmak üzere geçici bir şekilde kapatıldığında, sağ göz bazı görevlerde avantaj sağlarken; sol göz başka görevlerde avantaj sağlamaktadır (Tommasi, Andrew, Vallortigara, 2000). Sağ gözün kullanımı, yiyecek ile aynı görünümde ve aynı boyutta olan, ancak yiyecek olmayan uyarıcılar arasından yiyeceği seçmede daha hızlı öğrenme sağlarken; sol gözün kullanımı, uzamsal ve topografik ipuçlarına bağlı görevlerde daha iyi performans gösterilmesini sağlamaktadır. Tommasi ve arkadaşlarının (2000) yaptığı çalışma bunu şu şekilde desteklemektedir. Araştırmacılar civcivleri her iki gözleri açıkken yiyecek kabını bulmak üzere talim etmişlerdir. Test aşamasında yiyecek kabının rengi ve yeri değişimlenmiştir. Ayrıca bu aşamada sadece sağ veya sadece sol gözün performansı incelenmiştir. Deneğin yapması gereken görevde, hem nesneye özgü ipuçları hem de pozisyonel ipuçları yer aldığı anda, sağ hemisfer, diğer iki gruba (sol hemisfer ve kontrol) göre daha çok pozisyonel ipuçlarını kullanmıştır; buna karşın sol hemisferin, renk gibi nesneye özgü ipuçlarına daha duyarlı olduğu bulunmuştur.

Bu görüşe zıt olarak, uyarıcıların ayrıntılı özelliklerine ilişkin işlemlerde sağ hemisfer baskınlığı; uyarıcıların pozisyonel özelliklerine ilişkin işlemlerde ise sol hemisfer baskınlığı olduğuna dair bazı çalışmalar bulunmaktadır. Örneğin, Gagliardo, Loale ve Odetti, (2000) yön bulma becerisini henüz kazanmamış, bir aylık güvercin yavrularına tek taraflı sağ veya sol *hippocampal* ablasyon uygulamışlardır. Güvercinlere üç aylık iken bir yer bulma-haritalama görevi öğretilmiş ve dört aylık olduklarında evlerinden uzak bir yere konularak yer bulma-haritalama performansları test edilmiştir. Sonuçlara göre, sağ *hipocampus*'u alınan güvercinlerin yer bulma-haritalama performansında bozulma gözlenmezken, sol

hipocampus’u alınan güvercinler, bozulmuş bir yer bulma performansı göstermişlerdir.

Kuşlarda hemisferik özelleşme ile ilgili olarak yapılan diğer çalışmalar, sağ hemisferin fiziksel çevrenin organizasyonel ve topografik haritalanmasından (Andrew, 1991); sol hemisferin ise, temel olarak, uyarıcıların ayırt edilmesi ve tanımlanmasından (Bradshaw ve Rogers, 1993) sorumlu olduğuna ilişkin bilgi sağlamaktadır. Ulrich, Prior, Duka, Leshchins’ka, Valenti ve arkadaşları (1999) tarafından güvercinlerdeki görsel-uzamsal yanallaşmayı karmaşık ekolojik koşullarda gözlemek amacıyla yürütülen bir çalışmada, güvercinlerde yön bulma davranışı incelenmiştir. Güvercinlere önce belirli bir rota öğretilmiştir. Daha sonra aşına oldukları bu alanda çiftgözel ve tekgözel olarak test edilmiştir. Bu görevde bir sol hemisfer başatlığı gözlenmiştir. Tekgözel sol-göz /sağ-hemisfer koşulunda, hayvanların yol bulmak için gereksinim duydukları sürede anlamlı bir artış gözlenmiştir. Araştırmacılar, yol bulma görevindeki sol hemisfer başatlığını şu iki faktörün tek başına veya birlikte çalışması ile açıklamaktadır: (1) Yön bilgisinin ipucu nesneleri ile ilişkili olarak işlenmesi ve (2) İpucu nesneleri ve uzamsal bağlam içerisindeki yerlerinin saptanmasına ilişkin bir görsel “şipşak” (*snapshot*) belleğin varlığı.

Güntürkün (1985) yetişkin posta güvercinlerini, ard arda sunulan iki görsel örüntüyü ayırt etmeyi içeren iki farklı görev üzerinde eğitmiştir. Daha sonra, her bir kuşu (1) sağ göz örtük, (2) sol göz örtük ve (3) gözler açık olmak üzere test etmiştir. Çalışmada, sağ göz açık olduğunda (sol hemisfer uyarımı) hem elde edilen ayırt etme puanlarının yüzdesi, hem de toplam tepki sayısı sol gözün açık olduğu duruma (sağ hemisfer uyarımı) göre daha yüksek bulunmuştur. Güntürkün söz konusu bulguya dayanarak, bu görevde sol hemisferin baskın olduğunu veya öğrenme sırasında gözler açık iken sol hemisferin, sağ hemisferden daha baskın olduğunu öne sürmüştür.

Fersen ve Güntürkün (1990) benzer bir çalışmada, güvercinlere her iki göz açıkken 100 görsel deseni, ödüllendirme yoluyla öğretmişler ve buna ek olarak, 625 farklı ödüllendirilmemiş görsel deseni sunmuşlardır. Yedi ay sonra, Güntürkün’ün

kullandığı koşullarla test tekrarlandığında yine bir sol hemisfer baskınlığı gözlenmiştir.

Bir başka çalışmada (Arnold ve Bottjer, 1985, aktaran Hellige, 2001), bir grubun sağ hemisferine, bir grubun da sol hemisferine, beyin fonksiyonunda uzun süreli bir baskılamaya yol açan “glutamat” enjekte edilmiştir. Sağ hemisferlerine glutamat enjekte edilen grubun ayırt etmeyi öğrenmesinde bir değişiklik olmazken, sol hemisfere veya her iki hemisfere glutamat enjekte edilen grupların ayırt etmeyi öğrenmesinde bir bozulma gözlenmiştir. Görsel-örüntü tanımaya ilişkin çalışmalar genel olarak, bu görevde bir sol hemisfer başatlığının olduğuna işaret etmektedir.

Bununla birlikte, iki haftalık Japon bıldırcınları (*Coturnix coturnix japonica*) ile yapılan bir çalışmada (Valenti, Sovrano, Zucca ve Vallortigara, 2003) görsel-örüntü tanımaya ilişkin farklı bulgular elde edilmiştir. Bu çalışmada bıldırcınlara yerdeki tahıl taneleri ile benzer boyutta olan çakılların arasından tahılları seçmeleri öğretilmiştir. Daha sonra bıldırcınlar sağ ya da sol gözleri kapalı olarak test edilmişlerdir. Sağ gözleriyle ya da iki göz açıkken test edilen bıldırcınlar, sol gözü kapalı olanlara göre daha çok tahıl ve daha az çakıl gagalamışlardır. Bu bulgu, bıldırcın yavrularında bir sağ-göz/sol-hemisfer baskınlığının varlığına işaret etmiştir. Araştırmacılar, bıldırcınlardaki tahıl-çakıl görevindeki davranışsal asimetrisinin *thalamofugal* görsel sistemdeki anatomik asimetrisi ile ilişkili olabileceğini öne sürmektedirler. Öte yandan, yetişkin bıldırcınlarda benzer bir yanallaşma gözlenmemiştir.

Yukarıda yürütülen tartışmaların ışığı altında, güvercin ve civcivlerin görsel sistemlerinin çeşitli görsel-ayırt etme görevlerinde genel olarak sağ-göz/sol-hemisfer baskınlığı ile yanallaştığı ileri sürülebilir (Manns ve Güntürkün, 1999). Bu davranışsal ve yapısal görsel asimetrisinin embriyonik evrede kuşun yumurta içerisindeki pozisyonu ile ilişkili olduğu öne sürülmektedir. Buna göre, kuşun yumurta içindeki pozisyonu kalıtsal bir özellik taşımaktadır (*epigenetik*) ve görece olarak tüm embriyolar için sabittir. Yumurta içerisinde kuş embriyoları başlarını sağa dönük olarak tuttukları için sağ göz, yarı geçirgen olan yumurta kabuğu ile ve sol göz de vücut ile kapatılmış olur (Kuo, 1932; aktaran, Manns ve Güntürkün, 1999). Böylece sağ göz, sol gözden daha fazla ışık uyarımı almış olabilir. Eğer bu hipotez

doğru ise, embriyolar kuluçka döneminde karanlığa maruz bırakıldığında söz konusu yanallaşmanın ortadan kalkması beklenebilir. Gerçekten de, Rogers (1990) ve Rogers ve Sink (1988) tarafından yürütülen ve civciv yumurtalarını karanlıkta kuluçkalamak suretiyle, her iki gözün de aynı miktarda ışık uyarımına maruz kalmalarının sağlandığı çalışmalarda, sağ-göz/sol-hemisfer baskınlığının ortadan kalktığı ortaya konmuştur.

Ancak, Rogers (1990) görsel yanallaşmada değişimleme yapabilmek için civcivlerde kritik bir dönem olduğunu ve yumurtadan çıktıktan hemen sonra değişimlemenin etkisiz olduğunu öne sürmüştür. Buna karşın, bazı sinirsel yapıların gelişimi kuluçka dönemindeki asimetrik ışık uyarımının engellenmesi ile sona ermemektedir. Örneğin, görsel iz oluşturma işlemlerini yönlendiren bellek sisteminin bir parçası olan *intermediate hyperstriatum ventrale*'nin (IMHV) yanallaşmasının karanlık kuluçka döneminden sonra da devam ettiği çeşitli çalışmalarla (Honey, Horn, Bateson ve Walpole, 1995; Rogers, 1996) gösterilmiştir.

Söz konusu çalışmaların ışığı altında kuşların kuluçka dönemindeki embriyonik duruşu ve bu dönemde kuşların hangi gözünün ışığa daha fazla maruz kaldığı yanallaşmayı büyük ölçüde etkilemektedir. Ancak, ışığa maruz kalma, bazı kuş türlerinde embriyolojik gelişimin son günlerinde etkili olmaktadır, bazı kuşlarda etki embriyolojik dönemden sonra da devam edebilmektedir.

Genel olarak pek çok kuş türünde, ayırt etme ve kategorileme gibi uzamsal görevlerde sol hemisfer başatlığı gözlenmektedir. Bununla birlikte, çalışmalar, uyarıcıların yerine ve pozisyonel ipuçlarına ilişkin uzamsal görevlerde hemisferik başatlığın kuş türleri arasında değişkenlik gösterebildiğine işaret etmiştir.

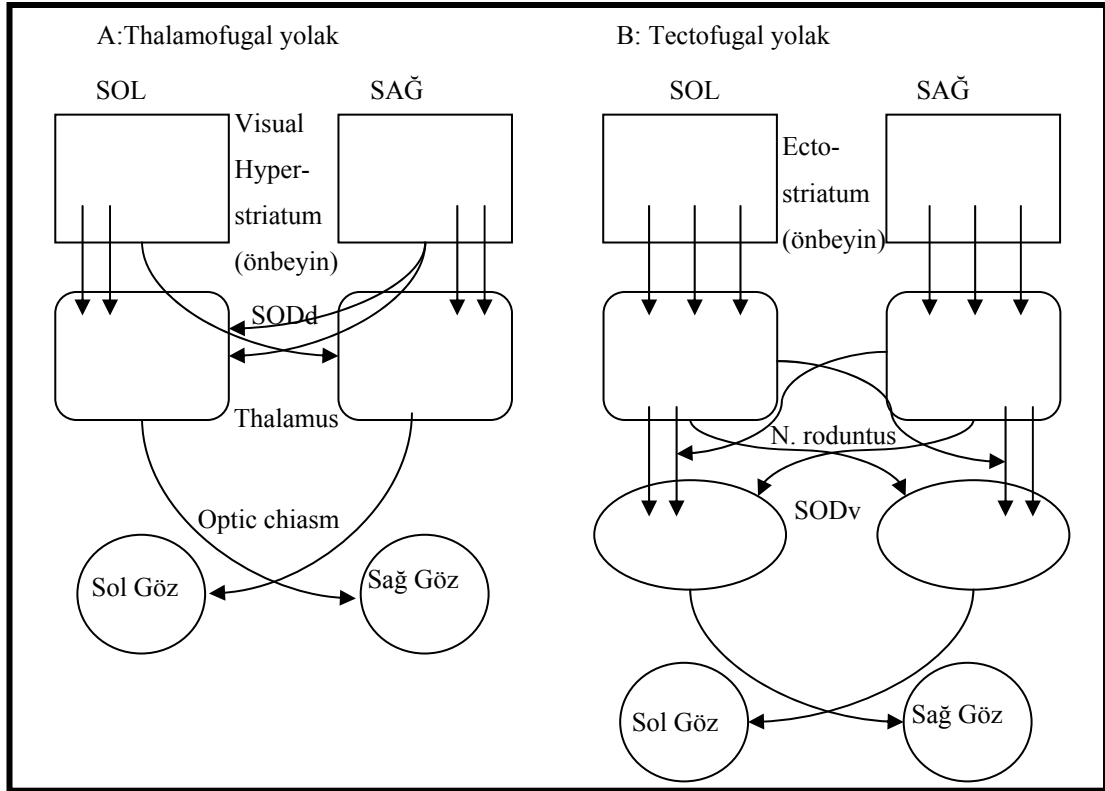
Buraya kadar olan kısımlarda fonksiyonel hemisferik asimetrierler açısından türler arasında farklılıkların olduğu görülmektedir. Bunların, organizmaların içerisinde evrimleştiği ekolojik çevrede karşılaştıkları farklı adaptif problemlere çözüm olarak geliştirdikleri farklı adaptasyonların bir fonksiyonu olduğu düşünülebilir. Bu bakımdan da hemisferik özelleşmeler bağlamında türler arasında gözlenen farklılıkların, her bir tür ve o türün ekolojik çevresiyle ilişkili olarak incelenmesi oldukça önemli görünmektedir.

Kuşlarda Görsel Sistem ve İlgili Beyin Yapıları

Kuşlarda beynin genel şekli ve yapısı sürüngen beynine benzemektedir. Ancak, sürüngenlerle kıyaslandığında kuşlarda beyin görelî olarak daha büyük ve daha karmaşık bir yapıya sahiptir (Fitzgerald, 1969).

Kuşlarda görsel sistem oldukça gelişmiştir. Genellikle kuşların görsel lobları ve gözleri kafada oldukça büyük bir yer tutar. Ayrıca, kuşların birden fazla görsel yolağa sahip olması da görsel sistemin gelişmişliğinin bir göstergesi olarak değerlendirilmektedir. Temel olarak kuşların görsel sisteminde *thalamofugal* ve *tectofugal* yolaklar olmak üzere iki ana projeksiyon izlenebilir (Karten ve Shimizu, 1989) (Şekil 1): *Thalamofugal* yolak, gözden çıkıp, başlıca *opticus principalis thalami* (OPT) kompleksi olmak üzere çeşitli talamik çekirdeklere ve sonra da görsel *wulst*'un bulunduğu önbeyine giden yoldur. *Tectofugal* yolakta ise, *retinal ganglion* hücreleri önce, *optic tectum*'a projeksiyon yaparlar; görsel bilgi, daha sonra *thalamus*'daki *nucleus roduntus*'a ve diğer *telencephalic straitum*'a (önbeyine) taşınır. Anatomik ve fizyolojik veriler bakımından *tectofugal* yolağın memelilerdeki *extrastriate cortex*'e karşılık geldiği düşünülmektedir.

Kuşlarda optik sinir, tamamiyle çaprazlandığı için her bir gözden gelen görsel bilgi, zıt yöndeki hemisfere gönderilmektedir (Remy ve Güntürkün, 1991). Rogers ve Deng'e (1999) göre görsel bilgi *thalamafugal* görsel sistem üzerinden sağ hemisfere ve *tectofugal* görsel sistem üzerinden sol hemisfere gönderilmektedir. *Telencephalon*'un her iki hemisferindeki görsel *wulst* bölgeleri, *thalamus*'un her iki yanındaki *nuclei geniculatus lateralis pars dorsalis*'den (GLd) *thalamafugal* çıktılar alır ve bu çekirdekler de retinadan görsel girdiler alır (Deng ve Rogers, 2002). Rogers ve Sink (1988), tavukların söz konusu *thalamofugal* görsel yolaklarında yapısal asimetritelerin olduğunu öne sürmektedir. Buna göre, sol GLd'den (*nuclei geniculatus lateralis pars dorsalis*) sağ *wulst*'a doğru uzanan hücre sayısı, sağ GLd'den sol *wulst*'a doğru giden hücre sayısından fazladır. Dolayısıyla *thalamofugal* yolak aracılığıyla sağ hemisfere daha fazla görsel bilgi akışı olmaktadır.



Şekil 1. Kuşlarda iki görsel yolağa ilişkin şematik gösterim.

(A) *Thalamofugal* görsel yolak. Her bir göz, karşıt yöndeki *thalamus*'a sinirsel yansıtımalar yapar ve *thalamus*'un her bir yanı da önbeynin *hyperstriatal* bölgelerine hem *ipsilateral* hem de *contralateral* yansıtımalar yapar. *Dorsal supraoptic* çaprazlanmanın (SODd) orta çizgisinden geçen zıt yönlü projeksiyonlar, *thalamus*'un sol tarafından, sağ *hyperstriatum*'a, daha fazla geçiş yapmaktadır. Buna karşın, *thalamus*'un sağ tarafından sol *hyperstriatum*'a daha az geçiş olmaktadır. (B) *Tectofugal* yolak. *Optic tecta*'nın 13. katmanındaki nöronlar beyin her iki yarısında *nucleus roduntus*'a projeksiyon yapar. Buradan geçen sinirsel yansıtımalar *ventral supraoptic* çaprazlanmadan (SODv) geçerler. *Roduntal* çekirdeklerden gelen projeksiyonlar da önbeynin *ectostriatal* bölgesine giderler. Şekil, Rogers ve Deng'den (1999) alınmıştır.

Tavuklarda thalamofugal sistemin ve güvercinlerde tectofugal sistemin memelilerdeki geniculo-cortical ve extrageniculocortical görsel yollara karşılık geldiği öne sürülmektedir (Keysers, Diekamp ve Güntürkün, 2000). Anatomik olarak gözlenen bu asimetrilere ek olarak, kuşlarda görsel yanallaşma, tectal ve posterior commissure'ler aracılığıyla yanallaşmış tectotectal etkileşim ile modüle edilmektedir (Güntürkün ve Böhringer, 1987; Parsons ve Rogers, 1993, aktaran, Keysers, Diekamp ve Güntürkün, 2000).

Güvercinlerde tectofugal yolaktaki optic tectum, retinanın her bir bölgesinden girdi alır; buna karşın, thalamafugal yolakta opticus principalis thalami'ye (OPT) gelen girdiler merkezi retinadan gelmektedir (Remy ve Güntürkün, 1991).

Çizgili saka (*Taeniopygia guttata*) ve güvercin gibi pek çok kuş türünde tectofugal yollar, thalamafugal yola göre daha çok gelişmiştir (Bischof, Hermann ve Engelage, 1991). Güvercinlerde tectofugal yolağın, örüntü ve renk ayırt etme gibi görevlerde önemli bir rol oynadığı bilinmektedir (Hodos ve Karten, 1966; Hodos, 1969, aktaran, Bischof ve ark., 1991). Buna ek olarak, araştırmacılar (Bischof, Hermann ve Engelage, 1991), incelemeleri sonucunda gözleri kafanın iki yanında yer alan kuşlarda görsel alanın her iki tarafından gelen bilginin tectofugal yollar tarafından daha çok işlendiğini öne sürmektedir.

Güvercinlerle ve tavuklarla yapılan çalışmalar kuşlarda genel olarak thalamofugal ve tectofugal olmak üzere iki görsel yolağın varlığına işaret etmekle beraber, bu görsel yolların başatlığı bakımından güvercin ve tavuklar arasında fark olduğu bilinmektedir. Ancak bildiricinde söz konusu yolların başatlığına yönelik olarak herhangi bir bilgi mevcut değildir. Bildiricinin görsel sistemi ve bazı beyin yapıları bir sonraki bölümde açıklanmaktadır.

Bıldırcınlarda Beyin Yapısı ve Görsel Sistem

Bıldırcında beynin ortalama ağırlığı, vücut ağırlığının % 0.75'i kadardır. Beynin olfactory bulb'ın ucundan, medulla oblongata'ya kadar olan kısmı 16 mm'dir. Serebral hemisferlerden, optic chiasma'ya kadar olan uzunluk, 14mm'dir (Fitzgerald, 1969).

Fitzgerald (1969) bıldırcın beyninin ve görsel sistemin anatomisini şöyle tanımlamaktadır: Bıldırcın beyninin genel şekli ve pozisyonu serebral hemisferlerin, cerebellum'un ve optik lobların geniş bir yer kaplaması gibi bir dizi faktöre bağlıdır. Buna ek olarak, cranial girintinin darlığı ve gözlerin büyüklüğü ve duruşu, cerebellum'un ve serebral hemisferlerin yerini fazlaca genişlemiş olan optik loblara bırakmasını sağlamıştır. Bu faktörler, cerebellum'un gözler ve medullary bulb'ın arasında ventrolateral bir pozisyon almasını sağlamıştır. Gözlerin boyutu ve duruşu serebral hemisferlerin cranioventral yüzeyinde geniş bir girinti oluşturmaktadır. Tüm bu etkenler, beynin ekseni üzerinde belirleyici olmaktadır. Beyin ekseni, kafatasının boylamsal ekseni ile beyin temel çizgisi arasındaki açının ölçülmesi ile belirlenmektedir. Japon bıldırcınında beynin ekseni ve kafatası 40°'lik bir açı oluşturmaktadır.

Bıldırcında beyin kökü kısadır ve üç bölümden oluşmaktadır: Medulla oblongata, pons ve optic chiasma. Medulla oblongata beyin kökünün en alt kısmını oluşturur. Pons ise, medulla'nın devamında yer alır ve cerebellum'un her iki yanına doğru sinirsel bağlantılar yapar. Occipital lobların craniomedial yüzeyinden geniş bantlar halinde çıkan beyaz madde optik yolları oluşturmakta ve bunlar da çaprazlanma eğilimi göstererek optic chiasma'yı oluşturmaktadır (Şekil 2).

Beynin dorsal yüzeyine bakıldığında serebral hemisferler, cerebellum, optik loblar ve medulla oblongata'nın bir bölümü görülebilir (Şekil 3). Serebral hemisferler oval bir kütle oluşturur ve ortadaki uzunlamasına yarığ ile birbirinden ayrılır. Memelilerdekinin aksine, hemisferlerin yüzeylerinde girintiler ve yarıklar bulunmaz. Memelilerde olduğu gibi, frontal ve temporoparietal lobları birbirinden ayırmak mümkündür.

Thalamus, küçüktür ve tamamen geniş ve düz olan optik alanlar tarafından kapatılmıştır. Az gelişmiş olan olfactory siniri ve bulb hemisferin dorsal ve medial

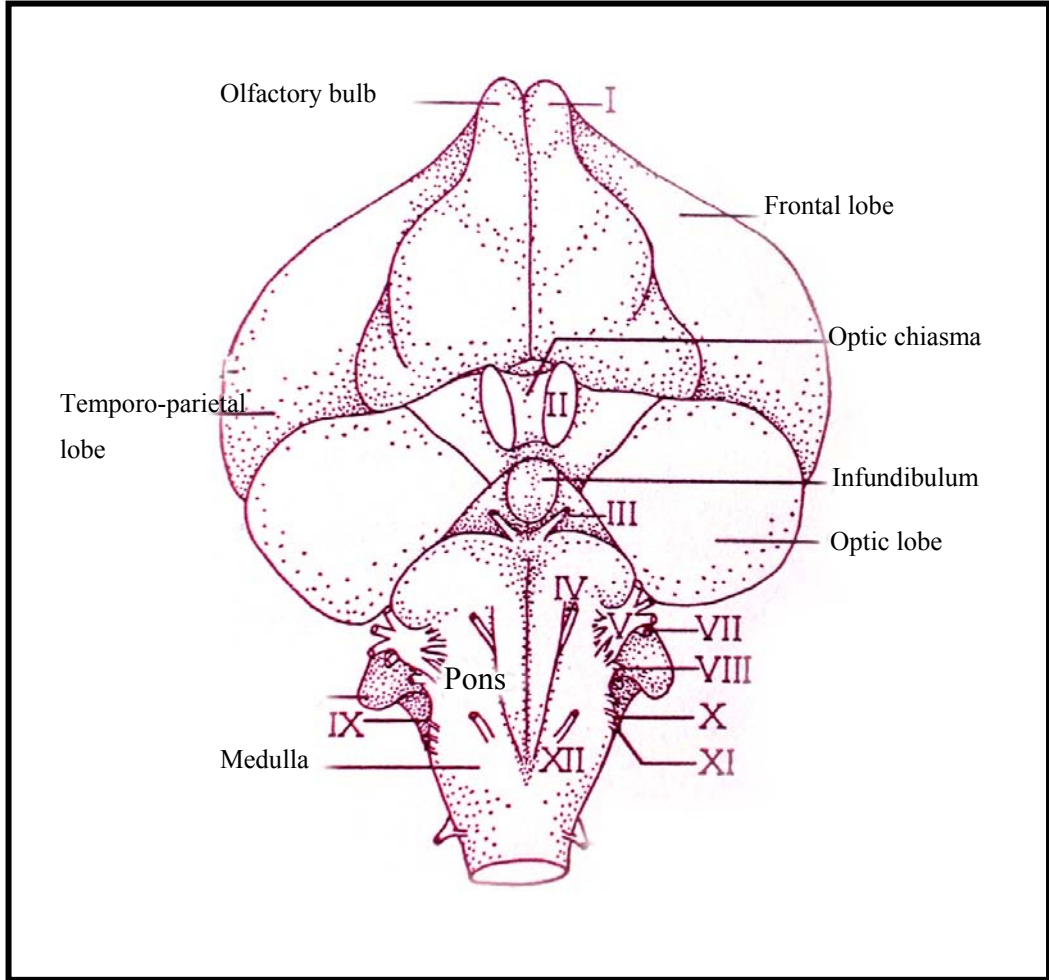
duvarlarındaki hippocampal formation ile bağlantılıdır. Cerebellum'un gelişmişlik derecesi beden hareketlerinin karmaşıklığı ve kuşun dengesinin sağlanması ile ilişkilidir.

Her bir tectum'un medioventral yüzeyinden geniş bir sinir çıkar. Bu sinirler optic chiasma'ya şeklini vermek üzere birleşir. Burada sinirler ikiye ayrılır ve her bir sinir demeti her bir kürenin caudomedial yüzeyinde son bulur.

Gözler Japon bıldırcınında oldukça büyüktür ve kafatasının orbital girintisine rostral olarak yer alırlar. Optik eksen, orta eksen ile 60 derecelik bir açı yapar. Gözün büyük bir bölümü göz kapakları ile örtülü olduğu için retinanın küçük bir bölümü görünürdür. Bu nedenle aslında göz görüldüğünden çok daha fazla yer kaplamaktadır.

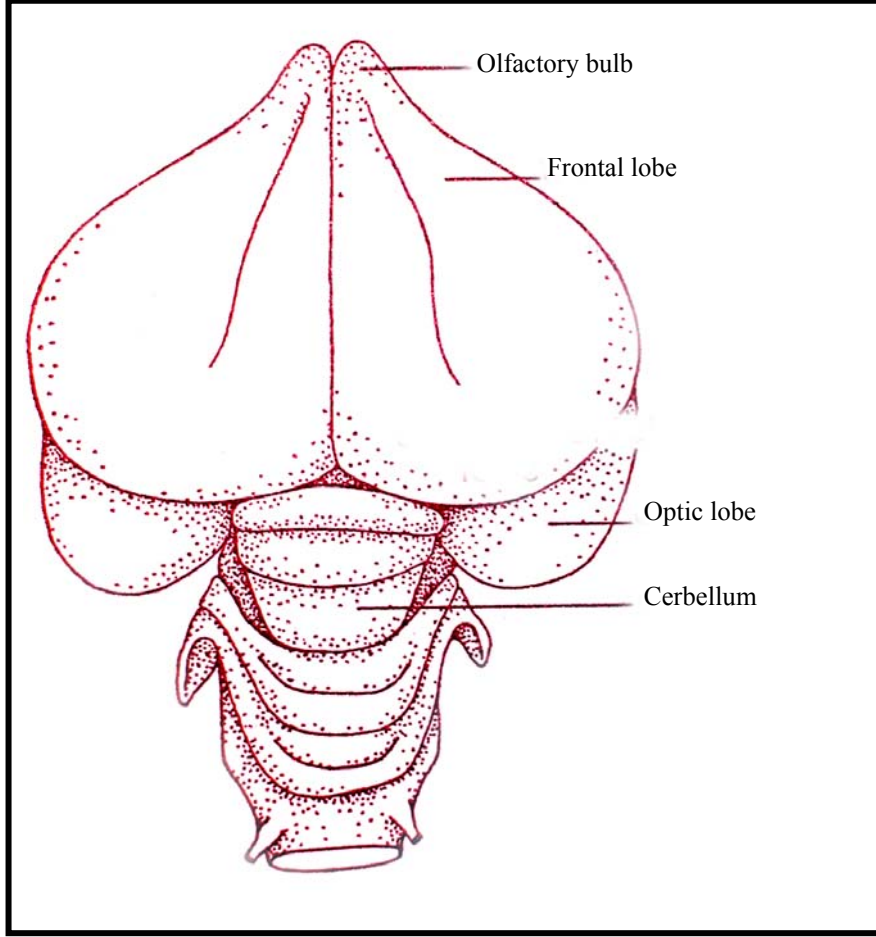
Japon bıldırcınının gözünü oluşturan başlıca yapılar, bulbus oculi (göz yuvarlağı), göz kapakları, lacrimal aygıt ve göz kaslarıdır. Bıldırcınlarda temel olarak iki göz kapağı bulunmaktadır.

Bıldırcında gözler nasolateral olarak konumlanmıştır. Bıldırcının optik eksen ayrımı güvercininkine çok benzer olduğu için, iki göz alanının örtüşmesinin de güvercininkine benzer olduğu varsayılabilir. Kuşun yürümesi sırasında hareket etmekte olan nesnelere genellikle başın hareketi sayesinde odaklanılır. Odaklanmanın sabitlenmesi bir gözdeki merkezi fovea'nın kullanımı ile ve uzaklık algısı da çift taraflı alandan gelen bilginin birleştirilmesi ile gerçekleştirilmektedir.



Şekil 2. Bildircin beyninin ventral görünümü.

Şekil Fitzgerald'dan (1969) alınmıştır.



Şekil 3. Bıldırcın beyninin dorsal görünümü.

Şekil, Fitzgerald'dan (1969) alınmıştır.

Fonksiyonel Plastisite

Geçmişte beyin, daha çok statik bir organ olarak ele alınırken, şimdi yaşantının bir fonksiyonu olarak beyin devresel organizasyonunun kesintisiz bir şekilde değişmekte olduğu açıkça bilinmektedir. Bu değişiklikler beyin plastisitesi olarak adlandırılır ve bellek ve işlevin geri gelmesi gibi görüngüleri içeren fonksiyonel değişiklikler ile bağıntılandırılır (Kolb, Gibb ve Robinson, 2003). Beynin “plastik” olması, gelişim sırasında beyin bağlantı örüntülerini ve sistemlerini tekrar organize edebilme kapasitesini ifade etmektedir. Bu bakımdan plastisite (telafi mekanizması) terimi, nöral ve bilişsel sistemin pek çok düzeyinde işlevsel olarak kullanılmaktadır. Tablo 1’de bu terimin kullanıldığı bir dizi olay gösterilmektedir (Stiles, 2000).

Tablo 1. *Nöral ve Bilişsel Sistemlerde Plastisite Düzeyleri*

Nörokimyasal Sistemlerdeki Plastisite	Hücrelerin Toplanma Bölgelerinde ve Bağlantılarındaki Plastisite	Davranıştaki Plastisite
Belirli nörotransmitterlerdeki döngüsel veya gelişimsel değişiklikler	Çevreden gelen girdilere veya içsel girdilere tepki olarak beyinin bağlantılanma örüntülerindeki değişiklikler	Problemi çözmek üzere stratejide veya yaklaşımda meydana gelen değişiklikler

Tablo, Stiles (2000)’den alınmıştır.

Çeşitli çevresel ve içsel değişmelere paralel olarak, hücreler arası iletişimde önemli rol oynayan nörokimyasal sistemlerde plastisite meydana gelebilir. Bu

durumda, ilgili nörotransmitterlerin salınımında döngüsel veya gelişimsel değişiklikler ortaya çıkabilmektedir. Benzer değişimler, bir üst plastisite düzeyi olan hücre gruplarının toplanma bölgelerinde de farklılaşmalara yol açabilir. Ayrıca çevresel ve içsel değişimler, hücrelerin aksonik ve dendritik bağlantılarında bazı değişimlere neden olabilmektedir. Bunlara ek olarak, davranışsal düzeyde de bir plastisitenin gerçekleşmesi mümkündür. Organizmalar davranışsal düzeyde bir problemi daha etkin bir şekilde çözebilmek için kullandıkları stratejileri veya yaklaşımları değiştirebilmektedir. Genellikle bu gibi bilişsel ve davranışsal stratejilerdeki değişimlerin altında nörokimyasal sistemlerdeki ve hücreler arasındaki bağlantı örüntülerinin değişmiş olması yatmaktadır.

Hem hayvan hem de insan çalışmalarından elde edilen veriler, bu yollarla ortaya çıkan plastisitenin adaptasyona ve içsel-dışsal girdilere tepkide bulunmaya izin vererek sinir sisteminin normal gelişiminde merkezi bir rol oynadığını göstermektedir (Stiles, 2000). Beyin ve davranışsal plastisite çalışmalarının altında yatan sayıltı şudur: Eğer davranışta bir değişiklik varsa, davranışı ortaya çıkaran sinirsel ağın özelliklerinde veya organizasyonunda da bazı değişiklikler vardır. Tersine, eğer sinirsel devreler yaşantı yoluyla değiştiyse, bu ağ tarafından yönlendirilmekte olan işlevlerde bazı benzer değişiklikler olmalıdır (Kolb ve ark., 2003). Sinirsel devrelerde ve davranışta böyle çift taraflı etkiye yol açabilen faktörler şunlardır:

1. Yaşantı (doğum-öncesi, doğum-sonrası)
2. Psikoaktif ilaçlar (amfetamin, morfin gibi)
3. Anti-enflamatuar ajanlar (COX-2 inhibitörleri gibi)
4. Büyüme faktörleri (sinir büyüme faktörü gibi)
5. Beslenme faktörleri (vitamin ve mineral destekleri gibi)
6. Genetik faktörler
7. Hastalıklar (Parkinson, şizofreni, epilepsi, felç gibi)
8. Stres
9. Beyin hasarı ve buna yol açan hastalıklar

Beyinde yukarıda belirtilen etkiler sonucunda ve anlatılan yollarla ortaya çıkan plastisite, aynı zamanda, herhangi bir hasar sonrasında beynin iyileşme kapasitesini ifade etmektedir (Kong, Wong ve Yuen, 2000). Bazı durumlarda bir beyin hemisferi hasara uğradığında, sağlıklı hemisfer, hasarlı hemisferin işlevlerini üstlenir. Yani, bir hemisferin fonksiyonunda ortaya çıkan değişme, diğer hemisferin performansı tarafından telafi edilebilir. Böyle bir durumda sinir sisteminin nörokimyasal sistemlerinde, hücre bağlantılarında ve organizmanın davranışlarında fonksiyonel plastisite meydana gelir. Örneğin, Kong, Wong ve Yuen (2000), rapor ettikleri bir vakada, sağ occipital lobda meydana gelen bir hasarın, sol occipital lobun tekrar organize edilmesi yoluyla telafi edildiğini gözlemişlerdir.

Görsel sistem ile ilgili olarak yapılan fonksiyonel görüntüleme çalışmaları, erken dönemlerde görme yetisini kaybetmiş olan kişilerin görsel alanlarında zihinsel imgeleme sırasında aktivite meydana geldiğini göstermektedir (Lambert, Sampaio, Mauss ve Scheiber, 2004). Lambert ve arkadaşları (2004) erken yaşlarda görme yetisini yitirmiş olan insanların birincil görsel alanlarındaki plastisiteyi incelemek üzere bir çalışma yürütmüştür. Bunun için erken dönemde kör olmuş deneklere ve gözleri kapatılmış olan deneklere, hayvan isimleri söylenerek, zihinsel imgeleme yapmaları ve pasif dinleme yapmaları sağlanmıştır. Araştırma bulguları, erken dönemde görsel yetisini yitirmiş kişilerin birincil görsel alanlarının aktif olduğunu ve sözel yönerge dışında hiçbir duyuşal girdi olmaksızın ortaya çıkan görsel imgeleme görevinin bu alanda aktivasyonun sürmesini sağlayabildiğini göstermiştir. Bu çalışma erken dönemlerde ortaya çıkan görme kaybının, beyindeki görsel imgeleme bölgelerinin aktivite olması ile bir plastisite gösterdiğine işaret etmektedir.

Plastisitenin gerçekleşmesinde herhangi bir nedenle ortaya çıkan yoksunluk durumu etkili olmakla birlikte, belirli bir yaşantının da beyinde plastisite meydana getirebildiği bilinmektedir. Maymunlarda, kedilerde, sıçanlarda, kuşlarda, bal arılarında ve deniz salyangozlarında deneyime bağlı olarak, beyinde oluşan morfolojik değişiklikler tanımlanmıştır (Briones, Klintsova ve Greenough, 2004). Örneğin, Greenough ve Bailey (1988), sıçanlara yiyecek elde edebilmek için sadece sol pençelerini kullanmayı öğretmiştir. Bu durumda sağ motor korteksin belirli bir bölgesinde anatomik değişiklikler ve sinaptik morfolojide uzun süreli değişimler gözlenmiştir.

Bir başka çalışmada, Briones, Klintsova ve Greenough (2004), çevresel uyarmı yoluyla doğumdan sonra ve yetişkinlikte sıçanlarda yapısal plastisitenin oluşabileceğini gözlemiştir. Araştırmacılar, yetişkin erkek sıçanların görsel korteksinde karmaşık bir çevrede yaşamının etkilerini incelemiştir. Ek olarak, çalışmada, karmaşık çevreden alındıktan sonra sıçanlardaki sinaptik değişmelerin sürüp sürmeyeceği araştırılmıştır. Elektron mikroskopuyla yapılan inceleme sonucunda, uyarıcılar açısından zengin bir çevreye maruz kalan hayvanların tek başına kalan hayvanlara göre daha fazla sinaps/nörona sahip olduğu bulunmuştur.

Bir grup araştırmacı (Prince, Prince, Kinghorn, Fleming ve Rhees, 1998) sıçanlarda yapılan cinsel davranışsal manipulasyonlar sonucunda cinsel olarak dimorfik olan preoptik alanda (POA) bazı değişiklikler olduğunu saptamıştır. Araştırmacılar, dört farklı grup oluşturmuştur: (1) Kontrol grubundaki erkek sıçanlar (2) Gonadları alınmış olan erkek sıçanlar (3) Cinsel açıdan aktif olan erkek sıçanlar ve (4) Cinsel açıdan aktif olmayan erkek sıçanlar. Oniki haftanın sonunda cinsel açıdan aktif olmayan hayvanların preoptik alanının, kontrol grubu deneklerinin ve cinsel açıdan aktif olan deneklerin sahip olduğuna oranla daha küçük olduğu bulunmuştur.

Whishaw (2004), birincil görsel korteks lezyonu sonucunda sıçanların uzamsal becerilerindeki değişimleri incelemiştir. Hayvanlara uzamsal olan ve uzamsal olmayan iki görev yaptırılmıştır. Uzamsal olmayan görev, karanlıkta bir platformu bulmayı gerektirirken; uzamsal görev, bir dizi yere-eşleme problemini içermiştir. Sonuçlar, görsel korteks lezyonu olan sıçanların yer öğrenmesinde bozulma olduğunu göstermiştir. Dolayısıyla, hayvanlar platformun yerini bulamamışlardır. Bununla birlikte, verilen hasarı takiben sıçanlara yaptırılan uzamsal olmayan görev, yer öğrenme görevindeki bozulmayı kısmen düzeltmiştir. Ayrıca, lezyondan önce uzamsal olmayan göreve maruz kalan hayvanların yer öğrenmesi lezyondan sonra tamamen iyileşmiştir.

Beyindeki bir hasar veya yoksunluk etkisi, plastisite ile telafi edilebilmekle birlikte, plastisitenin de bazı sınırlılıkları olduğu bilinmektedir. Örneğin, fonksiyonel plastisitenin yaş ile birlikte değiştiğine dair bazı kanıtlar vardır. Witelson'a (1987) göre, daha erken yaşlarda bir hemisferde ortaya çıkan hasarın iyileşme şansı daha

yüksektir. Erken yaşlarda gerçekleşebilen iyileşme durumu, hemisferik asimetrisinin gelişmemiş olmasından değil, fonksiyonel plastisite oranının genç yaşlarda daha yüksek olmasından kaynaklanmaktadır. Bischof, Herrmann ve Engelage'nin (1991) yaptıkları araştırma buna bir örnek teşkil etmektedir. Araştırmacılar (1991), sakaları farklı gelişim dönemlerinde tek taraflı görsel yaşantıya maruz bırakmışlar ve bu yoksunluk periyodu sonucunda rotundus ve ectostriatum'un morfolojik gelişiminin nasıl etkilendiğini incelemişlerdir. Doğumdan 20. güne kadar yaratılan yoksunluk sonucunda her iki hemisferdeki nöronların hücre boyutunda bir artma olmuş; yoksunluk 100. güne kadar sürdürüldüğünde soma boyutunda hemisferler arasında farklılık ortaya çıkmıştır. Yoksun bırakılan hemisferdeki nöronlar, yoksun bırakılmayanlardan % 15 oranında daha küçük kalmışlardır.

Hubel ve Wiesel (1967, aktaran, Stiles, 2000) yeni doğan kedi yavrularında erken dönemdeki görsel yaşantıları deneysel olarak manipule etmişlerdir. Yapılan bir dizi deney ile çiftgözel (binoküler) ve tekgözel (monoküler) yoksunluğun etkilerini test etmişlerdir. Araştırmacılar genel olarak tekgözel yoksunluğun, striate cortex'in organizasyonunda çiftgözel yoksunluktan daha fazla etkiye yol açtığını bulmuşlardır. Prusky ve Douglas'a (2003) göre de, erken yaşlardaki tekgözel yoksunluğun anatomik ve fizyolojik etkileri, azalan görsel fonksiyon ile birlikte gitmektedir. Bir çalışmada (Giffin ve Mitchell, 1978) kedi yavruları, görsel sistemlerinin geliştiği dönemde (kritik dönem) tekgözel olarak, yoksun bırakıldığında, görsel kortikal nöronlarının büyük bir bölümünün, yoksun göze sunulan görsel uyarıcılar tarafından uyarılamadığı ve bu gözleriyle test edilen hayvanların davranışsal olarak kör olduğu gözlenmiştir.

Prusky ve Douglas (2003), fareleri doğumdan sonraki 19. ve 32. günler arasında tek taraflı görsel yoksunluğa tabi tutmuşlar ve bunların görsel keskinliğini doğumdan 70 gün sonra ölçmüşlerdir. Tekgözel yoksunluk sonucunda görsel keskinlik, normal göze göre % 30 oranında azalmıştır; çiftgözel yoksunluk sonucunda ise, görsel keskinlikte daha düşük bir azalmanın olduğu gözlenmiştir. Çalışmada, tekgözel ve çiftgözel yoksunluk etkilerinin uzun süreli olduğu, ancak, görsel yoksunluğun sadece doğumdan sonraki 19. ve 32. günler arasında etki yarattığı gösterilmiştir.

Prior, Diekamp, Güntürkün ve Manns (2004) da güvercinlerde retinal aktivitenin geçici bir süreliğine bloklanması görsel asimetri üzerinde bir etki yaratıp yaratmadığını tetrodotoxin (TTX) adı verilen bir kimyasal ajan kullanarak incelemiştir. TTX, retinal alıcılardaki aksiyon potansiyellerini bloklar; böylece retinofugal taşınmayı azaltır ve önbeyin düzeylerine kadar görsel yolların gelişimi üzerinde olumsuz bir etkide bulunur. Böylece, araştırmacılar, yumurtadan çıktıktan hemen sonra deneysel koşulda yer alan güvercinlerin sağ veya sol gözlerine TTX ve kontrol koşulunda yer alan güvercinlerin gözlerine de salin enjekte etmiştir. Denekler yetişkinliğe eriştiklerinde tekgözel ve çiftgözel olarak tahıl-çakıl ayırt etme görevinde test edilmiştir. Sağ gözlerine TTX enjekte edilen deneklerin, sol göz performansları kontrol grubundaki sağ gözlerine salin enjekte edilmiş olan kuşların sol göz performanslarından daha yüksek iken; sol gözlerine TTX enjekte edilen kuşların sağ göz performansları da kontrol grubundaki sol gözlerine salin enjekte edilen kuşların sağ göz performanslarından daha yüksek bulunmuştur. Söz konusu bulgular, bir gözdeki retinal alıcıların bloklanması sonucunda oluşan kaybın, diğer gözün performansında ortaya çıkan plastisite ile telafi edilebileliğini ortaya koymuştur.

Başka bir çalışmada Manns ve Güntürkün (1999), yavru güvercinlerde yumurtadan çıktıktan sonra yaratılan tekgözel yoksunluğun davranışsal ve tectal asimetri yönünü etkileyip etkilemediğini incelemiştir. Güvercinlerin sağ veya sol gözleri yumurtadan çıktıktan sonra 10 gün boyunca kapalı tutulmuştur. Denekler yetişkin hale geldiklerinde görsel yanallaşmanın derecesini ve yönünü belirlemek için tekgözel ve çiftgözel olarak tahıl-çakıl ayırt etme görevinde test edilmiştir. Davranışsal testler, sol gözü kapatılan deneysel koşul güvercinleri ve kontrol grubu güvercinlerinin, sağ gözü yoksun bırakılmış güvercinlerden daha iyi ayırt etme performansı gösterdiğini ortaya koymuştur. Güvercinlerin tectal soma boyutları morfometrik olarak analiz edildiğinde, benzer şekilde, sol gözü yoksun bırakılan ve kontrol grubunda bulunan güvercinlerin sol tectum'larında soma boyutunun, sağ gözü yoksun bırakılanların soma boyutundan daha büyük olduğu gözlenmiştir. Sağ göz yoksunluğu olan deneklerde asimetri deseni tersine dönmüştür.

Görsel-Uzamsal Beceriler

Görsel-uzamsal beceriler, çevredeki görsel ipuçlarından veya metrik hesaplamalardan yararlanılarak belirli bir uzamda, bulunulan yerin koordinatlarının zihinsel olarak kodlanmasını ve bu kodlama yoluyla yön bilgisinin belirlenmesini sağlar. Doğada yön bilgisinin belirlenmesi organizmaların yaşam kalımı ve neslin devamı açısından kritik bir rol oynar. Örneğin, görsel-uzamsal becerilerini kullanarak bulunduğu çevre ile ilgili bilgi edinen bir fare, yırtıcıların bulunduğu bölgeleri tespit ederek, av olma tehlikesinden kaçınabilir veya yırtıcıyla karşı karşıya gelme durumunda yırtıcıdan daha etkili bir biçimde kaçabilir. Öte yandan, yiyecek kaynaklarının ve yuvanın bulunduğu bölgenin belirlenmesi de hayvanın yaşamını sürdürmesine katkıda bulunur. Ayrıca, neslini devam ettirmek için uygun bir partner bulmak zorunda olan organizma yine yön tayini yaparak potansiyel eşin bulunduğu bölgeyi belirlemek durumundadır. Görüldüğü gibi görsel-uzamsal beceriler, hem günlük yaşam süresince hem de yaşam boyunca organizmaların ihtiyaç duyduğu donanımlardan birisidir.

İnsanlar ve hayvanlar, görsel uzamsal görevlerde doğuştan gelen ya da sonradan öğrenilen uzamsal becerileri içeren bazı stratejiler kullanmaktadır. Kullanılacak olan stratejinin seçiminde, organizmanın duyuşsal kapasitesi ve mevcut uyarıcıların doğası belirleyici olmaktadır (Chamizo, 2002). Doğada, organizmaların yön bulmasında onlara referans olan görsel olarak sabit bilgi kaynakları vardır. Bunlar, gündüz güneşin doğudan batıya doğru olan hareketi, gece kuzey kutbuna işaret eden ve kutup yıldızı olarak adlandırılan yıldızın varlığıdır. Hayvanların, güneşi kullanabilmeleri için, yerel ve karşılaştırmalı solar ephemeris'i öğrenmiş olmaları gerekir. Solar ephemeris, günün saatinin bir fonksiyonu olarak güneşin ufuktaki pozisyonunu ifade eder (Mackintosh, 1994). Mackintosh'a (1994) göre, hayvanlar güneşin gün içindeki konumu ile içsel saatlerini karşılaştırarak yön bilgisine ulaşırlar; bu nedenle belirli bir uzamda yönelme ve zaman birbirleriyle ilişkili işlevlerdir.

Genellikle, öğrenmenin karmaşık bir formu olarak tanımlanan görsel-uzamsal öğrenme, zihinsel haritalandırma, uzamsal bellek, çalışma belleği, görsel örüntü tanıma ve kategorileme gibi farklı bilişsel bileşenleri içeren karmaşık bir işlemdir

(Noblett ve Swain 2003). Chamizo (2002) uzamsal öğrenme durumları ile bloklama, gölgeleme gibi klasik koşullama görüngüleri arasındaki benzerlikler üzerinde durmuştur. Yapılan bir dizi çalışma (Cheng, 1989; Spetch ve Wilkie, 1994) hedef bölgeyi sinyalleen ipucunun, hedefe olan uzamsal yakınlığının uzamsal öğrenmeyi kolaylaştırdığını göstermiştir. Chamizo, bu uzamsal yakınlığın öğrenmeyi kolaylaştırıcı etkisini, klasik koşullamadaki CS ve US arasındaki zamansal yakınlığın koşullanmayı kolaylaştırıcı etkisine benzetmektedir. Öte yandan bir grup araştırmacı (O'Keefe ve Conway, 1978; O'Keefe ve Speakman, 1987), uzamsal öğrenmenin diğer öğrenme türlerinden tamamen bağımsız olduğunu öne sürmektedir. Bu araştırmacılara göre, uzamsal öğrenme, diğer öğrenme türlerinden farklı olarak, bazı özelleşmiş sinirsel yapıların aktivitesi ve özgün stratejilerin kullanılması ile gerçekleşmektedir.

Tolman'ın (1948) T-labirenti kullanarak yaptığı deneyler tipik birer uzamsal öğrenme görevidir. Tolman (1948), sıçanları iki hedef kutudan içinde yiyecek olanı bulmak üzere talim etmiştir. Tolman'a göre bu, sıçanın doğru hedef kutu ile yiyecek arasında ve diğer hedef kutu ile yiyeceğin olmayışı arasında çağrışımsal bir bağlantı kurduğu bir klasik yer öğrenmesidir. Ancak, ona göre sıçanlar labirent görevi sırasında bilişsel bir harita kullanarak labirentin doğru koluna ulaşabilmektedir.

Kuşlar ise, yönlerini bulmakta güneşin, yıldızların ve manyetik alanların varlığından yararlanarak farklı bazı stratejiler kullanmaktadır. Bu şekilde kuşlar, yuvalarından kilometrelerce uzakta bulunan yerlere gittikten sonra bile yuvalarına dönebilmektedir. Keeton (1974, aktaran, Chamizo, 2002) bir çalışmasında fotoperiyodik aralığı değişimlemek yoluyla güvercinlerin içsel saatini değiştirmiş ve havanın güneşli olduğu durumlarda kuşların yanlış yöne gittiğini; buna karşın havanın bulutlu olduğu günlerde doğru yöne doğru uçtuklarını gözlemiştir. Bu durum, güvercinlerin öncelikle güneş gibi ipuçlarından yararlandığına; alternatif bir sistem olarak, manyetik sistemi de bir pusula gibi kullanabildiğine; dolayısıyla güvercinlerin yön bulmak için bir bilişsel haritaya sahip olduğuna işaret etmektedir.

Bilişsel harita teorisine (cognitive map theory) göre, kümeleşmiş haldeki hipokampal nöronların aktivitesi, hayvanın kendi başına yönelmesine yardım eden, çevrenin harita-benzeri bir temsiline çıkarılmasını sağlar. Jacobs'a göre (2003),

bilişsel harita, genel ve özel olarak iki şekilde tanımlanabilir: Genel olarak, hareketlerimizi planlamak için kullandığımız, çevremizdeki yüzeyler arasındaki makroskopik geometrik ilişkilerin merkezi sinir sistemine kaydedilmesidir. Bu yapının özünde ise, belirli nesnelerin, çok sayıdaki diğer nesnelerin arasında veya koordinat sisteminde karşılıklı uzamsal ilişkilerin çıkarsanabildiği global bir temsili yer almaktadır.

O’Keefe ve Nadel 1978’de (aktaran, Nadel ve MacDonald, 1980) bilişsel haritanın temelinde yatan sinirsel yapının hipokampus olduğuna dair bir teori ortaya atmıştır. Hipokampusün yer öğrenmedeki rolüne ilişkin olarak yapılan çalışmalar (O’Keefe ve Conway, 1978; O’Keefe ve Speakman, 1987) sıçanlarda hipokampüste bulunan belirli hücrelerin tanıdık bir çevrede bulunma durumunda aktif hale geldiğini göstermektedir.

O’Keefe ve Nadel’e (1978, aktaran, Chamizo, 2002) göre sıçanlar, bir labirentte doğru yönü iki yolla bulabilir. “Doğru uzamsal öğrenme” (true spatial learning) olarak adlandırılan stratejide, organizma labirentin bulunduğu çevrenin ve hedefin bulunduğu labirent kolunun bir bilişsel haritasını oluşturur. “Rehber öğrenme” (guidance learning) olarak adlandırılan öğrenme türünde ise, organizma belirli bir ipucuna veya ipuçları setine odaklanır. O’Keefe ve Nadel uzamsal ve rehber öğrenmenin temel olarak birbirinden farklı olduğunu ve her birinin farklı beyin yapıları tarafından kontrol edilen öğrenmenin bağımsız formları olduğunu vurgulamaktadır.

Öte yandan, Olton, Becker ve Handelmann (1979) hipokampusün çalışma belleğine ilişkin bir işlevinin olduğunu öne sürmüştür. Hipokampusün esas olarak hangi işlemin temelinde yer aldığını anlamak için bir dizi çalışma yapılmıştır. Nadel ve MacDonald (1980), sıçanlara uzun süreli belleği ve kısa süreli (çalışma) belleği içerecek şekilde bir labirent görevinin yer ve ipucu olmak üzere iki versiyonunu öğretmiştir. Araştırmacılar, hipokampüste lezyon yarattıktan sonra, sıçanların, ipucu görevini tekrar yapabildiklerini; ancak yer öğrenme görevini yapamadıklarını gözlemişlerdir. Benzer bir çalışmada Matsumoto ve Watanabe (1999) sıçanlarda hipokampusün uzamsal bellek ve koku ile ilişkili bellek üzerindeki rolünü bu bölgeye tek veya çift taraflı hasar vermek yoluyla incelemişlerdir. Hipokampüsteki

çift taraflı lezyon, sıçanların hem radyal labirentteki uzamsal performansında hem de bir ay sonra test edildiklerindeki uzamsal çalışma belleğinde bozulma meydana getirmiştir. Buna karşın, koku ile ilişkili öğrenmede bozulma gözlenmemiştir. Buna göre, hipokampus, uzamsal bellekte önemli bir rol oynamaktadır ve tek taraflı hipokampus uzamsal görevi yerine getirmede yeterli olmaktadır.

Çalışmalar, hipokampus hasarı sonucunda çalışma belleği ile ilgili olduğu düşünülen görev türünde hayvanların performansının etkilenmediğini göstermiştir. Bu durum bilişsel haritalandırma hipotezini destekler niteliktedir.

Bilişsel haritalandırma ve çalışma belleği hipotezini karşılaştırmak üzere yapılan bir başka çalışmada (Parker ve Walley, 1988) iki grup sıçan opak bir suyun içerisinde bulunan bir platformun yerini öğrenmek için iki farklı strateji kullanmak üzere talim edilmiştir. Harita grubundaki sıçanlar denemeler boyunca platforma ulaşmak için bir uzamsal haritalandırma stratejisi kullanmıştır. İpucu grubundaki sıçanlar ise, her bir denemede seçkisiz olarak yerleştirilen platformun yerini sinyalleleyen bir ipucunu takip etmeyi gerektiren bir rehberlik stratejisi kullanmıştır. Bu aşamadan sonra her bir grubun yarısında dentate gyrus'a düşük düzeyde tek taraflı elektriksel uyarım yapılmıştır ve denekler, hemen su-labirent testine maruz bırakılmıştır. Uyarım sonucunda hem harita hem de ipucu grubunda bozulma gözlenmiştir. Bununla birlikte ipucu grubunda farkında olmadan işin içine katılan bir uzamsal özellik olduğuna dikkat çekilmiştir. İpucu grubundaki bu uzamsal özellik devre dışı bırakıldığında hayvanlar ikinci uyarımdan etkilenmemiştir. Buna karşın, harita hayvanları bozulma göstermeye devam etmiştir. Bu bulgular, dentate nucleus'un bilişsel harita ile ilgili bir yapı olduğuna işaret etmektedir.

Kimble ve BreMiller'in (1981) sıçanlarda hipokampusün uzamsal gizil labirent öğrenmedeki işlevi ile ilgili olarak yürüttüğü çalışmada sıçanların hipokampusünde lezyon yaratılmış ve hayvanlar Hebb-Williams labirentinde test edilmiştir. İlk denemelerde hem kontrol grubunda hem de lezyon grubunda anlamlı gizil öğrenme gözlenmiştir. Ancak, kontrol sıçanlarından farklı olarak, geri kalan test denemelerinde hippokampal lezyonu olan sıçanların hatalarında daha düşük bir iyileşme meydana gelmiştir. Çalışma bulguları, hipokampusün sadece çalışma

belleği ile ilgili değil; uzamsal gizil öğrenme ile ilgili bir beyin yapısı olduğunu ortaya koymuştur.

Hipokampüsün bilişsel haritalandırma işlevine ilişkin olarak son dönemlerde ortaya atılan paralel haritalandırma teorisine (Jacobs ve Schenk, 2003) göre, hipokampüs iki haritalandırma sistemini kodlamaktadır. İlişki haritası (bearing map), başlıca dentate nucleus'da olmak üzere uyarıcı özellikleri gibi doğrudan ipuçları tarafından yapılandırılır. Taslak haritası (sketch map) ise, hipokampüste olmak üzere pozisyonel ipuçları tarafından yapılandırılır. İlişki haritası ve taslak haritası iki sınıf haritayı temsil etmektedir ve aynı zamanda yönelimsel ve pozisyonel olmak üzere iki sınıf ipucundan oluşmaktadır. Yönelimsel ipuçları, koku, ışık, ses gradyanları, sınır işaretleri, görsel ipuçları gibi uzaklık ile ilgili ipucu sağlamayan uyarıcılardır. Pozisyonel ipuçları ise, hedefin uzaklığını doğru bir şekilde tahmin etmekte kullanılabilen hedefe yakın olan ayrı ve tek olan nesnelerdir.

Jacobs'a göre (2003) bu haritalar, sabit olmalarına ve plastisitelerine ilişkin olarak da farklılık göstermektedir. Taslak haritası, uzak mesafelerde pozisyonun kaba bir tahminini sağlayan tek bir temsildir. Bir defa oluşturulduğunda mutlak uzamda pozisyonel ipuçlarının bir yapı iskelesi olarak iş görür. Buna karşın, ilişki haritası, tek bir temsil değildir; ancak bir tür haritadır. Taslak haritalar, parçalara ayrılmış araştırma örüntülerinden oluşmaktadır. Burada yolunu bulmaya çalışan organizma, birbirleriyle ilişkisini hatırlamadığı çeşitli yersel alanlarda deneyimine sahip olacaktır. Bu durumda söz konusu alanlar farklı taslak haritalarda kodlanır. Pozisyonun bir gradyandaki değişmelere bakılarak çıkarsandığı ilişkisel haritanın aksine, taslak harita her bir ipucunun özelliklerinin kodlanması için önemli bir uzamsal belleğin varlığını gerektirir. Taslak haritaları geçici veya uzun-sürekli olabilir. Taslak haritaları güçlendirme süreci boyunca üzerine başka bir şey kaydedilene kadar bir orta bellek deposu olarak hipokampüste varlığını sürdürebilir.

İlişki haritasından ve taslak haritasından gelen veriler birleştirildiğinde ise bütünleştirilmiş harita (integrated map) ortaya çıkar. Bütünleştirilmiş haritalar birbirine paralel çalıştığı için birinde ortaya çıkan bozulma, diğerinin öğrenmesi tarafından telafi edilebilir. Böyle bir paralel fonksiyon, kısmi hipokampüs lezyonlarından sonra öğrenmenin gerçekleşmesi, uzamsal öğrenmedeki cinsiyet

farklılıkları ve hippocampal neurogenesis'in işlevi gibi uzamsal öğrenmedeki paradoksları açıklayabilmektedir. Örneğin, hipokampüsün bazı bölgelerinde oluşan hasarlar, uzamsal öğrenmenin tamamen kaybı ile sonuçlanmaz. Çünkü söz konusu hasar, taslak ya da ilişki haritasından sadece birinde bir bozulmaya yol açmış olabilir. Böyle bir durumda, geriye kalan harita, uzamsal öğrenmenin, kısmi de olsa, gerçekleşmesine olanak sağlamaktadır. Bu şekilde, hipokampüsün kendisini yeniden yapılandırması mümkün olabilmektedir. Ayrıca uzamsal becerilerdeki cinsiyet farklılıklarının da bu iki tür haritanın kullanımı veya birleştirilmesi sürecinde ortaya çıktığı düşünülmektedir.

Bir grup araştırmacı (McNaughton, Knierim ve Wilson, 1995) ise, hayvanların bilişsel haritalara ihtiyacı olmadığını öne sürmüştür. Araştırmacılar, onun yerine, hayvanların bir yerden diğerine gitme hareketlerine ilişkin olan bellekleri ile bağıntılandırılan çevrenin yerel görünümüne ilişkin bir belleğe sahip olduğunu düşünmektedir.

Uzamsal Bellek ve Uzamsal Belleğin Sinirsel Temelleri

Uzamsal bellek, nesnelerin uzaklık ve yön gibi birbirleriyle olan ilişkilerini hatırlamak olarak tanımlanmaktadır. Uzamsal bellek, çevrenin uzamsal taslaklarını hatırlama becerisini içerir; bu yönden, organizmanın nesnelerin yeri, kendi konumu ve bir yerden diğer bir yere nasıl gidileceği hakkında bilgi sahibi olması olarak da değerlendirilebilir.

Uzamsal bellek üç temel alt işleme bölünerek değerlendirilmektedir (Kessels, Kappelle, de Haan ve Postma, 2002). (1) Nesne özellikleri ile nesnenin yeri arasındaki ilişkinin işlenmesi (Object-location binding) (2) Nesnenin yerinden bağımsız olarak metrik bilginin işlenmesi (3) Bu iki işlemi birleştiren ve günlük yaşam durumlarına uygulanabilen bir birleştirme mekanizması yoluyla pozisyonel bilgi, nesne özellikleri ve nesnenin yeri arasında bağlantı kurulması.

Bilkey'e (2004) göre, çevrede amaçlı bir şekilde dolaşmamız uzamsal bellek sayesinde mümkün olmaktadır ve bu becerinin kaynağına ilişkin sinirsel bulgular hipokampüste bir uzamsal beceri merkezinin varlığına işaret etmektedir. Çevremizde nelerin olduğunun farkına varmak ve onu hatırlamak için temel olarak iki sinirsel sistemin çalıştığı düşünülmektedir: Perirhinal cortex'de yer alan farketme sistemi,

etraftaki nesnelerin yakın olduğuna dair bilgi sağlarken; hipokampüste yer alan ikinci sistem ise, her bir nesnenin birbirlerine göre olan düzenine ilişkin bilgi sağlar (Muller, 2003).

Hipokampus uzamsal ve yeni öğrenilen uzamsal bilginin geçici bellek temsili ile ilişkilendirildiği çeşitli bellek işlemlerinden sorumlu olan bir anatomik yapıdır. Ek olarak, hippocampal formation'ın, yön bulmada ve günlük yaşantımızda çevredeki eşyaların yerini bulmakta önemli bir role sahip olduğu bilinmektedir (Maguire, Frith, Burgess, Donnet ve O'Keefe, 1998). Hipokampus hem kuşların hem de memelilerin, uzamsal belleği ve uzamsal bilişinde önemli bir rol oynamaktadır. Sherry, Jacobs ve Gaulin'e (1992) göre, doğal seçim, cinsel seçim ve yapay seçim, ekolojik bakımdan önemli olan problemleri çözmek için uzamsal becerileri gelişmiş bir grup hayvanın hipokampus boyutunda bir artmaya yol açmıştır. Örneğin, yiyecek depolayan kuşlar, çevrede dağınık bir şekilde bulunan çok sayıdaki yiyeceğin yerini hatırlayabilirler. Çok eşli hayvanlar ise, eşlerin yerine ilişkin bilgiyi akıllarında tutmaya çalışır. Bu tip hayvanlardaki gelişmiş uzamsal beceriler, hipokampusun boyutundaki artma ile ilişkilidir. Örneğin güvercinlere yapay olarak yol bulma becerisinin kazandırılması hipokampus boyutunda karşılaştırılabilir bir artışa yol açmaktadır. Sherry ve arkadaşlarına göre (1992), söz konusu kuşlar ve kemirgenler farklı genetik ardalardan gelmekle birlikte, her iki türde de ortak olarak hipokampal boyut ve uzamsal beceriler arasında ilişkiler bulunmaktadır.

Jacobs (2003) hipokampus lezyonlarıyla ilgili olarak yapılan bellek çalışmalarına dikkat çekmektedir. Ona göre memelilerde bütünleştirilmiş harita bir defa uzun-sürelili belleğe aktarıldıktan sonra meydana gelen bir hipokampus lezyonu, tanıdık olan bir yeri hatırlamakta kullanılan belleği etkilememektedir. Buna göre, güvercinde hipokampüse gelen hasar, önceden kazanılmış olan belleği bozmamaktadır; buna karşın yeni karşılaşılan bir yerin öğrenilmesini güçleştirmektedir.

Bingman ve Yates'in (1992) çalışması da bu görüşü destekler niteliktedir. Araştırmacılar, hipokampal lezyon yarattıktan sonra, yetişkin güvercinlerin yer öğrenmesinde bozulma gözlenmezken, naif güvercinlerin yer bulma performansında bozulma olduğunu gözlemiştir.

Öte yandan, fonksiyonel görüntüleme çalışmaları, uzamsal bellek ile ilişkili olan başka beyin yapılarının da varlığını ortaya koymaktadır. Örneğin, prefrontal cortex'in uzamsal bellek görevi sırasında aktif olduğu sinirsel görüntüleme çalışmalarıyla (Prabhakaran, Narayanan, Zhao ve Gabrielli, 2000) ortaya konmuştur.

Ayrıca Mesulam (1999), yaptığı fonksiyonel MRI çalışmasıyla posterior temporal lobun uzamsal bellek görevlerinde önemli bir rol oynadığını göstermiştir. Buna göre, hipokampusu de içerecek şekilde temporal lob hasarı, yer ve labirent öğrenmede bozulma yaratmaktadır (Smith ve Milner, 1989). Benzer şekilde, Milner (1965) insanlarda, frontal lob lezyonuna sahip olan hastaların labirent öğrenme görevinde başarısız olduklarını gözlemiştir.

Bu yapıların dışında striatum ve caudate nucleus gibi sinirsel yapıların da uzamsal belleğin işlenmesi ile ilişkili olduğu ortaya konmuştur. Primatlarda superior frontal sulcus'un, dorsolateral prefrontal cortex ve hippocampal formation'ın uzamsal çalışma belleğinde görev aldığı bilinmektedir (Li, Matsumoto ve Watanabe, 1999). Sıçanlarda ise, medial frontal cortex'in primatlardaki medial frontal cortex'e karşılık geldiği düşünülmektedir.

Ayrıca, postrhinal cortex'in de uzamsal bellekte rol oynadığı düşünülmektedir. Liu ve Bilkey (2002), bir çalışmasında postrhinal cortex'lerinde (POR) lezyon yaratılan sıçanları bir dizi uzamsal bellek testinden geçirmiştir. POR lezyonlu sıçanlar, sham grubu ile karşılaştırıldığında hem su labirenti hem de radyal labirent görevlerinde bozulmuş bir referans belleği ve standart radyal labirentte bozulmuş bir çalışma belleği performansı göstermiştir. Gecikmeli yere eşleme (delayed nonmatching to place) testinde bozulma sergilemiştir. Bu bulgular POR'un uzamsal bilginin işlenmesinde gecikmeden bağımsız bir role sahip olduğuna işaret etmektedir.

Söz konusu anatomik yapıların uzamsal bellek ile ilişkili olan işlevleri daha detaylı olarak incelendiğinde uzamsal belleğe ilişkin yer hücrelerinin (place cells) olduğu çeşitli çalışmalarla (McNaughton, Knierim ve Wilson, 1995; Muller ve Kubie, 1987; O'Keefe ve Dostrovsky, 1971; Wilson ve Tonegawa, 1997) ortaya konmuştur. Yer hücreleri, aktivitesi organizmanın çevredeki yerine oldukça bağımlı olan hipokampal piramidal nöronlardır (Cressant, Muller ve Poucet, 2002). Yer hücreleri, belirli bir çevrede bulunma durumunda aktif hale gelmek üzere

yapılanmıştır. Muller (2003), yer hücrelerinin temel özelliklerini bir örnekle betimlemektedir. Belirli bir dairesel mekanda bulunduğu varsayılan bir fare, hedefin bulunduğu bölgeye yaklaştığında bir nöron aktif hale gelir ve aksiyon potansiyelini ateşler. Bu hücre, bir yer hücresidir ve hedef tarafından belirlenen özgün bir yer bölgesine sahiptir. Fare, yer bölgesine yaklaştıkça, sinirsel ateşlenme oranı artar. Bu yolla, fare, yer bölgesinin merkezine ne kadar yakın olduğunu anlayabilir. Her biri, farklı yer bölgelerinde aktif hale gelen binlerce yer hücresi vardır. Fare farklı bölgelerde dolaştıkça farklı nöronlar ateşlenir. Ek olarak, her bir yer hücresinin şekli ve büyüklüğü de farklı olabilir. Birbirleriyle örtüşen yer hücrelerinin çoklu olarak ateşlenmesi ile belirli bir çevrenin içsel bir uzamsal haritasını yapılandırılır. Böyle bir yapılanmada, yer hücrelerinin ateşlenme örüntüsü hayvana pozisyonunun konumu hakkında bilgi verir.

Yer hücrelerinin konumu uzamsal ipuçları ile bağıntılıdır. Çünkü, uzamsal bilgi, sabit referans noktaları kullanılarak işlenmektedir. Her bir yer hücresi, hayvanın içinde bulunduğu uzamsal çevreye bağlı olan çoklu yer bölgelerine sahiptir. Örneğin, bir odada bulunma durumunda aktif olan bir yer hücresi olduğu varsayalım. Bu hücre, duvarları farklı renkte olan diğer bir odaya girildiğinde pasif hale gelecektir. Dolayısıyla, o hücrenin yer bölgesi, hangi odada bulunulduğuna bağlı olarak değişecektir. Değişen çevreye bağlı olarak meydana gelen, yer bölgesindeki değişme tekrar haritalandırma (re-mapping) olarak adlandırılır ve haritalanabilecek alanın sayısını hızla artırır. Yer bölgelerinin oluşturulması ve ifade edilmesi oldukça plastik bir süreçtir. Cressant, Muller ve Poucet (2002), T-labirentinde bulunan farelerin yer hücrelerinden kayıtlar almıştır. Araştırmacılar labirenti çeşitli açılarda döndürmüşler ve yer hücrelerinin ateşlenmesinin döndürmeden nasıl etkilendiğini incelemişlerdir. 45 derecelik döndürme tekrar haritalandırmaya neden olmuştur. Bu durum, araştırmacılar tarafından, tüm labirent kolları ve odadaki ipuçları arasındaki ilişkinin bozulması sonucunda tekrar haritalandırmanın ortaya çıkması yönünde yorumlanmıştır.

Tek bir yer hücresinden, bir yer bölgesinin tekrar haritalandırılması süreci, en az iki alt işleme ayrılmaktadır (Muller, 2003): (1) Yeni yer bölgesinin oluşturulması ve (2) Bunun uzun-sürekli kalıcılığının sağlanması (yer bölgesinin değişmezliği= place field stability). NMDA (N-methyl-D-aspartate) reseptörlerinin bu iki süreçte de

yer aldığı gösterilmiştir. NMDA reseptörleri glutamat'ın bağlandığı bir reseptör sınıfıdır (Kandel, Schwartz ve Jessell, 1995). Yer bölgesi değişmezliğindeki plastisitenin doğası, NMDA reseptörlerine bağlı hücrel mekanizmaları içerir (Muller, 2003): NR2A ve NR2B alt ünitelerini içeren bu NMDA reseptörleri özellikle CCP (3-(2-Carboxypiperazin-4-yl)propyl-1-phosphonic acid) tarafından bloklanmaktadır. NMDA reseptörlerinin antagonisti olan CPP'ye maruz kalan bir yer hücresi, normal bir şekilde yer bölgeleri ile ilgili olarak tekrar haritalandırma yapar. Ancak, bir sonraki gün aynı değiştirilmiş çevreye maruz kalındığında, bu yer hücreleri farklı bir beyin bölgesinde tekrar haritalandırma yapar. Diğer bir deyişle hücre, o çevreye daha önce maruz kaldığını “hatırlayamaz” ve onu yabancı bir çevre olarak değerlendirir. Böylece farklı bir yer bölgesi oluşturur.

Transgenetik çalışmalar, NMDA reseptörlerinin uzamsal bellek üzerindeki etkisine yönelik olarak bulgular sağlamaktadır. Bu çalışmalar yoluyla bir hücre ya da organizmada bulunan genler, bir dizi gen veya DNA eklemek, çıkarmak ya da yeniden birleştirilmek suretiyle değiştirilmektedir. Wilson ve Tonegawa (1997) da sıçanlarla yaptıkları transgenetik çalışmada hipokampusün CA1 adlı bölgesinde bulunan piramidal hücrelerin sinaptik plastisitesinin uzamsal bellek bilgisi için temel rol oynadığını bulmuşlardır. Hipokampusün CA1 bölgesindeki NMDA reseptörleri, temel sinaptik plastisite formları için bir geçiş düğmesi olarak iş görmektedir ve bu reseptörlerin varlığı çeşitli öğrenme türleri için gereklidir (Shimizu, Ya-Ping, Rampon ve Tsien, 2000). Bir NMDA alt ünitesi olan NR1'in ise, NMDA reseptörünün işlevinde temel rol oynadığı bilinmektedir. NR1 alt ünitesinin devre dışı bırakılması durumunda, fareler normal bir gelişim göstermesine ve sağlıklı olmasına karşın, Morris su labirentinde olduğu gibi, saklanmış olan nesnelerin yerini bulmakta zorlanmaktadır. Kontrol grubundaki farelerle karşılaştırıldığında, NR1 alt ünitesi bloklanan deneklerin, Morris su tankındaki gizli platformun yerini bulmaları daha uzun zaman almıştır.

NMDA reseptörlerinin farmakolojik olarak bloklanması da benzer etkilere sahiptir. Bununla birlikte, CA3 hipokampal hücrelerdeki NR1 alt ünitesinin devre dışı bırakılması durumunda, karmaşık ateşlenme örüntülerinde bazı kayıplar olmakla birlikte, uzamsal bellek normal kalmaktadır. Muller (2003), söz konusu transgenetik ve farmakolojik çalışmalardan elde edilen bulguların, uzamsal bellek sistemlerinin

farklı bileşenlerine ilişkin özgün sinirsel devrelerin varlığına işaret ettiğini öne sürmektedir.

Görsel-Uzamsal Becerilerde Cinsiyet Farklılıkları

Erkekler ve dişiler morfolojileri, fizyolojileri ve bilişsel becerileri bakımından farklılık göstermektedir (Jones, Braithwaite ve Healy, 2003). Kuşlardaki ötme davranışı, balıklardaki kur yapma davranışları cinsiyete özgü değişiklik gösteren belirgin davranış örnekleridir. Benzer örüntüler insanlarda da mevcuttur. Araştırmalar IQ testlerinde cinsiyetler arasında fark olmamasına rağmen, kadınların sözel görevlerde, algısal görevlerde ve ince motor becerilerde daha iyi performans gösterdiklerini; buna karşın erkeklerin matematiksel görevlerde, harita okuma ve yön bulma gibi görsel-uzamsal becerilerde daha iyi olduklarını göstermiştir (Cochran ve Wheatley, 1998; Gladue, Beatty, Larson ve Staton, 1990; Hines, 1982; Velle, 1987). Ayrıca erkeklerin, uzamsal imgelemeye dayalı görevlerde kadınlardan daha iyi olduğu bilinmektedir (Güntürkün, Hausmann ve Tegenthoff, 2003).

Araştırmalar kadınların ve erkeklerin yön bulma stratejilerinin farklı olduğuna ilişkin olarak da bulgular sağlamaktadır. Örneğin, Rahman, Anderson ve Govier'ın (2005) çalışmasında heteroseksüel kadınların ve erkeklerin farklı yön bulma stratejileri kullandığı ortaya konmuştur. Buna göre, kadınlar ipucu stratejisini kullanarak yön bulmakta iken, erkekler tipik olarak bir yönelim stratejisi kullanmaktadır. Çalışmada yer alan homoseksüel erkekler ise, kadınlara benzer bir şekilde ipucu stratejisini kullanmıştır. Ayrıca Mann, Sasanuma ve Masaki'nin (1990) yaptığı bir çalışmada bu becerilerdeki cinsiyet farklılıklarının kültürden bağımsız olduğu gösterilmiştir.

Kadınların ve erkeklerin uzamsal becerilerde farklılık göstermesi ile ilgili olarak, cinsiyet rollerine (Saucier, McCreary ve Saxberg, 2002), evrimsel (Eals ve Silverman, 1994; Geary, 2003) ve hormonal mekanizmalara (Gouchie ve Kimura, 1991; Wisniewski, 1998) ilişkin teoriler ortaya atılmıştır.

Cinsiyet farklılığının altında yatan bir faktör olarak değerlendirilen cinsiyet rol sosyalleşmesi, bireylerin, erkeklerin ve kadınların kişilikleri hakkındaki basmakalıp görüşleri içselleştirmesi ve cinsiyete özgü basmakalıp yollarla davranması olarak

tanımlanmaktadır (Saucier, McCreary ve Saxberg, 2002). Cinsiyet rollerinin uzamsal becerilerdeki önemine ilişkin olarak yapılan çalışmalar uzamsal becerinin erkeksi tipte (masculine-typed) cinsiyet rol treytleri ile pozitif bir ilişki içinde olduğuna işaret etmiştir (Saucier ve ark., 2002). Buna göre, erkeğe özgü davranışlar uzamsal becerinin gelişimini ilerletmekte; buna karşın kadına özgü davranışlar böyle bir ilerlemeye yol açmamaktadır. Ancak, cinsiyet rollerine ilişkin açıklamalar, hem insan dışındaki türlerin uzamsal becerilerindeki cinsiyet farklılıklarına ilişkin bir açıklama getirmemesi bakımından hem de cinsiyet rollerinin temelinde yatan süreci göz ardı etmesi bakımından uzamsal becerilerdeki cinsiyet farklılıklarını açıklamakta yetersiz kalmaktadır.

Konuya ilişkin olarak ortaya atılan evrimsel hipotezler ise, insanın evrimi sırasında kadınların toplayıcılık yaparak ve erkeklerin de avcılık yaparak yiyeceğe erişimesinin uzamsal becerilerde cinsiyet farklılıklarına yol açtığını öne sürmektedir. Bu hipotez, kadınların yerleri hatırlamakta erkeklerden daha iyi olduğunu; erkeklerin ise, avlanma için gerekli olan uzamsal becerilerde kadınlardan daha iyi olduğunu yordamaktadır. Araştırmalar, evrimsel yiyecek arama hipotezini destekleyici yönde bulgular sağlamaktadır. Örneğin, kadınların nesne-yer görevlerinde erkeklerden daha iyi performans gösterdiği (Duff ve Hampson, 2001; Eals ve Silverman, 1994; aktaran, Jones, Braithwaite ve Healy, 2003); buna karşın erkeklerin yön tarif etme veya yol bulma gibi coğrafik görevlerde daha iyi olduğu (Dabbs ve ark., 1998; Silverman ve ark., 2000; aktaran, Jones, Braithwaite ve Healy, 2003) bulunmuştur. Genel olarak evrimsel görüş, dişilerdeki ve erkeklerdeki uzamsal beceri farklılıklarını, karşılaşılan farklı problemleri çözmek üzere adaptif olarak ortaya çıkmış stratejiler olarak değerlendirmektedir.

Ayrıca, insanlardaki söz konusu cinsiyet farklılıklarının altında yatan fizyolojik ve biyolojik yapılar ve işleyiş mekanizmaları da çalışılmaktadır. Örneğin corpus callosum, isthmus, splenum ve neocortex gibi yapılardaki nöroanatomik asimetrielerin cinsiyet farklılıklarında rol oynadığı düşünülmektedir (Wisniewski, 1998). Ayrıca Wisniewski, hem insanlarda hem de hayvanlarda bu asimetrielerin oluşmasında cinsiyetlere özgü gonadal hormonların etkili olduğuna dikkat çekmektedir. Klinik vakalardan ve normal örneklemelerden elde edilen çeşitli veriler, prenatal ve postnatal

dönemdeki yüksek düzeydeki androjenin uzamsal becerilerin gelişimini kolaylaştırdığını göstermektedir (Berenbaum, Korman ve Leveroni, 1995).

Choi ve Silverman (2002), kadınlardaki ve erkeklerdeki döngüsel testesteron ve östradiol düzeyleri ile rota öğrenme stratejileri arasındaki ilişkiyi incelemiştir. Testesteron erkeklere-özü rota öğrenmesiyle pozitif korelasyon gösterirken, kadınlarda böyle bir ilişki gözlenmemiştir. Bu bulgular, günlük yaşama uyarlanabilecek uzamsal işlemlerde döngüsel testesteron ve cinsiyete özü ilişki örüntülerinin varlığına işaret etmektedir.

Öte yandan, Crucian ve Berenbaum (1998), sağ hemisferin organizasyonu bakımından cinsiyetler arasında farklılık olduğunu öne sürmektedir. Buradan yola çıkarak araştırmacılar, sağ hemisferin, erkeklerde uzamsal becerilerde ve kadınlarda duygusal algıda özelleşmiş olduğu hipotezini test etmiştir. Bulgular, beklendiği gibi erkeklerin uzamsal testlerde daha iyi performans gösterdiğine; buna karşın, duygusal ifade testinde cinsiyetler arasında anlamlı fark olmadığına işaret etmiştir.

Uzamsal görevlerde cinsiyet farklılıkları pek çok hayvan türünde de gözlenmektedir. Örneğin, Lacreuse ve arkadaşlarının (2005) rhesus maymunlarıyla yaptıkları bir çalışmada, maymunlar bir uzamsal bellek testine tabi tutulmuştur. Araştırma sonuçları, erkeklerin dişilerden daha iyi performans gösterdiğini, ek olarak her iki cinsiyetin referans ve çalışma belleği performansının yaş ile birlikte düştüğünü ortaya koymuştur. Ancak ilginç bir şekilde, diğer bir grup denek, eğitilerek test edildiğinde erkeklerin performansında değişme olmazken, dişilerin performansında anlamlı bir artış gözlenmiştir. Söz konusu bulgular, maymunlarda cinsiyetler arasında uzamsal işlemlere ilişkin olarak bazı bilişsel farklılıkların bulunduğu işaret etmektedir.

Atların uzamsal becerilerinde de cinsiyet farklılıkları olduğuna ilişkin bazı bulgular elde edilmiştir. Örneğin, Murphy, Waldmann ve Arkins'in 2004 atlarla yürüttüğü bir çalışmada denekler altı teste tabi tutulmuştur. Erkeklerin altı testte gösterdiği performanslar arasında bir farklılık gözlenirken, dişilerin performansı altı test boyunca sabit kalmıştır. Bununla birlikte testlerin tamamlanma süresinin, erkeklerde, dişilere göre daha kısa olduğu gözlenmiştir. Bu durum atların uzamsal becerilerinde de erkeklerin daha avantajlı olduğunu göstermektedir.

İnsanlardan ve primatlardan elde edilen bulgularla tutarlı olarak pek çok kemirgen türüyle yapılan deneyler (Gaulin ve FitzGerald, 1989) labirent koşma becerisinde cinsiyet farklılıkları olduğunu, erkeklerin bu görevde daha hızlı olduğunu ve daha az hata yaptığını ortaya koymuştur. Buna karşın, çam faresi türünde labirent öğrenmede cinsiyetler arası bir fark gözlenmemiştir (Jacobs, Gaulin, Sherry ve Hoffman, 1990; aktaran, Nelson, 1995). Söz konusu bulgular labirent performansındaki cinsiyet farklılıklarının türler arasında değişim gösterdiğini ortaya koymuştur.

Farelerdeki ve sıçanlardaki uzamsal becerileri test etmek için çeşitli labirent düzenekleri kullanılmaktadır. Bunlardan birisi olan radyal labirent, genellikle organizmanın göreve belirli bir dairenin merkezinden başladığı ve dairenin etrafında çok sayıda koridorun bulunduğu bir labirent türüdür. Genellikle organizmanın ulaşmak istediği hedef labirent kollarından birinin sonunda bulunur. Bu düzenek yoluyla organizmaların uzamsal becerileri çalışılabilmektedir. Radyal labirentin kullanıldığı bazı çalışmalar, erkeklerin daha iyi performans gösterdiği bir cinsiyet farklılığına işaret etmektedir; öte yandan, bir takım çalışmalar da cinsiyet farklılığı olmadığı yönünde bulgular sağlamaktadır (Lebowitz ve Brown, 1999).

Öte yandan, öğrenme ve bellek çalışmalarında kemirgen türlerinin model olarak kullanıldığı araştırmaların bir meta-analizini yapan Jonasson (2005), sıçan türünde radyal ve su labirenti protokollerinde erkeklerin avantajlı olduğunu göstermiştir. Ancak, su testinde gözlenen erkek avantajı daha az iken, labirent koridorlarının bulunduğu protokollerde erkekler ve dişiler arasındaki farkın erkekler lehine bir artış gösterdiği gözlenmiştir. Farelerle yapılan çalışmalar ise farklı bir örüntü göstermiştir. Buna göre, dişi farelerin, su testinde, erkeklerin de, radyal labirent testinde küçük bir avantaj sağladığı gözlenmiştir.

Ayrıca, erkek ve dişi sıçanların belirli bir uzamda yollarını bulmak için kullandıkları kaynaklar açısından da farklılık gösterdiğine ilişkin bulgular elde edilmiştir. Williams, Barnett ve Meck (1990), erkek sıçanların odanın geometrik özelliklerinden daha fazla etkilendiğini; buna karşın, labirentin dışındaki ipuçlarından daha az etkilendiğini bulmuştur. Dişilerin ise, labirentte yön bulurken hem odadaki geometrik ipuçlarından hem de nesneler gibi ipuçlarından yararlandığı

gözlenmiştir. Williams ve arkadaşları (1990) cinsiyetler arasındaki bu farkın uzamsal öğrenmede önemli bir beyin yapısı olan hippocampus'u etkileyen hormonal değişikliklerden kaynaklandığı öne sürmektedir.

Hormonal farklılıkların uzamsal becerileri etkilediğine dair bir bulgu da Lund ve arkadaşlarının (2001) yaptığı çalışmadan gelmektedir. Lund ve arkadaşları (2001) hormonal manipülasyonun görsel-uzamsal görevler üzerindeki etkisini göstermek amacıyla dişi farelere yaşam boyu yüksek düzeyde phytoestrogen içeren bir diyet uygulamıştır. Çalışma bulguları, bu diyetle beslenen dişilerin labirent performanslarının diyet uygulanmayan dişilerin performansından daha iyi hale geldiğini; bununla birlikte erkeklere uygulanan phytoestrogen diyetinin erkeklerin performansında bozulmaya yol açtığını göstermiştir.

Cinsel farklılaşmaya ilişkin klasik teoriler, uzamsal becerilerdeki cinsiyet farklılıklarına ilişkin olarak temel bir açıklama sunmaktadır. Teori, beyindeki cinsiyet farklılıkları gonadal steroid hormonları tarafından ortaya çıkarıldığını öne sürmektedir. Memelilerde testosteronun, testislerden salınması, sinirsel ayrışmadaki erkeksi örüntünün çıkmasına neden olmaktadır; buna karşın, yumurtalıklardan salınan östrojenin sinirsel feminen örüntüleri desteklediği düşünülmektedir (Arnold, 1997).

Kuşların cinsel ayrışmasında da erken dönemdeki hormonal etkilerin önemli rol oynadığı ve başlangıçta ortaya çıkan bu etkilerin, dişilerin ve erkeklerin cinsiyete özgü davranışları üzerinde etki yaptığı düşünülmektedir. Balthazart ve Ball, (1995) iki kuş türünün cinsel ayrışmasında hormonların etkisini incelemiştir. Buna göre, Japon bıldırcınında (*Coturnix japonica*), cinsiyetlerin ayrışması, kemirgenlerde olduğundan farklıdır. Örneğin, erkek üreme fenotipi, hormonal etki olmaksızın gelişmektedir. Buna karşın, dişilerde, embriyonun yumurtalıklarından salgılanan östrojenin, dişilerin demaskülinize olmasından sorumlu olduğu düşünülmektedir. Çizgili sakalara (*Taeniopygia guttata*) yaşamın erken dönemlerinde uygulanan östrojen ise, erkeklerin çiftleşme davranışını demaskülenize etmekte; ancak, dişilerin ötme davranışını ve beyindeki sessel kontrol bölgelerini maskülenize etmemektedir.

Benzer bir şekilde, Yamaguchi (2001) öten bir kuş türü olan kardinal kuşunun (*Cardinalis cardinalis*) sessel öğrenmesinde cinsiyet farklılığı olduğuna dair bulgular

elde etmiştir. Yamaguchi, çalışmasında dişilerin, erkeklerden daha kısa sürede sessel öğrenmeyi başardıklarını bulmuştur. Erkekler sessel öğrenmeye hem daha geç dönemde başlamakta; hem de bunu daha uzun bir sürede tamamlamaktadırlar. Araştırma bulguları genel olarak, her iki cinsiyetin de doğal ortamlarında ötmeyi öğrendiklerini; ancak, dişilerin ebeveynlerinden ayrıldıktan sonra yeni ötüşler öğrenme becerisini kaybettiğini; erkeklerin ise yeni ötüşler öğrenmeye devam ettiğini göstermiştir.

Öte yandan, cinsel bakımdan dimorfik kuşlardaki cinsiyet farklılıklarının çok erken dönemlerde ortaya çıkabildiği bilinmektedir. Örneğin, bir grup araştırmacı (Blanco, Martinez-Padilla, Davila, Serrano ve Vinuela, 2003) Avrasya kerkenezi (*Falco tinnunculus*) embriyosunun cinsiyetinin, yumurtadan çıkma öncesinde yumurtanın yapısını etkileyebileceğini ortaya koymuştur. Avrasya kerkenezinde dişiler, erkeklerden %20 oranında daha ağır bir vücut yapısına sahiptir. Araştırmacılar, dişilerin, erkeklerden daha kısa bir embriyolojik dönem geçirdiğini; dolayısıyla da erkeklerden daha erken dönemde yumurtadan çıktığını bulmuştur. Böylece, embriyolojik dönemde dişi ve erkek beyin yapıları farklı hormonal etkilere farklı sürelerde maruz kalmaktadır. Kuşlardaki bilişsel ve davranışsal cinsiyet farklılıklarının temelinde embriyolojik dönemde ortaya çıkan bu hormonal etkilerin önemli rolü olabilir.

Buna ek olarak, yumurta sarısı hormonunun (yolk hormone) da cinsiyet farklılıklarında rol oynadığı düşünülmektedir. Petrie, Schawbl, Brande-Lavridsen ve Burke (2001), kuşlardaki yumurta sarısı hormon düzeylerinin yumurtadan çıkma öncesindeki ontogeni üzerinde etkili olduğunu ve bunun cinsiyet farklılığının bir nedeni olabileceğini öne sürmüştür. Petrie ve arkadaşlarına göre (2001), yumurta sarısı hormonu embriyonik büyüme ve yumurtadan çıkma zamanı üzerinde belirleyici olmaktadır.

Hormonlar kuşların yetişkinlik dönemlerinde sergiledikleri cinsiyete özgü davranışları üzerinde de etkili olabilmektedir. Örneğin, Balthazart, Schumacher ve Ottinger (1983), testosteronun Japon bıldırcınının davranışları ve morfolojisi üzerindeki etkisini incelemiştir. Araştırmacılar, dişi ve erkek bıldırcının bulunduğu üç deneysel koşul oluşturmuştur. Birinci grup, sağlam dişi ve erkek bıldırcından,

ikinci grup, kastre edilmiş; ancak silastik tüp yoluyla testesteron implantı yapılmış bıldırcından ve üçüncü grup da hormon takviyesi yapılmaksızın kastre edilmiş dişi ve erkek bıldırcından oluşmuştur. Kastre edilmiş dişi ve erkeklerden ve kastre edilip, hormon takviyesi sağlanmış dişilerden hiç biri erkeğe özgü cinsel davranış göstermemiştir. Bununla birlikte, sağlam erkekler ve testesteron enjekte edilmiş erkekler davranışsal testler boyunca çiftleşme davranışı göstermiştir.

Buna karşın, cinsiyete özgü davranışların ortaya çıkmasında embriyolojik dönemdeki östrojen hormonunun etkisi de oldukça belirleyici olmaktadır. Erkek Japon bıldırcını embriyolarına enjekte edilen östrojen, bıldırcınlar, yetişkinlik döneminde testesterona maruz kalsalar bile, erkeğe özgü çiftleşme davranışlarının sürekli olarak kalkmasına yol açmaktadır. Deneysel sonuçlara dayanarak Foidart ve Balthazart (1995) da, kuşlarda erkeklerin üreme fenotipinin nötr olduğunu ve dişi embriyolarının yumurtalıklarından salgılanan içsel östroilün dişilerin fizyolojik olarak erkeksileştirilmesinden sorumlu olduğunu öne sürmüştür. Ayrıca, Foidart ve Balthazart'a göre dişi embriyolarına östrojen inhibitörü olan R76713 enjekte edildiğinde, dişiler, erkeklerde gözlenen tüm cinsel davranış örüntülerini göstermiştir.

Japon bıldırcının cinsel davranışa ilişkin nöral yapıları bakımından da cinsiyetler arasında farklılıklar söz konusudur. Örneğin, Balthazart ve Surleront'un (1990) yaptıkları çalışma, Japon bıldırcınında medial preoptic nucleus (POM) olarak adlandırılan preoptik alanın cinsel açıdan dimorfik olduğunu ve bu alanın testesterona duyarlı olduğunu göstermiştir. Çalışmada kastre edilmiş olan kuşların medial preoptic nucleus'una yerleştirilen testesteron implantı cinsel davranışın tekrar ortaya çıkmasını sağlamıştır. Ayrıca POM'un toplam hacminin bıldırcınların cinsel davranışı ile ilişkili olduğu bulunmuştur.

Buna ek olarak, Adkins-Regan ve Watson (1990), dişi ve erkek bıldırcınların üreme fonksiyonundan sorumlu olan beyin bölgelerini karşılaştırdığında, preoptic medianus nucleus (POMn) adı verilen beyin çekirdeğinin erkeklerde, dişilerden daha büyük olduğu bulunmuştur. Ayrıca, erkeklerin POMn'unda, dişilerde olduğundan daha fazla nöron olduğu bulunmuştur.

Başka bir çalışmada (Aste ve ark., 1998) Japon bildiricısında stria terminalis nucleus adlı nöral yapının cinsel bakımdan dimorfik nöronlara sahip olduğu bulunmuştur. Ritters, Absil ve Balthazart (1998) POM'daki ve BST'deki (bed nucleus of stria terminalis) testosteronun aporetif davranış üzerindeki etkisini incelemiştir. Aporetif davranış erkek bildiricinin dişiyi görmesi sonucunda ortaya çıkan ritmik kloakal sfinkter hareketleri temelinde ölçülmüştür. POM'a yapılan testosteron implantı hem aporetif hem de doyurucu davranışı etkilemiştir. Bu durum aporetif ve doyurucu davranış bileşenlerinin birbirinden tamamen bağımsız olmadığını göstermiştir. BST'ye yapılan testosteron implantları ise, iki davranış bileşeni üzerinde de bir etki yaratmamıştır.

Bazı kuş türlerinde ise, dişiler ve erkekler benzer davranış örüntüleri sergileyebilmektedir. Marin, Arce ve Martijena (1997), yaptıkları bir çalışmada iki günlük civcivleri, T-labirentteki Performansına göre üç gruba ayırmıştır: (1) Yüksek performans, (2) Orta düzey performans, (3) Düşük performans. Denekler 15 günlük olduğunda, cinsiyetleri ve ağırlıkları belirlenmiştir. Her iki cinsiyette de civcivlerin performansı ve ağırlıkları arasında bir ilişki olduğu bulunmuştur. Yüksek performans gösteren erkek deneklerin, düşük performans gösteren deneklerden %12,7 daha ağır olduğu bulunmuştur. Benzer örüntü dişilerde de gözlenmiştir. Bulgular T-labirenti performansının cinsiyetten ziyade vücut ağırlığına bağlı olduğuna işaret etmektedir.

Bildiricinde Cinsel Davranış Sistemi

Üreme davranışı, potansiyel eşi arama, tanıma ve ona yaklaşma ile başlayan ve cinsel temas veya çiftleşme tepkisi ile sonlanan bir tepkiler dizisi olarak ele alınmaktadır (Domjan, O'Vary ve Greene, 1988). Cinsel öğrenme ise, bir hayvanın genellikle karşı cinsiyetten olan türdaşı tarafından sağlanan cinsel bir uyarıcıya maruz kalması sonucunda bir şeyler öğrendiği sosyal durumları içermektedir (Domjan ve Holloway, 1998).

Cinsel öğrenme, çiftleşme davranışının öğrenilmesinden ziyade, potansiyel bir eş ile karşılaşılacak öğrenme durumlarını veya bir cinsel eşe erişimin nasıl sağlanacağını öğrenilmesini içermektedir (Domjan ve Holloway, 1998). Cinsel öğrenme hem klasik koşullama hem de edimsel koşullama yoluyla gerçekleşebilir. Klasik koşullama yoluyla cinsel öğrenmede hayvan, CS olarak adlandırılan ses,

koku, görüntü, uzamsal veya bağlamsal olabilecek bir ipucu ile cinsel eşe erişim olan US arasındaki bağlantısal ilişkiyi öğrenir. Erkek Japon bildırcını (*Coturnix coturnix japonica*), güçlü ve ayırıcı çiftleşme davranışı bakımından, cinsel öğrenme çalışmaları için oldukça uygun bir hayvandır. Japon bildırcınları kısa sürede cinsel olgunluğa erişmeleri ve uygun laboratuvar koşullarında cinsel bakımdan sürekli aktif olmaları nedeniyle cinsel öğrenme çalışmalarında sıklıkla kullanılmaktadır. Japon bildırcınında en çok çalışılan öğrenme türü klasik koşullamadır (Akins ve Domjan, 1996; Domjan, O'Vary ve Greene, 1988; Hilliard ve Domjan, 1995; Köksal, Domjan ve Weisman, 1994). Edimsel koşullama yoluyla cinsel öğrenmede ise, hayvan, kendi davranışı ile bu davranışı sonucunda elde ettiği cinsel eşe erişim fırsatı arasında bir bağıntısal ilişki kurmaktadır.

Cinsel öğrenmeden bağımsız olarak, üreme davranışı, cinsel eşin varlığında ortaya çıkarılan bir tepki dizisi olarak değerlendirilmektedir. Davranışsal dizgenin erken bileşenleri apetitif (appetitive) ve geç bileşenleri de doyurucu (consummatory) bileşenler olarak adlandırılır (Domjan, O'Vary ve Green, 1988). Domjan ve Holloway'e (1998) göre, erkeğin cinsel davranışı, içsel faktörler ve özgün olmayan çevresel ipuçları tarafından ortaya çıkarılan genel arama (general search) davranışı ile başlar. Bunu sınırlı bir yerde bir dişi kuşa ait yordanabilir ipuçlarının algılandığı odaksal araştırma (focal search) davranışı izler ve davranış dizgesi, dişi ile bir kez temas kurulduktan sonra birleşme davranışı ile sonlanır. Pek çok araştırmacı (Balthazart, Reid, Absil, Foidart, ve Ball, 1995; Domjan 1994) Japon bildırcınında odaksal aramayı apetitif davranış olarak ele almaktadır. Wilson ve Bermant'a (1972 aktaran, Domjan ve Holloway, 1998) göre, doyurucu tepkiler erkeğin önce dişinin ensesinden veya boynundan yakalaması (grab), dişinin üstüne çıkması (mount) ve kloakal temas (cloacal contact) hareketlerinden oluşan oldukça stereotipik bir davranış dizgesinden meydana gelmektedir.

Domjan (1994), erkek Japon bildırcınında cinsel davranışı kontrol eden uyarıcıları, bağlamsal ipuçları, yerel ipuçları ve türe-özgü ipuçları olmak üzere üç grupta ele almaktadır. Bağlamsal ipuçları hayvanın genel arama davranışını harekete geçirir; buna karşın, bu tür ipuçları, odaksal aramayı ve çiftleşme tepkilerini ortaya çıkarmaz. Rastgele bulunan yerel ipuçları ise, bazı genel arama davranışlarını ortaya çıkarabilir. Ancak, yerel ipuçları, cinsel fırsat ile ilişkilendirildikten sonra önemli bir

anlam kazanır ve odaksal arama davranışını ortaya çıkarır. Bağlamsal ve yerel ipuçlarından farklı olarak, türe-özgü ipuçları, çok sayıdaki çeşitli cinsel tepkiyi koşulsuz olarak ortaya çıkarabilir. Domjan, uzaktaki çalılarının arkasında dişinin sesinin erkekteki genel arama davranışını harekete geçireceğini, dişi tarafından sinyellenen daha yerel görsel ve işitsel ipuçlarının doğrudan yaklaşma şeklindeki odaksal arama davranışını tetikleyeceğini ve dişi bulunduktan sonra, dişinin tüylerinin, şeklinin ve hareketlerinin, çiftleşme davranışını harekete geçireceğini öne sürmüştür.

Cinsel davranış sistemi sıklıkla erkek Japon bildiricisinde çalışılmıştır. Buna karşın dişiler de erkeklerde olduğu gibi stereotipik bazı cinsel davranış örüntüleri sergiler. Dişilerde cinsel davranış daha çok eş-seçme davranışı ile ilişkilidir. Dişi, çeşitli çevresel ve içsel faktörlere bağlı olarak yaklaşmakta olan bir erkeğin kendisi ile çiftleşmesine izin verir ya da onu reddeder ve saldırır. Dişilerin appetitif davranışları erkeğin yakınlarında gezinmek, erkeğin önünde çömelmek (crouching) ya da erkeğin önünden koşmak gibi erkekteki cinsel davranış dizgesini başlatıcı davranışlardır. Ayrıca dişi hareketsizliğiyle erkeğin çiftleşme davranışını düzenlemekte ve bu davranışsal yöntemle yumurtalarının döllenmesini kontrol etmektedir (Domjan, 2003). Erkek ve dişi Japon bildiricini farklı appetitif tepkiler göstermekle birlikte, her iki cinsiyet de ortak olarak karşı cinsiyete doğru yönelme ve yaklaşma tepkisi göstermektedir.

Sunulan tez çalışmasında erkek ve dişi bildiricilerin karşı cinsiyete erişim sağlayabilmeleri için bir labirentin bitişine kadar koşması sağlanmıştır. Böyle bir edimsel koşullama yordamından geçirilen deneklerin, eşe daha hızlı erişim sağlamaları için aynı zamanda eşit sayıda sağa ve sola dönüşü olan labirentin uzamsal özelliklerini de kodlamaları gerekmektedir. Bu aşamada deneğin, labirentin bitişindeki karşı cinsiyetten olan bildiricine doğru koşması, cinsel davranışın appetitif bileşeni olarak değerlendirilmiştir. Bildiricin, yaklaşma davranışında bulunması sonucunda karşı cinsiyetten olan bildiricin ile doyurucu davranışta bulunabilmiştir. Bu şekilde deneylerde deneklerin yaptığı appetitif davranışların, labirentte diğer bildiricini bulmak gibi bir görsel-uzamsal görevi içermesi sağlanmıştır.

Tez çalışmasında yer alan üç deneyde Japon bildircinlarının eşit sayıda sağa ve sola dönüşü olan bir labirentin sonuna ulaşma hızları ölçülmüştür. Çalışmada etkin olan göz/hemisfer, cinsiyet ve labirent türü değişkenlerinin bildircinların görsel-uzamsal labirent performansı üzerindeki etkisi incelenmiştir. Yapılan deneylerle aşağıda sunulan hipotezlerin test edilmesi amaçlanmıştır:

1. Japon bildircinının görsel-uzamsal labirent görevinde bir hemisferik özelleşme örüntüsü vardır. (Deney I)
2. Japon bildircinının 60 gün boyunca tek taraflı görsel yoksunluğa maruz kalması sonucunda hemisferik özelleşmenin yönü fonksiyonel plastisite yoluyla değiştirilebilecektir. (Deney II)
3. Japon bildircinının 60 günlük görsel yoksunluğu sonucunda, görsel olarak yoksun kalan gözlerin/hemisferlerin performansında bir gerileme meydana gelecektir. (Deney III)
4. Japon bildircinının görsel-uzamsal labirent performansı, cinsiyete bağlı olarak bir değişim gösterecektir.
5. Japon bildircinının görsel-uzamsal labirent performansı, labirent türüne bağlı olarak bir değişim gösterecektir.

DENEY I'E GİRİŞ

Farklı türlerde, çeşitli beceri ve görevlere ilişkin olarak hemisferik yanallaşma örüntüleri gözlenmektedir. Özellikle kuşların görsel sisteminin hemisferik asimetri çalışmaları için çok elverişli olduğu bilinmektedir (Diekamp, Pior ve Güntürkün, 1999). Görsel sistem ile ilişkili olan uzamsal performans da kuşların hemisferik özelleşme gösterdiği görev alanlarından birisidir.

Bununla birlikte, literatürde, görsel-uzamsal becerilerdeki hemisferik özelleşme örüntüsünün, hem kuş türleri arasında, hem de aynı kuş türü içinde değişkenlik gösterebildiği bilgisi yer almaktadır. Örneğin, güvercinlerin tectofugal sisteminde sağ-sol farklılıkları gözlenirken (Folta, Diekamp ve Güntürkün, 2004), tavukların talamafugal sisteminde asimetritelerin olduğu (Koshiba, Nakamura, Deng

ve Rogers, 2003) gösterilmiştir. Tommasi, Andrew ve Vallortigara (2000), civcivlerin yerel ipuçlarının kullanıldığı görevlerde sağ-göz/sol-hemisfer başatlığı gösterdiğini; buna karşın, topografik ipuçlarının kullanıldığı görevlerde sol-göz/sağ-hemisfer başatlığı gösterdiğini öne sürmüştür.

Görsel-uzamsal becerilerin, görsel-örüntü tanıma, kategorileme, uzamsal bellek, bilişsel haritalandırma gibi geniş bir içeriğe sahip olduğu göz önünde bulundurulduğunda literatürde yer alan çalışmaların görsel-uzamsal becerilerin bu alt bileşenlerinden sadece birine veya bir kaçına odaklandığı görülmektedir. Görsel-uzamsal becerilerin farklı bileşenlerinin, farklı bilgi işleme sistemleri tarafından işlendiği dikkate alınırsa, araştırmalarda neden farklı hemisferik örüntülerin gözlemlendiği açıklığa kavuşacaktır. Çünkü, görsel-uzamsal görevin bir bileşeni sağ hemisferde özelleşmiş bir alt sistem tarafından işlenmekte iken, diğer bir bileşeni de sol hemisferde özelleşmiş bir alt sistem tarafından değerlendiriliyor olabilir. Bu nedenle çalışılan görsel-uzamsal becerinin sınırlandırılması daha tutarlı sonuçların alınmasına yol açacaktır. Dolayısıyla, sunulan tez çerçevesinde uzamsal görev, herhangi bir kategorileme uyarıcısının içerilmediği; ancak, topografik ipuçlarının kullanıldığı bir labirent görevi olarak sınırlandırılmıştır.

Valenti, Sovrano, Zucca ve Vallortigara (2003), yetişkin Japon bildiricinin nesne ayırt etme gibi uzamsal görevlerde yanallaşma göstermediğine işaret etmiştir. Ancak çalışılan uzamsal becerinin doğası yanallaşmanın varlığı ve yönü bakımından belirleyici olduğu için Japon bildiricinin diğer görsel-uzamsal görevlerde yanallaşma gösterip göstermediğinin test edilmesi gereklidir. Sunulan tezde daha önce Japon bildiricini üzerinde çalışılmamış olan görsel-uzamsal labirent görevi ele alınmıştır. Ayrıca önceki yanallaşma çalışmalarından farklı olarak, görsel-uzamsal labirent performansı, beslenme sistemi yerine cinsel davranış sistemi içerisinde test edilmiştir.

Birinci deneyde Japon bildiricinin görsel-uzamsal labirent öğrenmesinde hemisferik özelleşme etkisinin incelenmesi amaçlanmıştır. Bu amaca paralel olarak, Japon bildiricinin görsel-uzamsal labirent görevinde başat rol oynayan beyin hemisferinin belirlenmesi hedeflenmiştir.

YÖNTEM

Denekler

Cinsel olgunluğa erişmiş (60 günlük), 36 erkek ve 36 dişi olmak üzere, toplam 72 cinsel açıdan aktif Japon bildiricini, Muğla Üniversitesi Psikoloji Bölümü bildiricin kolonisinden seçilmiştir. Toplam 30 dişi ve 30 erkek kuş denek olarak; geriye kalan 12 bildiricin da uyarıcı kuş olarak kullanılmıştır.

Cinsel açıdan eşit düzeyde deneyime sahip olmalarını sağlamak için, kuşlar, karşı cinsiyetten türdaşıyla, günde bir kez olmak üzere beş gün boyunca, beşer dakikalık sürelerle koloni kafeslerinde birarada tutulmuştur.

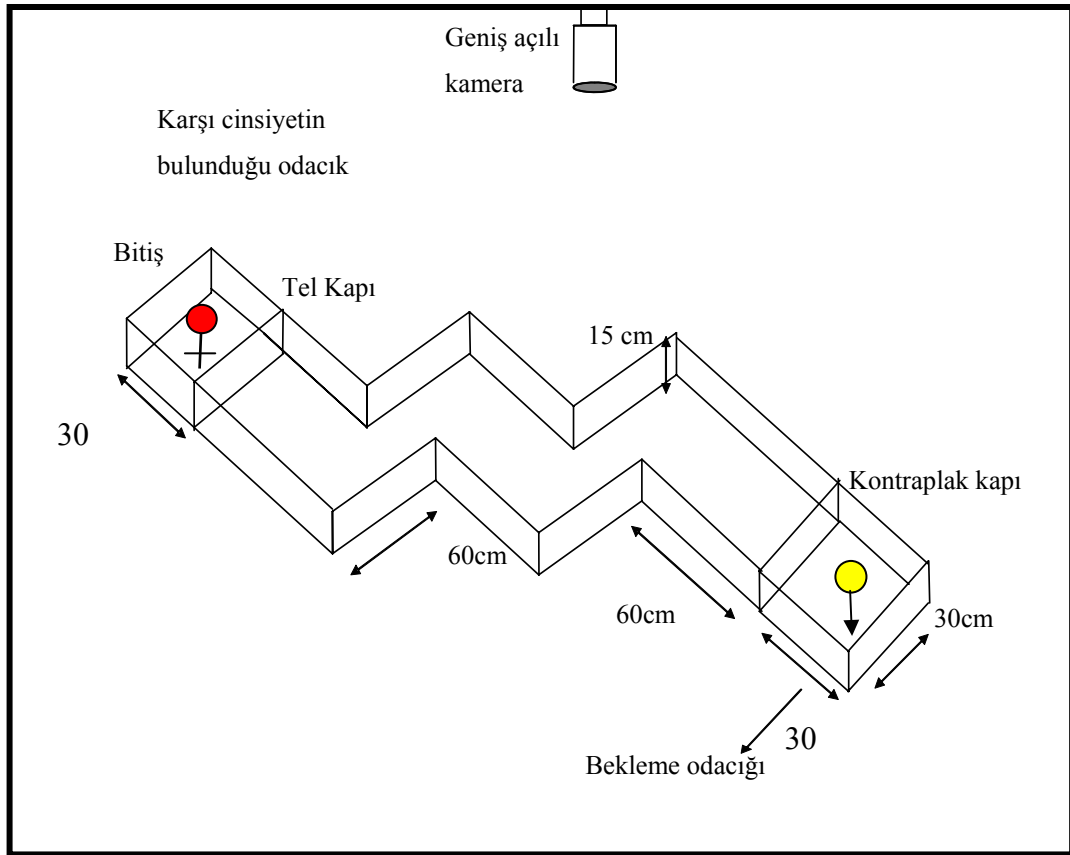
Kuşlar (37x30x26 cm) boyutlarındaki metal kafeslerde, 24°C'lik sabit oda sıcaklığında ve 16 saat aydınlık (06:00-22:00) ve 8 saat karanlık biçiminde bir ışık döngüsünde tutulmuştur. Kafeslerde yiyecek ve su, herhangi bir sınırlama olmaksızın (ad libitum), hazır bulundurulmuştur.

Araçlar

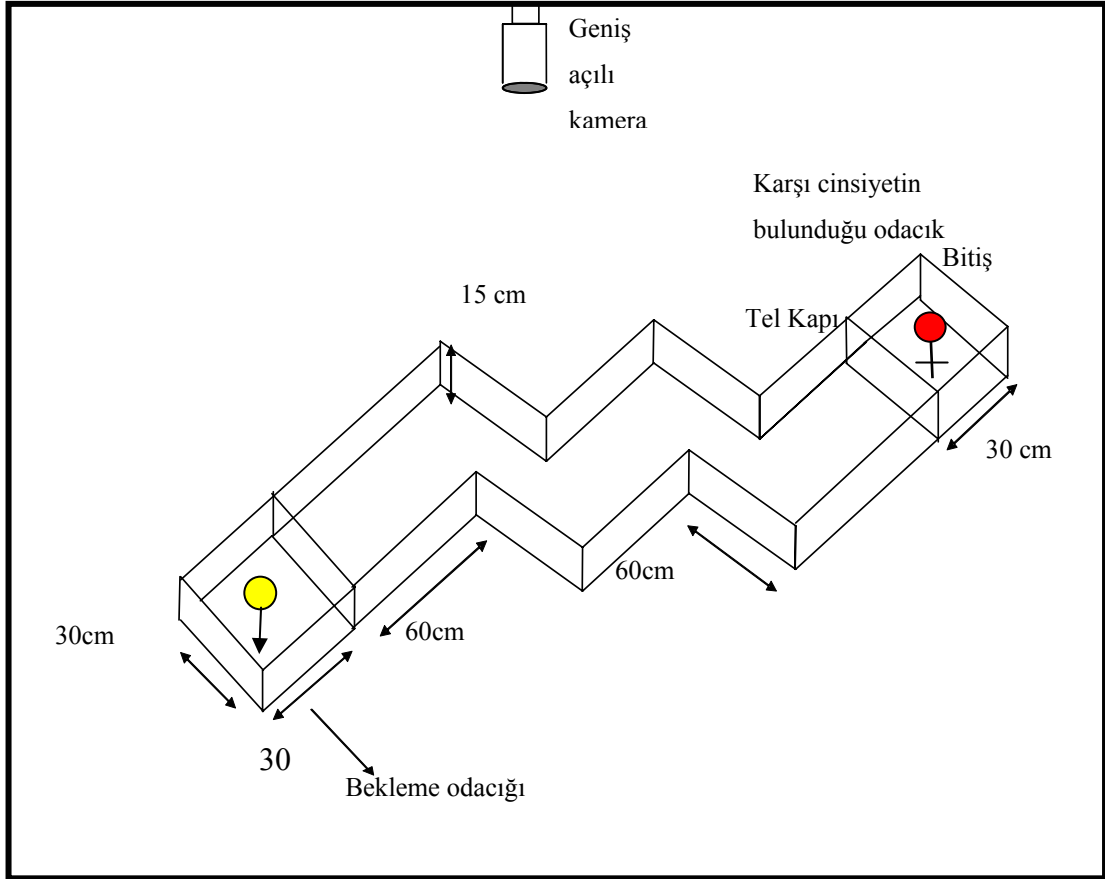
Eşit sayıda sağa ve sola dönüşü olan 18 mm kalınlığındaki MDF suntadan yapılmış iki labirent, deneysel düzenek olarak kullanılmıştır (Şekil 4). Birinci labirentte ilk dönüş sola doğru, ikinci labirentte ilk dönüş ise, sağa doğrudur (Şekil 5 ve Şekil 6). Labirent koridorlarının boyutu 30x60x15 cm'dir. İlk labirent koridorunun başlangıcına eklenen 30x30x15 cm boyutunda bir oda ve bu odanın yukarıya doğru açılabilen 15x28 cm boyutlarında sürgülü bir kapısı bulunmaktadır.



Şekil 4. Deneysel düzenek olarak kullanılan sola dönüşlü labirent.



Şekil 5. Deneysel düzenek olarak kullanılan sola dönüşlü labirentin şematik gösterimi.



Şekil 6. Deneysel düzenek olarak kullanılan sağa dönüşlü labirentin şematik gösterimi.

Bıldırcınların karşı cinsiyetten kuşun bulunduğu bölmeye geçişini sağlamak üzere labirentin sonunda yine sürgülü bir tel kapı kullanılmıştır. Deneysel oturumların kaydedilmesinde, labirenti kuş bakışı görececek bir biçimde yerleştirilmiş bulunan bir video-kameradan yararlanılmıştır. Deneklerin labirenti geçme süreleri bir kronometre kullanılarak ölçülmüştür.

İşlem Yolu

Birinci deneyde, denekler, her bir grupta 20 kuş olacak biçimde sağ-göz/sol-hemisfer grubu, sol-göz/sağ-hemisfer grubu ve kontrol grubu olmak üzere üç gruba, her grupta eşit sayıda dişi ve erkeğin bulunması sağlanacak biçimde seçkisiz olarak atanmıştır. Deneklerin labirente alışmalarını sağlamak üzere beş alışma denemesi yapılmıştır. Bunun için her bir denek hem sağa, hem de sola dönüşlü labirentin başlangıç, bitiş ve orta bölümlerine beş dakikalık bir süre için bırakılarak alışma denemeleri gerçekleştirilmiştir. Labirentin bölmelerine yerleştirilme sırası seçkisiz olarak belirlenmiştir. Alışma denemelerinde labirentin kapıları açık tutulmuş ve labirentin sonundaki oda boş bırakılmıştır. Beş dakikalık alışma denemelerinin ardından kuşlar tek başlarına kaldıkları koloni kafeslerine alınmıştır.

Deneyde görsel sistem yoluyla hemisferik manipulasyon yapabilmek için sağ-göz/sol-hemisfer grubuna ve sol-göz/sağ-hemisfer grubuna seçkisiz olarak atanan denekler belirli bir göz-kapatma işleminden geçirilmiştir.

Göz Kapatma İşlemi

Deneyde görsel yoksunluk yaratmak amacıyla, deneklerin sağ veya sol gözü kapatılmıştır. Gözlerin geçici olarak kapatılmasında Prior, Wiltschko, Stapput, Güntürkün ve Wiltschko'nun (2004) çalışmasında betimlenen teknik izlenmiştir. Bunun için, göz kapatmada karton ve velkro bantlardan yapılmış göze zarar vermeyen göz kapaticıları kullanılmıştır. Göz kapaticıları, gözün etrafına cilde zarar vermeyen bir yapıştırıcı (non solvent, colle de bricolage, no: 47735, UHU, Schweizage, AG.) kullanılarak sabitlenen bir velkro halkadan ve bu halkanın karşıt tarafı olan ve üzerine kapatılabilen konik, ışığı geçirmeyen bir karton kapaktan meydana gelmektedir (Şekil 7 ve Şekil 8). Deneklerin gözlerine göz kapaticısının halka kısmı yapıştırıldıktan sonra, alışmaları için bir hafta beklenmiş, kapak kapatıldıktan bir gün sonra denemelere başlanmıştır.



Şekil 7. Aışma denemelerinde kuşların gözlerine yapıştırılan velkro halka.



Şekil 8. I., II. ve III. Deneylerde denemeler boyunca kullanılan konik göz kapatıcısı.

Sol-göz/sağ-hemisfer grubundaki deneklerin sadece sol gözleri açık bırakılarak sağ hemisferin etkin olması sağlanırken (Şekil 9); sağ-göz/sol-hemisfer grubundaki deneklerin sadece sağ gözleri açık bırakılmış (Şekil 10), böylece sol hemisferin etkin olması sağlanmıştır. Kontrol grubunda ise, iki göz birden açık bırakılarak her iki hemisferin de etkin olabilmesi sağlanmıştır.

Her bir grupta yer alan dişi ve erkek bıldırcınlar kendi içinde seçkisiz olarak ikiye ayrılmış ve bir gruptaki deneklerin yarısının sağa dönüşlü labirentte; diğer grubun ise, sola dönüşlü labirentte uzamsal göreve başlaması sağlanmıştır. Deneyde görsel-uzamsal görev, labirentin sonundaki karşı cinsiyetten olan bıldırcına ulaşmak olarak tanımlanmıştır.

Denemeler boyunca her bir denek labirentin başlangıcında bulunan bölümde 30 sn bekletilmiş; sonra, labirentin kapısı açılarak bıldırcının labirente girmesi sağlanmıştır. Kapının açılmasından, bıldırcının, labirentin sonundaki karşı cinsiyetten türdaşına ulaşmasına kadar geçen süre “uzamsal görev performansı” olarak kaydedilmiştir.

Görsel-uzamsal görevlere ilişkin değişimler, açık olan göze ve etkin olan görsel hemisfere göre adlandırılmıştır. Söz konusu görev, sol gözü açık denekler tarafından yapıldığında, “sol-göz/sağ-hemisfer performansı”; sağ gözü açık denekler tarafından yapıldığında, “sağ-göz/sol-hemisfer performansı; her iki gözü açık denekler (kontrol grubu) tarafından yapıldığında ise “çift göz performansı” olarak kaydedilmiştir.

Denekler labirentin sonuna ulaştığında labirentin sonunda bulunan tel kapı açılarak deneğin, karşı cinsiyetten türdaşının yanında üç dakika geçirmesine izin verilmiştir. Bu şekilde altı deneme gerçekleştirilmiştir. Denemeler günün geç sabah saatleri ile öğle saatleri arasında (10:30-12:30) yapılmıştır. Deneklerin gözlerini kapatma işlemi denemelerin başlamasından bir gün önce yapılmış ve altıncı denemenin sonuna kadar, ilgili göz kapalı tutulmuştur.

Deney uygulamaları sırasında deneğin ilgili görsel-uzamsal koşuldaki performansı bir video kamera aracılığıyla kaydedilmiş; her bir deneğin performans süresi video kaydından izlenerek kronometre ile ölçülmüştür.



Şekil 9. Sol-göz/sağ-hemisfer grubunda yer alan bir denek.



Şekil 10. Sağ-göz/sol-hemisfer grubunda yer alan bir denek.

BULGULAR

Kuşların denemeler boyunca gösterdikleri labirent performansı Şekil 11’de sunulmuştur. Analizler deneklerin son denemedeki performans ölçümleri temel alınarak yapılmıştır. Çalışmadan elde edilen verilere 3x2x2 (grup x cinsiyet x labirent türü) faktörlü deney desenine uygun varyans analizi uygulanmıştır. Analiz sonuçları Tablo 2’de sunulmuştur.

Tablo 2. *Deney I’de Grup, Cinsiyet ve Labirent Türüne Göre Görsel-uzamsal Labirent Performansına İlişkin Varyans Analizi Sonuçları.*

Varyansın Kaynağı	Kareler	sd	Kareler	F	(p)
	Toplamı		Ortalaması		
Grup	465.598	2	232.799	15.661	0.000
Cinsiyet	6.64	1	6.64	0.447	0.507
Labirent Türü	15.667	1	15.667	1.054	0.31
GrupxCinsiyet	19.263	2	9.631	0.648	0.528
GrupxLabirent	20.57	2	10.285	0.692	0.506
CinsiyetxLabirent	7.169	1	7.169	0.482	0.491
GrupxCinsiyetxLabirent	3.689	2	1.844	0.124	0.884
Hata	713.519	48	14.865		
Toplam	1252.115	59			

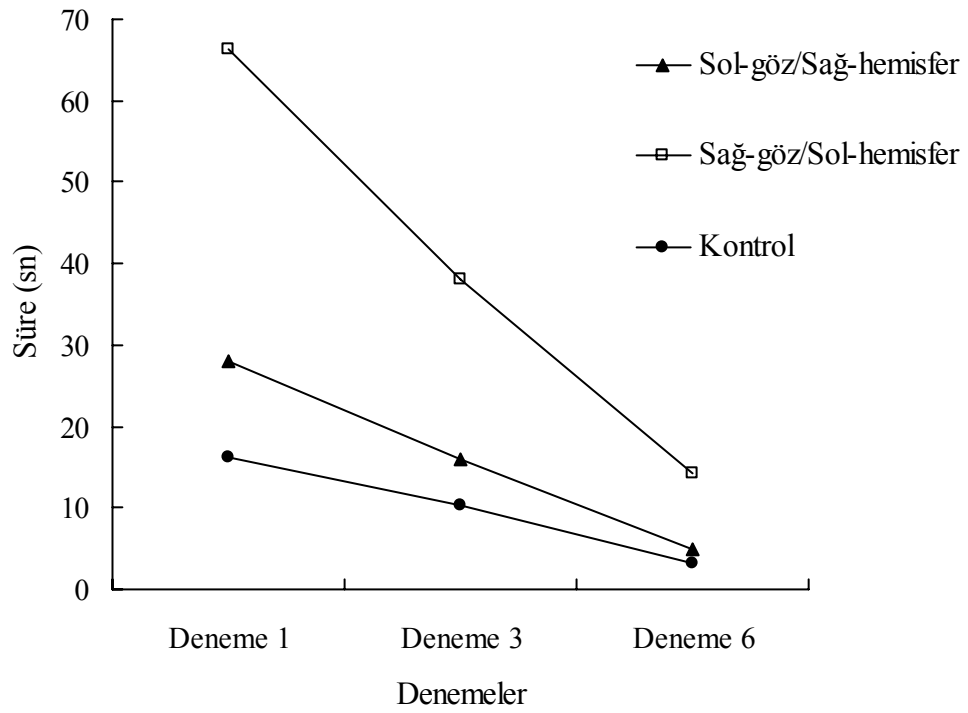
Gruplara ait ortalama ve standart sapma değerleri ise, Tablo 3’de sunulmaktadır. Varyans analizi, grupların labirentin bitişine varış süreleri arasında anlamlı bir fark olduğunu göstermiştir ($F_{(48, 2)} = 15.661$, $p < .001$) (Şekil 12). Tukey çoklu karşılaştırma testi, aktif sol-göz/sağ-hemisfer grubunun ve kontrol grubunun, labirentin sonuna, aktif sağ-göz/sol-hemisfer grubundan daha hızlı bir şekilde

ulaştığını ortaya koymuştur ($p < .05$). Ancak, aktif sol-göz/sağ-hemisfer grubu ile kontrol grubunun performansı arasındaki fark anlamlı bulunmamıştır ($p > .05$).

Dişi ve erkeklere ait ortalama ve standart sapma değerleri Tablo 4’de sunulmuştur. İşe koşulan varyans analizi, cinsiyet değişkeninin labirentte harcanan süre üzerinde anlamlı bir etki yaratmadığını göstermiştir ($F_{(48, 1)} = 0.447$, $p > .05$) (Şekil 13). İki labirent türünde sergilenen performanslara ilişkin ortalama ve standart sapma değerleri ise, Tablo 5’de sunulmaktadır. Analiz sonuçları, labirent türünün de labirent performansı üzerinde anlamlı bir etkiye yol açmadığını göstermiştir ($F_{(48, 1)} = 1.054$, $p > .05$) (Şekil 14).

Ayrıca grup, cinsiyet ve labirent türü etkileşimleri de labirent görevinde anlamlı bir etkiye yol açmamıştır (Grup-cinsiyet $F_{(48, 2)} = 0.648$, $p > .05$; grup-labirent türü $F_{(48, 2)} = 0.692$, $p > .05$; cinsiyet-labirent türü $F_{(48, 1)} = 0.482$, $p > .05$; grup-cinsiyet-labirent türü $F_{(48, 2)} = 0.124$, $p > .05$) (Şekil 15).

Deney I'de Grupların 1., 3. ve 6. Denemelerde Labirentin Sonuna
Ulaşma Süresi

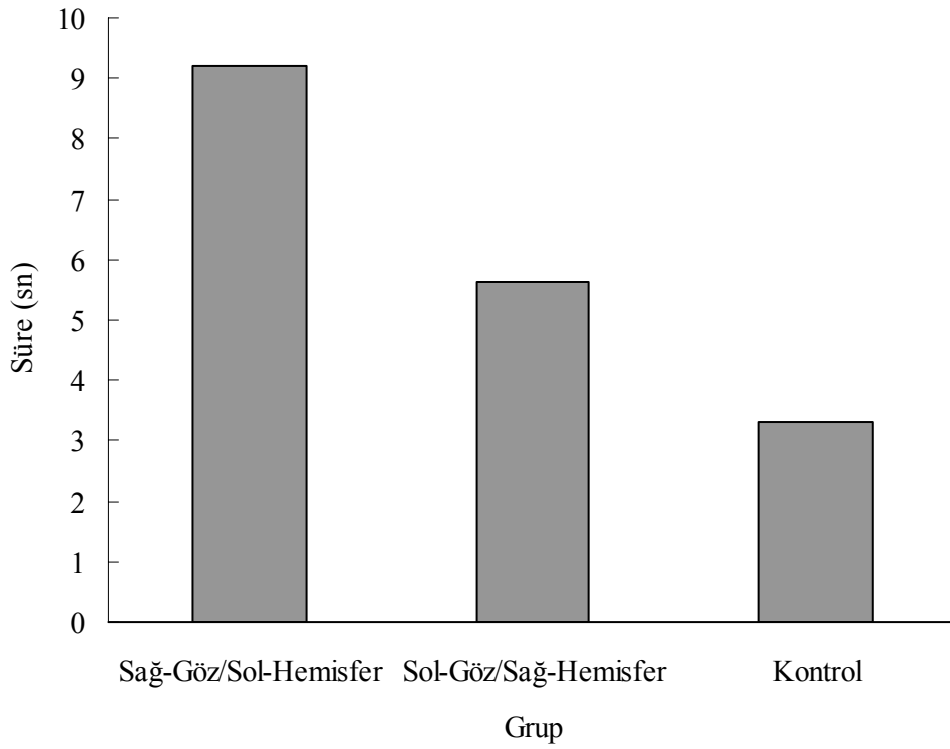


Şekil 11. Deney I'de sağ-göz/sol-hemisfer grubunda, sol-göz/sağ-hemisfer grubunda ve kontrol grubunda bulunan deneklerin üç deneme aşamasında gösterdikleri labirent performansları.

Tablo 3. Deney I'de Grupların Gösterdiği Görsel-uzamsal Labirent Performansına İlişkin Ortalama ve Standart Sapma Değerleri.

Grup	Ortalama	Standart Sapma
Sağ-göz/Sol-hemisfer	10.02	5.90
Sol-göz/Sağ-hemisfer	5.63	1.90
Kontrol	3.30	1.55

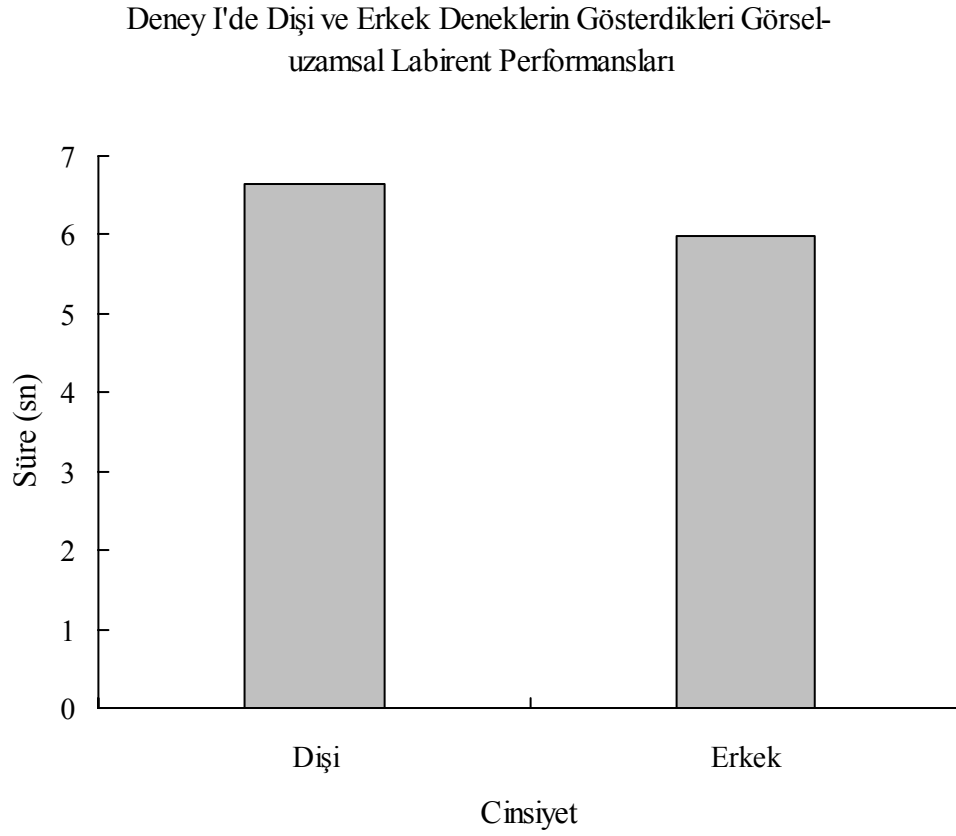
Deney I'de Grupların Görsel-uzamsal Labirent Performansları



Şekil 12. Deney I'de sağ-göz/sol-hemisfer grubunun, sol-göz/sağ-hemisfer grubunun ve kontrol grubunun labirentte harcadıkları süreler.

Tablo 4. Deney I'de Dişi ve Erkek Deneklerin Görsel-uzamsal Labirent Performansına İlişkin Ortalama ve Standart Sapma Değerleri.

Cinsiyet	Ortalama	Standart Sapma
Dişi	6.98	5.04
Erkek	6.65	4.18

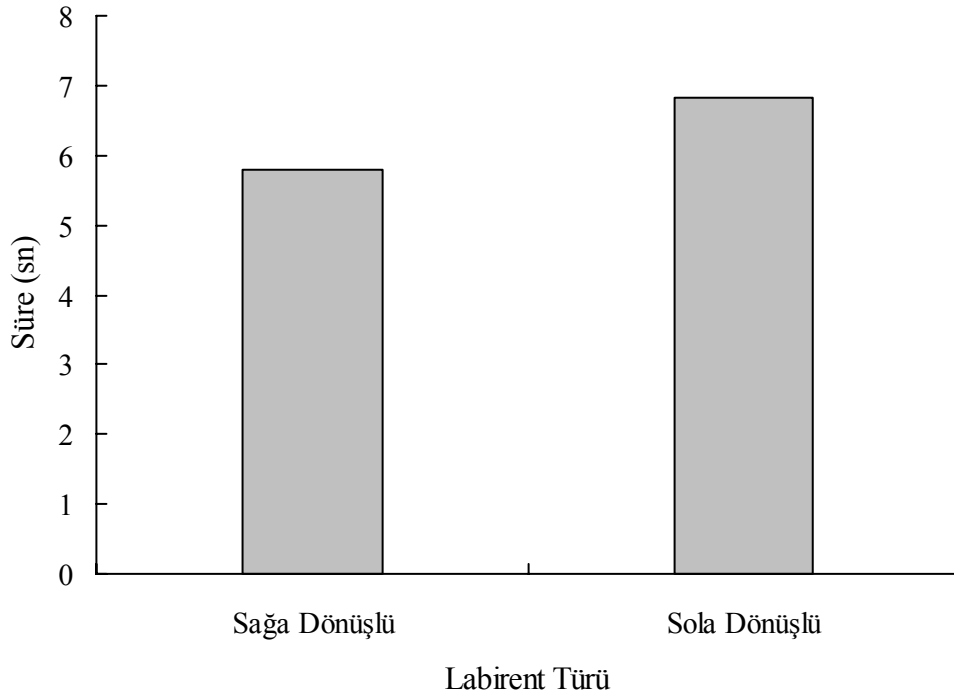


Şekil 13. Deney I'de dişi ve erkek deneklerin labirentin sonuna ulaşma süreleri.

Tablo 5. Deney I'de Deneklerin Sola ve Sağa DönüŖlü Labirent Performansına İliŖkin Ortalama ve Standart Sapma Deęerleri.

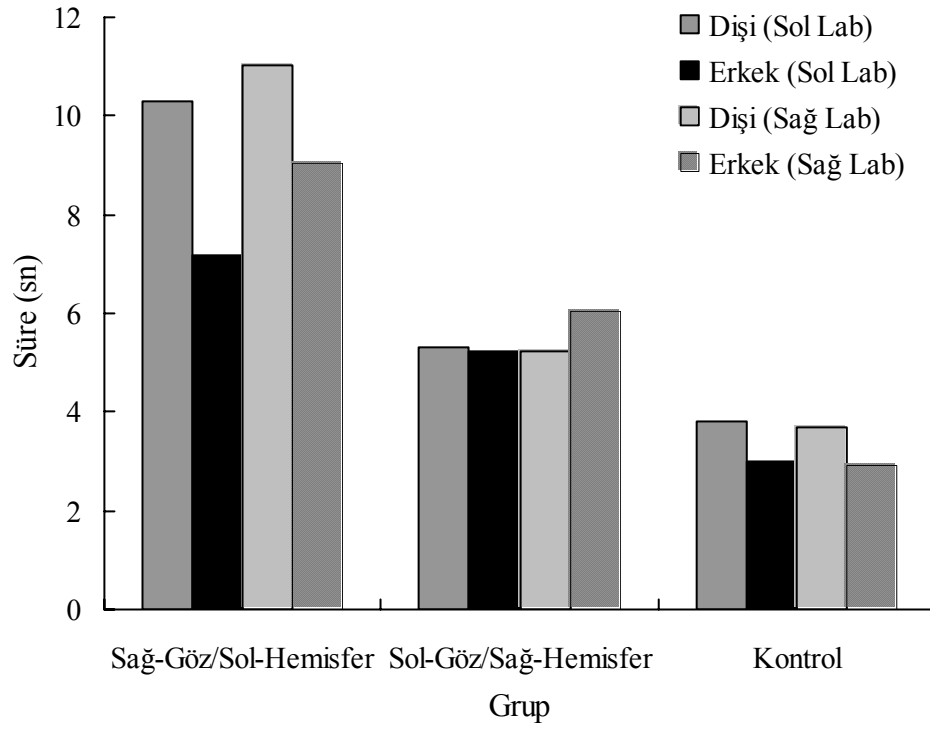
Labirent Türü	Ortalama	Standart Sapma
Sola DönüŖlü	6.83	5.55
Saęa DönüŖlü	5.8	3.42

Deney I'de Deneklerin Sağa DönüŖlü ve Sola DönüŖlü Labirentte Gösterdikleri Performanslar



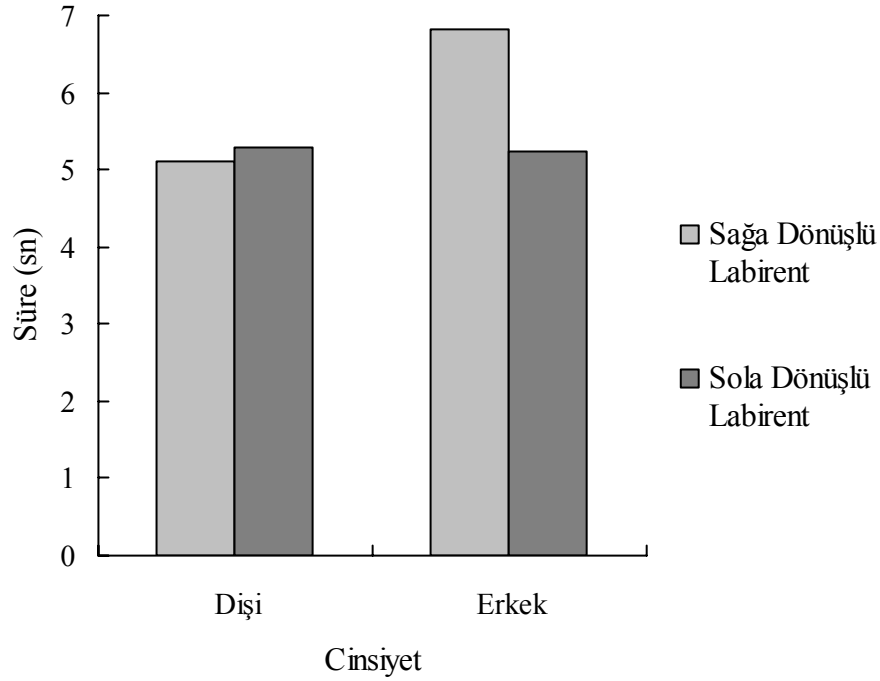
Ŗekil 14. Deney I'de deneklerin saęa dönüŖlü ve sola dönüŖlü labirentin sonuna ulaşma süreleri.

Deney I'de Dişi ve Erkek Deneklerin Sağa Dönüşlü ve Sola Dönüşlü Labirentte Gösterdikleri Performanslar



Şekil 15. Deney I'de sağ-göz/sol-hemisfer, sol-göz/sağ-hemisfer ve kontrol grubundaki dişi ve erkek deneklerin labirentin sonuna ulaşma süreleri.

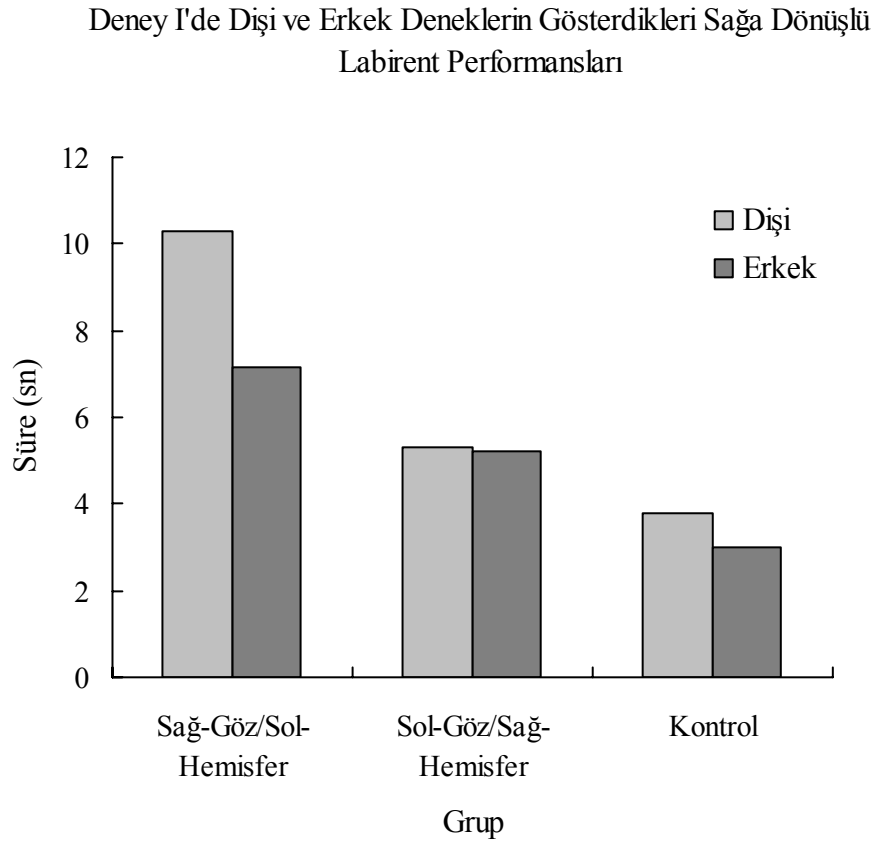
Diři ve Erkek Deneklerin Saęa Dönüřlü ve Sola Dönüřlü
Labirentte Gösterdikleri Performanslar



řekil 16. Deney I’de diři ve erkek deneklerin saęa ve sola dönüřlü labirentin sonuna ulaşma süreleri.

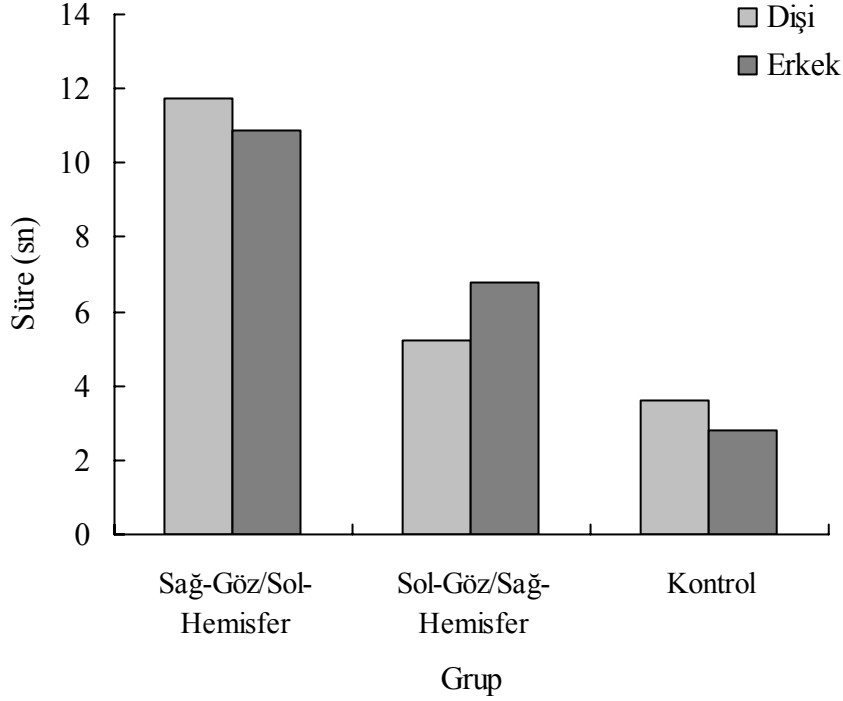
Cinsiyet faktörü labirent performansı üzerinde anlamlı bir etki yaratmamakla birlikte, ortalamalar incelendiğinde bu görevde erkeklerin, diřilerden bir miktar daha hızlı olduęu gözlenmiştir (řekil 13). Ancak, yine labirent ve cinsiyet etkileřimi anlamlı bir etkiye yol açmamasına karřın, ortalamalara bakıldığında, saę hemisfer grubunda diřiler, saęa dönüřlü labirentte erkeklerle benzer performans gösterirken; sola dönüřlü labirentte, ortalamalarının erkeklerden bir miktar daha yüksek olduęu gözlenmektedir (řekil 16). Dięer bütün kořullarda erkeklerin ortalamasının, diřilerin ortalamasından daha düşük olduęu gözlenmiştir. Bu durum diřilerin saę hemisfer kořulunda erkekler kadar iyi performans gösterebildiğine iřaret ediyor olabilir. Söz konusu gözlem ise, diřilerdeki saę hemisfer uzmanlařmasının böyle bir örüntüye yol açması řeklinde yorumlanabilir.

Ancak veriler hep birlikte ele alındığında, diřiler ve erkekler, saęa ve sola d n řl  labirentlerde benzer bir hemisferik bařatlık  r nt s  sergilemiřtir (řekil 17 ve řekil 18).



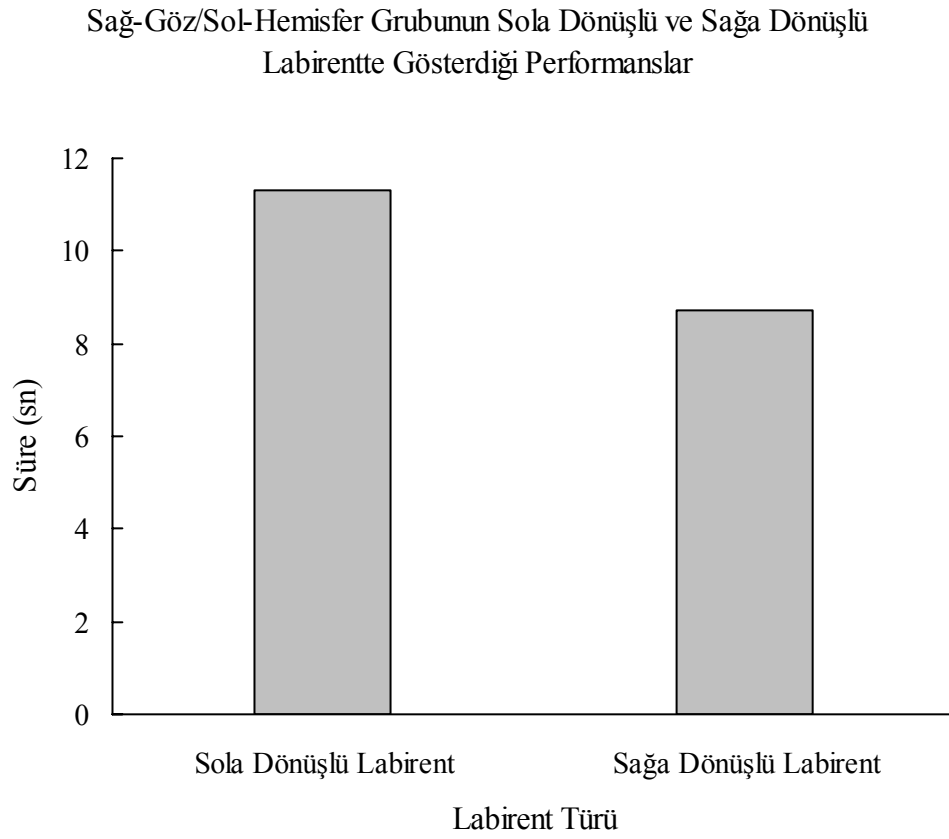
řekil 17. Deney I'de saę-g z/sol-hemisfer grubu, sol-g z/saę-hemisfer grubu ve kontrol grubundaki diři ve erkek deneklerin saęa d n řl  labirentin sonuna ulařma s releri.

Deney I'de Dişi ve Erkek Deneklerin Gösterdikleri Sola Dönüştü
Labirent Performansları



Şekil 18. Deney I'de sağ-göz/sol-hemisfer grubu, sol-göz/sağ-hemisfer grubu ve kontrol grubundaki dişi ve erkek deneklerin sola dönüştü labirentin sonuna ulaşma süreleri.

Yapılan varyans analizi sonucunda labirent türünün de görsel-uzamsal performansı etkilemediği bulunmuştur. Sol-göz/sağ-hemisfer grubu ve kontrol grubu her iki labirente de benzer performans göstermiştir. Ancak, sağ-göz/sol-hemisfer grubu, ortalamalar sayısal olarak karşılaştırıldığında sola dönüştü labirente, sağa dönüştü labirente olduğundan daha uzun süre harcamıştır (Şekil 19). Sağ-göz/sol-hemisfer grubundaki deneklerin sağ gözleri açık olduğu için sağa dönüştü labirente biraz daha düşük ortalama göstermeleri beklendiktir. Buna karşın, bu gruptaki denekler, sol gözleri kapatılmış olduğu için, sola dönüştü labirente daha kötü performans göstermiş olabilirler.



Şekil 19. Deney I’de sağ-göz/sol-hemisfer grubundaki deneklerin sola ve sağa dönüştü labirentin sonuna ulaşma süreleri.

TARTIŞMA

Valenti ve arkadaşları (2003) yetişkin bıldırcınların tahıl-çakıl görevinde herhangi bir hemisferik başatlık göstermediğine ilişkin bulgular elde etmiştir. Ancak, Deney I'de bu bulgulardan farklı olarak Japon bıldırcının görsel-uzamsal görevlerde yanallaşma gösterdiği bulunmuştur. Söz konusu bulgular, sol-göz/sağ-hemisfer grubunun, labirent görevinde sağ-göz/sol-hemisfer grubundan daha iyi bir performansa sahip olduğunu göstermiştir. Sonuçlar birlikte değerlendirildiğinde, Japon bıldırcınında sağ hemisferin, labirentte yürüme gibi görsel-uzamsal bir görevde daha başat olduğu öne sürülebilir.

Daha önce de belirtildiği gibi, görsel-uzamsal görevin doğası, yanallaşma örüntüsünde bir farklılığa yol açmaktadır. Valenti ve arkadaşlarının çalışmasında bıldırcınlar bir tür kategorileme görevi olan tahıl-çakıl ayırt etme görevinde test edilmiştir. Araştırmacılar Japon bıldırcınında kategorileme görevine ilişkin olarak herhangi bir hemisferik özelleşme bulmamışlardır. Kategorileme görevi, temel; ancak labirent görevine göre daha basit bir işlemdir. Bu yönden böylesi bir temel görevde hemisferlerin her ikisinin de eşit rol alması mümkün olabilir. Sunulan deneyde ise, bıldırcınların test edildiği labirent görevi, kategorileme görevinden farklı olarak, metrik hesaplamalar, uzamsal bellek ve bilişsel haritalama gibi daha karmaşık bir işlem dizisinin kullanılmasını gerektirmektedir. Dolayısıyla böylesi bir görevde bir hemisferin uzmanlaşmış olması beklenebilir. Birinci deney bulgularına göre, söz konusu uzmanlaşma sağ hemisferde gerçekleşmiştir.

Japon bıldırcınında gözlediğimiz görsel-uzamsal becerilerdeki sağ hemisfer başatlığı, insanlarda, bazı maymun türlerinde ve kemirgenlerde de mevcuttur. Bu yönüyle Japon bıldırcının görsel-uzamsal becerilere ilişkin iyi bir model oluşturacağı düşünülebilir.

İnsanlarda (Galea ve Kimura, 1993), rhesus maymunlarında (Lacreuse, Herndon, Killiany, Rosene ve Moss, 1999), sıçanlarda (Cimadevilla ve ark., 1999), farelerde (Kavaliers ve ark., 1996) ve bazı kuş türlerinde (Tommasi ve Vallortigara, 2004) uzamsal becerilere ilişkin cinsiyet farklılıkları olduğu saptanmış ve genellikle bu görevlerde daha başarılı olan tarafın, erkek olduğu gösterilmiştir. Bu yönüyle

Japon bildiricini cinsiyetler arasında farklılık göstermemesi bakımından pek çok canlı türünden ayrılmaktadır.

Labirent görevinde cinsiyetler arasında bir farklılığın gözlenmemesi, söz konusu görevin cinsel davranış sisteminin appetitif bileşenini içermesinden kaynaklanıyor olabilir. Çünkü, cinsel appetitif davranış, her iki cinsiyette de karşı cinsiyete yaklaşmak şeklinde ortaya çıkmaktadır. Birinci deneyde eşit motivasyona sahip olduğu düşünülen erkek ve dişilerin karşı cinsiyete ulaşmak için aynı appetitif davranışı sergileyerek benzer performans göstermesi beklendik olarak değerlendirilebilir. Öte yandan, erkeklerin istatistiksel açıdan anlamlı olmasa da labirent görevinde daha düşük ortalamaya sahip olmaları cinsel davranış sisteminde erkeğin aktif rolüne işaret etmektedir.

DENEY II'YE GİRİŞ

Bugün beynin çeşitli bölgelerinin pek çok farklı işleve ilişkin olarak özelleşme örüntüleri gösterdiği bilinmektedir. Bu özelleşmiş bölgelerde meydana gelen hasar sonucunda, zarar gören sinir hücrelerinin yenilenmesi mümkün olmadığından, ilgili işlevlerde kayıplar söz konusu olabilmektedir. Bununla birlikte, araştırmalar (Bischof, Herrmann ve Engalege, 1991; Hubel ve Wiesel, 1967; Prusky ve Douglas, 2003) bu beyin bölgelerinde oluşan hasar sonucunda, o bölgenin, işlevini yitirdiğini; ancak, plastisite yoluyla başka beyin bölgelerinde yeni özelleşmeler meydana geldiğini göstermiştir. Buna ek olarak beynin plastisite özelliğinin yaş ile birlikte değişim gösterdiği bilinmektedir. Witelson (1987), daha erken yaşlarda ortaya çıkan bir hasarın iyileşme şansının daha yüksek olduğunu ifade etmektedir.

Bu bilgiler doğrultusunda, çalışmanın ikinci aşamasında, Deney I'de gözlenen sağ hemisfer özelleşmesinin erken yaşlarda beynin plastisite özelliği ile değiştirilebilirliğinin test edilmesi amaçlanmıştır. Doğduğundan beri sadece sağ veya sadece sol hemisferini etkin olarak kullanan bir organizma, nörokimyasal sistemlerinde, nöronlar arası bağlantılarında ve davranışsal düzeyde plastisite gösterebilir. Erken yaşlarda sağ hemisferin görsel işlevlerinde ortaya çıkabilecek herhangi bir değişiklik, sağ hemisferin özelleşme gösterdiği bir görevin sol hemisfer tarafından üstlenilmesine yol açabilir. Buna karşın, sol hemisferin görsel işlevleri ortadan kalktığında, görsel-uzamsal görevleri tek başına yerine getirecek olan sağ hemisferin normal koşullarda uzmanlaşma gösterdiği bu görevde daha başarılı olması beklenebilir.

Sunulan ikinci deney ile yumurtadan çıkma sonrasında yapılan görsel-hemisferik manipülasyonun Japon bildircının görsel-uzamsal becerilerindeki uzmanlaşmada herhangi bir değişiklik yaratıp yaratmadığı incelenmiştir. Bu yolla görsel-uzamsal becerilerde hangi beyin hemisferinin daha plastik bir yapıya sahip olduğunun ortaya konması amaçlanmıştır.

Birinci deneyde bir hemisferik uzmanlaşma gözlenmekle birlikte, söz konusu görsel-uzamsal beceriler bakımından cinsiyetler arasında anlamlı bir farkın olmadığı bulunmuştur. Araştırma bulguları, her iki cinsiyette de sağ hemisferin labirent görevinde daha başat olduğuna işaret etmiştir. Ancak, benzer hemisferik özelleşme

gösteren dişilerin ve erkeklerin, bu özelleşmede ne kadar esnek oldukları bilinmemektedir. Bu nedenle, ikinci deney ile cinsiyetler arasında hemisferik uzmanlaşmada gösterilen plastisite bakımından bir farkın olup olmadığının incelenmesi amaçlanmıştır.

YÖNTEM

Denekler

Deneyde yumurtadan yeni çıkmış 40 yavru bıldırcın kullanılmıştır; yavrular sağ-göz/sol-hemisfer ve sol-göz/sağ-hemisfer gruplarına seçkisiz olarak ayrılmıştır. Hayvanların bilimsel çalışmalarda denek olarak kullanılmasına ilişkin etik kurallar gözetilerek, yeni bir kontrol grubu oluşturmak yerine, Deney I'de kullanılan kontrol grubu kuşlarından elde edilen veriler temelinde karşılaştırmaların yapılması tercih edilmiştir.

Bıldırcında cinsiyet ayrımı, ancak türe özgü ikincil cinsiyet karakteristiklerinin (boyun ve göğüs tüylerinin rengi, erkekte kloakal bezin oluşması ve vokalizasyonun başlaması gibi) belirmeye başladığı 30. günden sonra yapılabilmektedir. Bu bakımdan, her bir deneysel koşuldaki dişi ve erkek bıldırcın sayısı önceden belirlenememiştir. Bu nedenle deneye 60 yavru buldircın ile başlanmıştır. Kuşlar her grupta 30 kuş olacak şekilde ikiye ayrılmıştır. Denekler 35 günlük olduklarında, deneysel koşullardaki cinsiyet dağılımının, sağ-göz/sol-hemisfer grubunda 10 dişi ve 10 erkek ve sol-göz/sağ-hemisfer grubunda ise 10 dişi ve 10 erkek biçimde olması sağlanmıştır. Test aşamasından önce dişi deneklerin yumurtlama durumu, erkek deneklerin ise, köpük üretme ve çiftleşme davranışı gösterip göstermediği tespit edilmiştir. Böylece cinsel davranış bakımından olgunlaşmış hayvanlar deneyde kullanılmak üzere seçilmiştir. Denekler 60 günlük olduğunda test aşamasına geçilmiştir.

Ek olarak, yine 60 günlük, dört erkek ve dört dişi olmak üzere cinsel açıdan deneyimli toplam sekiz bıldırcın labirentin sonundaki uyarıcı kuş olarak kullanılmıştır. Deneyin başlangıcında erkek ve dişi bıldırcınların cinsel deneyim açısından eşit olmaları, karşı cinsiyetten türdaşıyla, günde bir kez olmak üzere beş

gün boyunca, beşer dakikalık sürelerle koloni kafeslerinde birarada tutulmaları yoluyla sağlanmıştır.

Kuşlar koloni kafeslerinde, 24°C'lik sabit oda sıcaklığında ve 16 saat aydınlık (06:00-22:00) ve 8 saat karanlık biçiminde bir ışık döngüsünde tutulmuştur. Kafeslerde yiyecek ve su, herhangi bir sınırlama olmaksızın, hazır bulundurulmuştur.

Araçlar

Bu çalışmada birinci deneyde açıklanan eşit sayıda sağa ve sola dönüşü olan iki labirent deneysel düzenek olarak kullanılmıştır. İkinci deneyde de deneysel oturumların kaydedilmesinde, labirenti kuş bakışı görececek bir biçimde yerleştirilmiş bulunan bir video-kameradan yararlanılmıştır. Deneklerin labirenti geçme süreleri bir kronometre kullanılarak ölçülmüştür.

İşlem Yolu

Yumurtadan yeni çıkmış olan 60 kuşun yarısı sağ-göz/sol-hemisfer ve diğer yarısı da sol-göz/sağ-hemisfer grubuna seçkisiz olarak atandıktan iki gün sonra gözlerine kapatma işlemi uygulanmış ve kapatılan gözün 60 gün boyunca kapalı kalması sağlanmıştır.

Göz Kapatma İşlemi

İkinci deneyde görsel yoksunluk yaratmak amacıyla, sağ-göz/sol-hemisfer grubuna ve sol-göz/sağ hemisfer grubuna seçkisiz olarak atanan yavru deneklerin sağ veya sol gözleri yumurtadan çıktıktan iki gün sonra kapatılmıştır. Gözlerin geçici olarak kapatılmasında yine birinci deneyde kullanılan ve Prior, Wiltchko, Stapput, Güntürkün ve Wiltchko'nun (2004) çalışmasında betimlenen teknik izlenmiştir. Bunun için, yavruların gözlerine uygun boyutta karton ve velkro bantlardan yapılmış göze zarar vermeyen göz kapatıcıları kullanılmıştır. Göz kapatıcıları, gözün etrafına cilde zarar vermeyen bir yapıştırıcı (*non solvent, colle de bricolage, no: 47735, UHU, Schweizage, AG.*) kullanılarak sabitlenen bir velkro halkadan ve bu halkanın karşıt tarafı olan ve üzerine kapatılabilen konik, ışığı geçirmeyen bir karton kapaktan meydana gelmektedir. Tüm deneklerin göz kapakları günlük kontrolden geçirilerek, gözlerin sürekli kapalı kalması sağlanmıştır.

Sol-göz/sağ-hemisfer grubundaki deneklerin sadece sol gözleri açık bırakılarak sağ hemisferin etkin olması sağlanırken (Şekil 20); sağ-göz/sol-hemisfer grubundaki deneklerin sadece sağ gözleri açık bırakılmış (Şekil 21); böylece sol hemisferin etkin olması sağlanmıştır.

Birinci deneydeki işlem yolu izlenerek deneklere beş alışma denemesi yaptırılmıştır. Bunun için her bir denek hem sağa, hem de sola dönüşlü labirentin başlangıç, bitiş ve orta bölümlerine beş dakikalık bir süre için bırakılarak alışma denemeleri gerçekleştirilmiştir. Labirentin bölmelerine yerleştirilme sırası seçkisiz olarak belirlenmiştir. Beş dakikalık alışma denemelerinin ardından kuşlar tek başlarına kaldıkları koloni kafeslerine alınmıştır.



Şekil 20. Sol-göz/sağ-hemisfer grubuna atanan 2 günlük bıldırcın yavrusu.



Şekil 21. Sağ-göz/sol-hemisfer grubuna atanan 2 günlük bıldırcın yavrusu.

Aktif sağ-göz/sol-hemisfer ve aktif sol-göz/sağ-hemisfer grubundaki dişi ve erkek bildircinlar kendi içinde seçkisiz olarak ikiye ayrılmış ve bir gruptaki deneklerin yarısının sağa dönüşlü labirentte; diğer grubun ise, sola dönüşlü labirentte uzamsal göreve başlaması sağlanmıştır. Birinci deneyde olduğu gibi, kapının açılmasından, bildircinin, labirentin sonundaki karşı cinsiyetten türdaşına ulaşmasına kadar geçen süre “uzamsal görev performansı” olarak kaydedilmiştir.

Görsel-uzamsal görevlere ilişkin değişimlemeler, yine açık olan göze ve etkin olan görsel hemisfere göre adlandırılmıştır. Söz konusu görev, sol gözü açık denekler tarafından yapıldığında, “sol-göz/sağ-hemisfer performansı”; sağ gözü açık denekler tarafından yapıldığında, “sağ-göz/sol-hemisfer performansı” olarak kaydedilmiştir.

Aynı şekilde denemeler günün geç sabah saatleri ile öğle saatleri arasında (10:30-12:30) yapılmıştır. Deney uygulamaları sırasında deneğin ilgili görsel-uzamsal koşuldaki performansı bir video kamera aracılığıyla kaydedilmiş; her bir deneğin performans süresi video kaydından izlenerek kronometre ile ölçülmüştür.

BULGULAR

Deneye sağ-göz/sol-hemisfer ve sol-göz/sağ-hemisfer gruplarında 20’şer hayvan olmak üzere 40 denek ile başlanmıştır. Ancak, deneyin ilerleyen aşamalarında denek kayıpları olması nedeniyle, veriler, sağ-göz/sol-hemisfer grubundan 18 ve sol-göz/sağ-hemisfer grubundan 18 denek üzerinden değerlendirilmiştir. Deney I’de 20 bildircinadan oluşan kontrol grubundan elde edilen veriler analize dahil edilmiştir. Verilere 3x2x2 (grup x cinsiyet x labirent) faktörlü deney desenine uygun varyans analizi uygulanmıştır. Varyans analizi sonuçları Tablo 6’da sunulmaktadır.

Grupların labirentte harcadıkları sürelerle ilişkin ortalama ve standart sapma değerleri Tablo 7’de sunulmaktadır. Verilere uygulanan varyans analizi, grupların performansları arasında gözlenen farkın anlamlı olduğunu göstermiştir ($F_{(44, 2)}=15.66$, $p<.05$) (Şekil 22). Bu farkın kaynağını bulmak üzere işe koşulan Tukey çoklu karşılaştırma testi, hem aktif sağ-göz/sol-hemisfer grubunun hem de aktif sol-göz/sağ-hemisfer grubunun kontrol grubundan anlamlı bir şekilde daha kötü bir

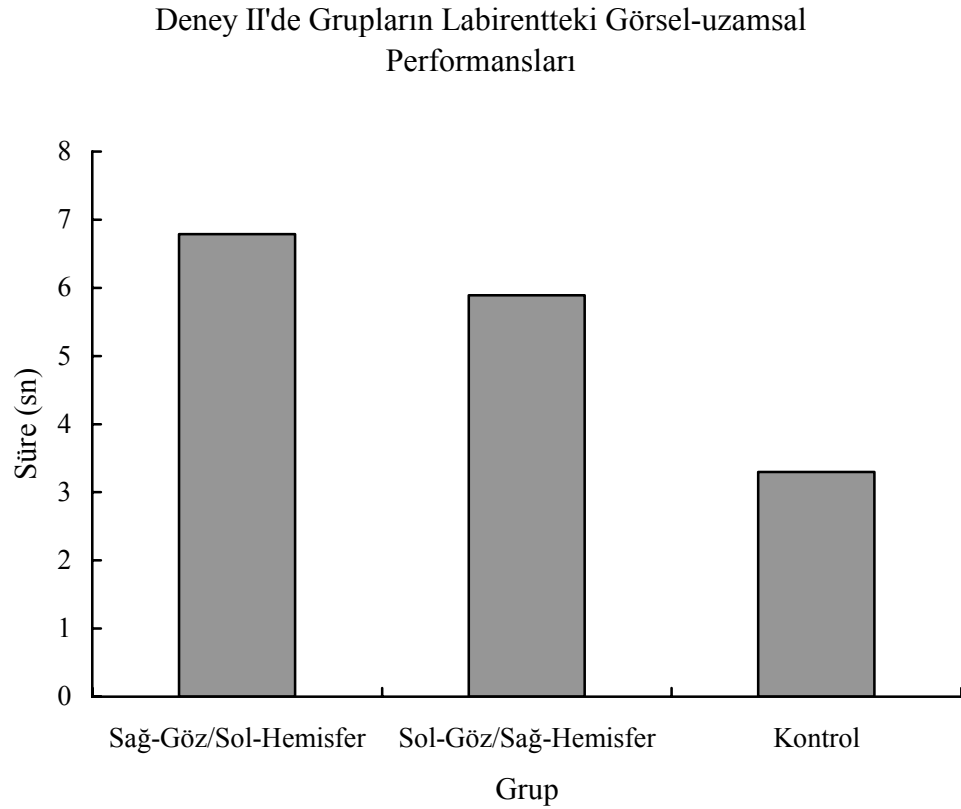
performans gösterdiğini ortaya koymuştur ($p<.05$). Ancak, aktif sağ-göz/sol-hemisfer grubunun ve aktif sol-göz/sağ-hemisfer grubunun performansları arasında anlamlı bir fark bulunmamıştır ($p>.05$).

Tablo 6. *Deney II’de Grup, Cinsiyet ve Labirent Türüne Göre Görsel-Uzamsal Labirent Performansına İlişkin Varyans Analizi Sonuçları.*

Varyansın Kaynağı	Kareler Toplamı	sd	Kareler Ortalaması	F	(p)
Grup	106.696	2	53.348	15.66	0.003
Cinsiyet	2.697	1	2.697	0.348	0.558
Labirent Türü	4.762	1	4.762	0.615	0.437
GrupxCinsiyet	12.119	2	6.06	0.782	0.464
GrupxLabirent	1.323	2	0.662	0.085	0.918
CinsiyetxLabirent	0.591	1	0.591	0.076	0.784
GrupxCinsiyetxLabirent	18.295	2	9.148	1.181	0.317
Hata	340.923	44	7.748		
Toplam	1960.227	56			

Tablo 7. *Deney II’de Grupların Gösterdiği Görsel-uzamsal Labirent Performansına İlişkin Ortalama ve Standart Sapma Değerleri.*

Grup	Ortalama	Standart Sapma
Sağ-göz/Sol-hemisfer	6.52	3.23
Sol-göz/Sağ-hemisfer	5.75	3.02
Kontrol	3.30	1.55



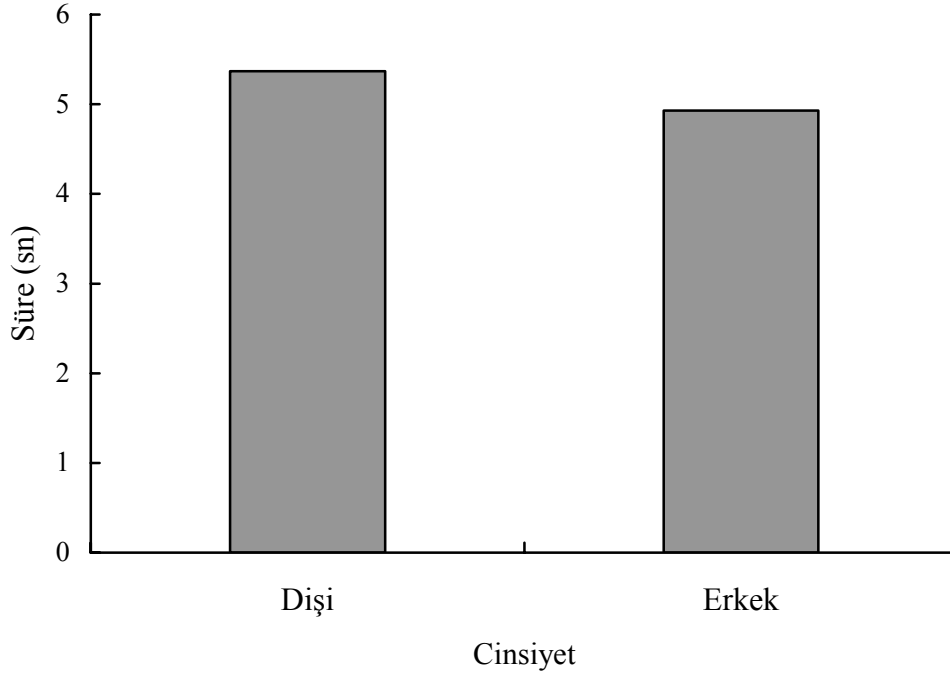
Şekil 22. Deney II’de sağ-göz/sol-hemisfer, sol-göz/sağ-hemisfer ve kontrol grubundaki deneklerin labirentin sonuna ulaşma süreleri.

Dişi ve erkeklerin labirentte harcadıkları sürelere ilişkin ortalama ve standart sapma değerleri Tablo 8’de sunulmaktadır. Varyans analizi sonuçları, cinsiyet değişkeninin labirent performansı üzerinde anlamlı bir temel etkiye sahip olmadığını göstermiştir ($F_{(44, 1)} = 0.348, p > .05$) (Şekil 23).

Tablo 8. Deney II’de Dişi ve Erkek Deneklerin Görsel-uzamsal Labirent Performansına İlişkin Ortalama ve Standart Sapma Değerleri.

Cinsiyet	Ortalama	Standart Sapma
Dişi	5.34	2.87
Erkek	4.93	3.1

Deney II'de Dişilerin ve Erkeklerin Gösterdikleri Görsel-uzamsal Labirent Performansı



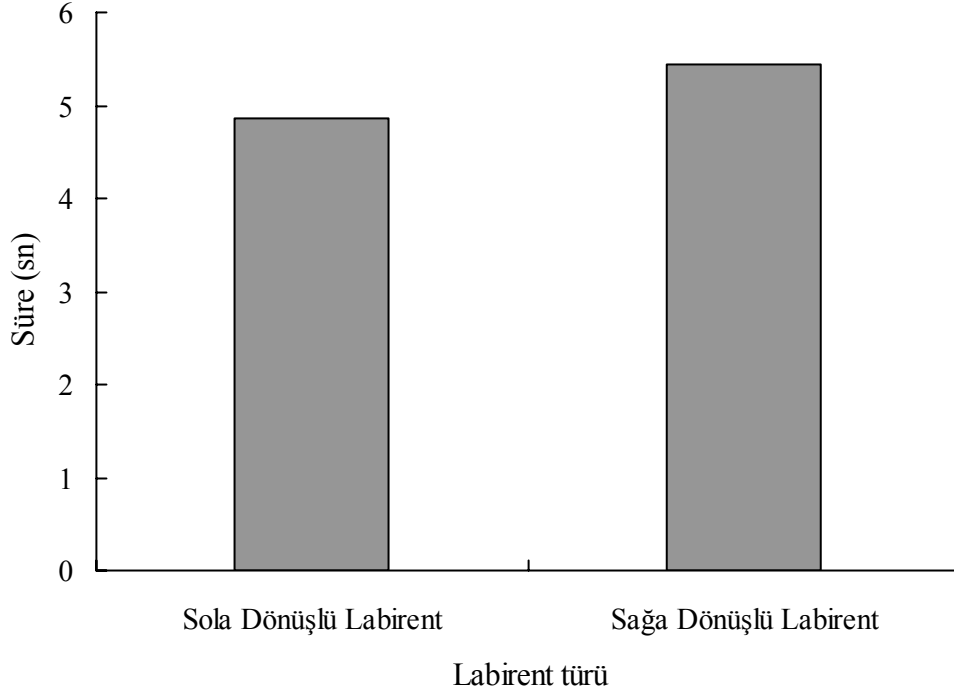
Şekil 23. Deney II’de dişi ve erkek deneklerin labirentin sonuna ulaşma süreleri.

Sağa ve sola dönüşlü labirentlerde harcanan sürelere ilişkin ortalama ve standart sapma değerleri Tablo 9’da sunulmaktadır. Benzer şekilde labirent türünün de deneklerin performansı üzerinde anlamlı bir etkiye yol açmadığı gözlenmiştir ($F_{(44, 1)}=0.615, p>.05$) (Şekil 24).

Tablo 9. Deney II’de Deneklerin Sola ve Sağa Dönüşlü Labirent Performansına İlişkin Ortalama ve Standart Sapma Değerleri.

Labirent Türü	Ortalama	Standart Sapma
Sola Dönüşlü	4.92	2.95
Sağa Dönüşlü	5.32	3.04

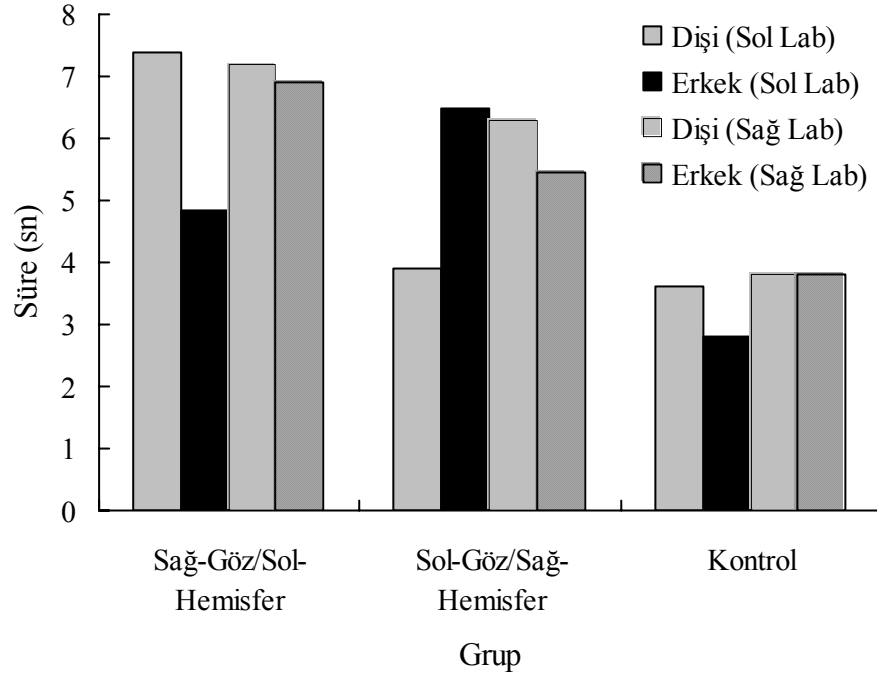
Deney II'de Deneklerin Sola DönüŖlü ve Saęa DönüŖlü Labirentte Gösterdikleri Görsel-uzamsal Performanslar



Ŗekil 24. Deney II’de deneklerin sola dönüŖlü ve saęa dönüŖlü labirentin sonuna ulaşma süreleri.

Bulgular grup, cinsiyet ve labirent deęişkeninin etkileşiminin de görsel-uzamsal görev üzerinde anlamlı bir etki yaratmadığını göstermiştir (Grup-cinsiyet $F_{(44, 2)} = 0.782, p > .05$; grup-labirent türü $F_{(44, 2)} = 0.085, p > .05$; cinsiyet-labirent türü $F_{(44, 1)} = 0.076, p > .05$; grup-cinsiyet-labirent türü $(F_{(44, 2)} = 1.181, p > .05)$ (Ŗekil 25).

Deney II'de Dişi ve Erkek Deneklerin Sağa Dönüştü ve Sola Dönüştü Labirentte Gösterdiği Performanslar



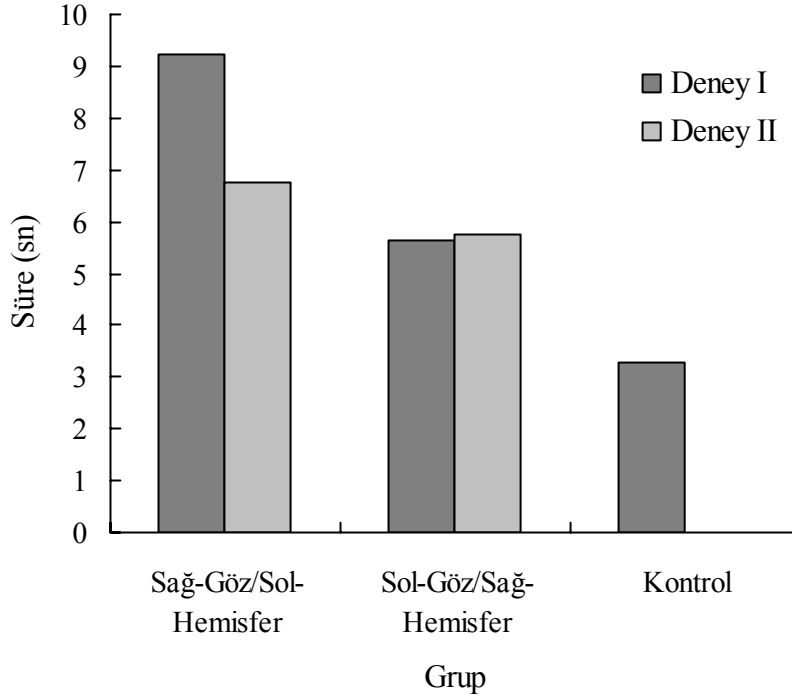
Şekil 25. Deney II’de sağ-göz/sol-hemisfer, sol-göz/sağ-hemisfer ve kontrol grubundaki dişi ve erkek deneklerin labirentin sonuna ulaşma süreleri.

Deney I’den elde edilen veriler ile Deney II’den elde edilen verileri karşılaştırmak üzere işe koşulan (5x2x2) faktörlü (grup x cinsiyet x labirent türü) deney desenine uygun varyans analizi, gruplar arasındaki farkın anlamlı olduğuna işaret etmiştir ($F_{(76, 4)} = 8.93, p < .05$) (Şekil 26). Verilere uygulanan Tukey çoklu karşılaştırma testi, sağ-göz/sol-hemisfer grubunun birinci deneyde gösterdiği performans ile ikinci deneyde gösterdiği performans arasında anlamlı bir farkın olduğunu ($p < .05$); buna karşın sol-göz/sağ-hemisfer grubunun iki deneyde ortaya koyduğu performans arasında anlamlı bir farkın olmadığını ($p > .05$) göstermiştir. Ayrıca, cinsiyetin deneylerde sergilenen performans üzerinde anlamlı bir etkisi olmamıştır ($F_{(76, 1)} = 0.453, p > .05$). Benzer şekilde labirent türünün de iki deneydeki görsel-uzamsal performans arasında anlamlı bir farka yol açmadığı gözlenmiştir ($F_{(76, 1)} = 0.155, p > .05$).

Tablo 10. *Deney I ve Deney II’den Elde Edilen Verilerin Grup, Cinsiyet ve Labirent Türüne Göre Görsel-uzamsal Labirent Performansına İlişkin Varyans Analizi Sonuçları.*

Varyansın Kaynağı	Kareler Toplamı	sd	Kareler Ortalaması	F	(p)
Grup	475.619	4	118.905	8.933	0.000
Cinsiyet	6.034	1	6.034	0.453	0.503
Labirent Türü	2.066	1	2.066	0.155	0.695
GrupxCinsiyet	31.347	4	7.837	0.589	0.672
GrupxLabirent	38.716	4	9.679	0.727	0.576
CinsiyetxLabirent	6.843	1	6.843	0.514	0.476
GrupxCinsiyetxLabirent	22.45	4	5.613	0.422	0.793
Hata	1011.642	76	13.311		
Toplam	5344.38	96			

Grupların Deney I'de ve Deney II'de Gösterdikleri Görsel-uzamsal
Labirent Performansları

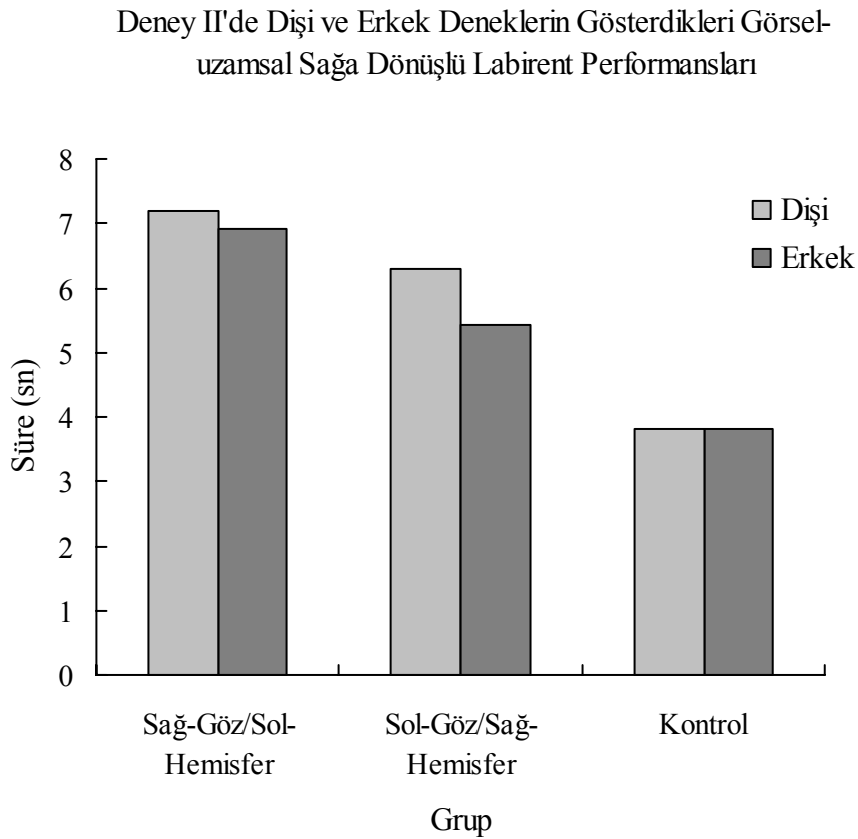


Şekil 26. Sağ-göz/sol-hemisfer, sol-göz/sağ-hemisfer ve kontrol grubundaki deneklerin Deney I ve Deney II'de gösterdikleri görsel-uzamsal labirent performansları.

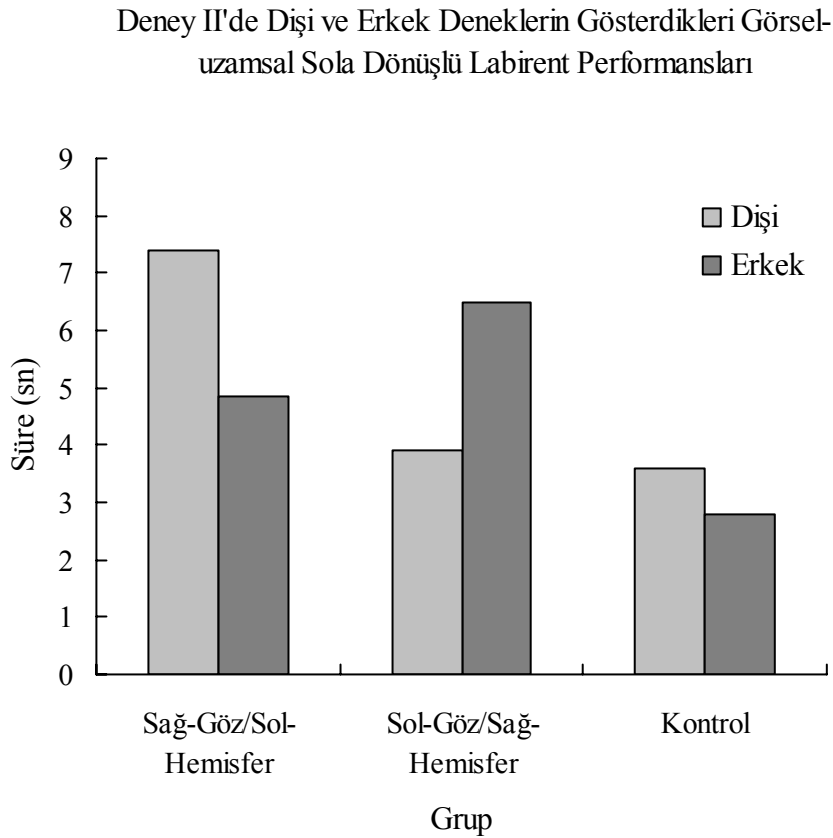
Ek olarak, Deney I'den elde edilen veriler ile Deney II'den elde edilen verilere uygulanan varyans analizi, grup, cinsiyet ve labirent değişkenlerinin etkileşiminin de deneklerin labirent performansı üzerinde anlamlı bir etkiye yol açmadığını göstermiştir (Grup-cinsiyet $F_{(76, 4)} = 0.589$, $p > .05$; grup-labirent türü $F_{(76, 4)} = 0.727$, $p > .05$; cinsiyet-labirent türü $F_{(76, 1)} = 0.514$, $p > .05$; grup-cinsiyet-labirent türü $F_{(76, 4)} = 0.422$, $p > .05$).

Tüm veriler üzerinde anlamlı bir etki yaratmamasına rağmen, dişilerin ve erkeklerin sola dönüşlü labirentte, sağa dönüşlü labirentte olduğundan farklı bir örüntü sergilediği gözlenmiştir. Genellikle tüm gruplarda erkeklerin labirentin sonuna ulaşma süresi ortalamalarının, dişilerin ortalamalarından daha düşük olduğu gözlenmiştir. Örneğin, sağa dönüşlü labirentte tüm gruplarda erkekler, dişilerden

daha düşük ortalamaya sahiptir (Şekil 27). Bu uzamsal performans örüntüsü, Deney I’de sergilenen örüntü (Şekil 17) ile benzerlik göstermektedir. Ancak, sol-göz/sağ-hemisfer grubunda bulunan dişilerin, sola dönüşlü labirentteki görsel-uzamsal labirent süresi ortalamaları, aynı grupta bulunan erkeklerin ortalamasından daha düşük olmuştur (Şekil 28). Benzer bir örüntü Deney I’de sola dönüşlü labirentte test edilen sol-göz/sağ-hemisfer grubunda yer alan dişi ve erkekler tarafından da sergilenmiştir (Şekil 18).



Şekil 27. Deney II’de sağ-göz/sol-hemisfer, sol-göz/sağ-hemisfer ve kontrol grubundaki dişi ve erkek deneklerin sağa dönüşlü labirentin sonuna ulaşma süreleri.



Şekil 28. Deney II’de sağ-göz/sol-hemisfer, sol-göz/sağ-hemisfer ve kontrol grubundaki dişi ve erkek deneklerin sola dönüştü labirentin sonuna ulaşma süreleri.

Sola dönüştü labirent görevinde sol gözün açık olması görevin yapılmasını kolaylaştırmaktadır. Bu nedenle, genel olarak, tüm sol-göz/sağ-hemisfer deneklerinin “sol” bölge ile ilgili görevlerde daha iyi olması beklendiktir. Dişiler, bu beklentiyle uyumlu olarak düşük bir ortalama göstermiştir. Ancak, ilginç olarak, sol-göz/sağ-hemisfer grubundaki erkekler, sola dönüştü labirentte, dişilerden ve sağa dönüştü labirentte olduğundan daha yüksek bir ortalama elde etmişlerdir.

TARTIŞMA

Deney II’de tek-terafli görsel etkinleştirme sonucunda her iki hemisferin de labirentte benzer bir performans gösterdiği gözlenmiştir. Ayrıca, Deney I ve Deney II’den elde edilen bulguların karşılaştırılması ilginç sonuçlara işaret etmektedir. Deney I’de yetişkin deneklere uygulanan kısa süreli görsel yoksunluğun, sağ-göz/sol-hemisfer ve sol-göz/sağ-hemisfer grupları arasında anlamlı bir farka yol açtığı gözlenmiştir. Bununla birlikte, görsel-uzamsal labirent görevinde etkin sol-göz/sağ-hemisfer grubundan daha düşük performans gösteren etkin sağ-göz/sol-hemisfer grubu, ikinci deneyde, etkin sol-göz/sağ-hemisfer grubu ile benzer performans göstermiştir. Veriler birinci deneyde gözlenen sol-göz/sağ-hemisfer başatlığının ikinci deney koşulunda gözlenmediğini ortaya koymaktadır. Bu durum, gözlerin yumurtadan çıktıktan hemen sonra kapatılması yoluyla, var olan sol-göz/sağ-hemisfer başatlığının ortadan kaldırıldığına işaret etmektedir.

Sağ-göz/sol-hemisferin performansında ortaya çıkan iyileşme durumu, sol hemisferin tek tarafli görsel uyarımı sonucunda oluşabilecek bir plastisite etkisi ile açıklanabilir. Görsel-uzamsal görevlerde başat rol oynayan sağ hemisferin 60 günlük bir süre içerisinde doğrudan görsel bilgi almamış olması, görsel görevleri, sol hemisferin tek başına üstlenmesi ile sonuçlanmış olabilir. Böylece, sol hemisferin, doğumdan sonra tek tarafli uyarımı sırasında maruz kaldığı görsel görevlerin sol hemisferde bir takım değişikliklere yol açtığı düşünülebilir.

Sol-göz/sağ-hemisferin performansında ise, birinci deneye göre anlamlı bir değişiklik gözlenmemiştir. Normal koşullarda görsel-uzamsal görevlerde sol hemisferden daha iyi performans gösteren sağ hemisfer, tek tarafli olarak uyarıldığı durumda da benzer performans sergilemiştir. Bu bulgular ışığında, sağ hemisferin tek tarafli uyarımının sağ hemisferin kapasitesinde herhangi bir değişikliğe yol açmadığı öne sürülebilir. Sağ hemisferin normal koşullarda görsel-uzamsal görevlerdeki iyi performansı, tek tarafli sağ hemisfer uyarımı koşullarında da korunarak devam etmiştir; ancak daha iyi hale gelmemiştir. Buradan yola çıkarak sağ hemisferin görsel-uzamsal görevlerde doğuştan gelen bir başatlığa sahip olduğu; ancak doğumdan sonraki fazladan uyarıma duyarlı olmadığı düşünülebilir. Sol hemisfer ise,

normal kořullarda grsel-uzamsal grevde bir uzmanlıęa sahip deęildir. Ancak, sol gzn kapatılması sonucunda sol hemisfere daha fazla grsel bilgi akışı saęlanmış ve bu yolla, sol hemisfer grsel-uzamsal grevlerde daha iyi performans gsterebilmiřtir. Bu bulgulara dayanarak, saę hemisferin grsel-uzamsal grevlerde doęuřtan gelen bir zelleřmeye sahip olduęu; bununla birlikte, sol hemisferin dıřsal etkilere daha aık olduęu spekle edilebilir. Ancak, hemisferler arasında byle bir farklılıęın olduęunu ne srebilmek iin 60 gnlk gz kapatılma srecinde kapatılan gzn/hemisferin performansının nasıl etkilendięinin incelenmesi gerekmektedir. Bu nedenle grsel-uzamsal grevlerde pasif bırakılan gzlerin/hemisferlerin performansını incelemek amacıyla nc bir deney daha iře kořulmuřtur.

DENEY III'E GİRİŞ

Kolb ve arkadaşları (2003), beyin ve davranışsal plastisite çalışmalarının altında yatan iki sayıltıyı şu şekilde tanımlamaktadır: Eğer davranışta bir değişiklik varsa, davranışı ortaya çıkaran sinirsel ağın özelliklerinde veya organizasyonunda da bazı değişiklikler vardır. Tersine, eğer sinirsel devreler yaşantı yoluyla değiştiyse, bu ağ tarafından yönlendirilmekte olan işlevlerde bazı benzer değişiklikler olmalıdır. Sinirsel yapıyı ve davranışı etkileyen faktörler arasında yaşantı ve beyin hasarı veya ona yol açan hastalıklar da yer almaktadır. Sunulan ikinci çalışmadan elde edilen bulgular, göz/hemisfer manipulasyonu yoluyla aktif hale getirilen hemisferin performansının iyileştiğine; dolayısıyla sinirsel devrelerinde değişiklik olabileceğine işaret etmektedir. Bununla birlikte, iki ay boyunca kapalı tutulan göz ve zıt yönlü hemisferdeki görsel merkezler aktif olarak kullanılmadığı için söz konusu gözün/hemisferin sinirsel devrelerinde de bir değişikliğin meydana gelmesi beklenebilir.

Sunulan çalışmaya benzer bir çalışmada Bischof, Herrmann ve Engelage (1991) sakaları 100 gün boyunca tek taraflı görsel yaşantıya maruz bırakmıştır. Araştırmacılar bu yoksunluk periyodu sonucunda yoksun bırakılan hemisferdeki nöronların, yoksun bırakılmayanlardan % 15 oranında daha küçük kaldığını gözlemiştir. Bu gibi morfolojik değişikliklerin davranışlarda da farklılık yaratması beklenebilir.

Deney I ve Deney II birlikte değerlendirildiğinde, genel olarak Japon bıldırcınının görsel-uzamsal labirent görevinde sağ hemisfer başatlığı olduğu; buna karşın, yumurtadan çıkmanın hemen sonrasında yapılan tek taraflı göz/hemisfer manipulasyonunun bu hemisferik başatlığı ortadan kaldırdığı gözlenmiştir. Deney II'de, yumurtadan çıktıktan sonraki dönemde tek başına aktive edilen göz/hemisfer gruplarından sol hemisferin görsel-uzamsal görevlerde, Deney I'deki eşdeğer grubun performansına kıyasla daha iyi olduğu; sağ hemisferin ise, Deney I'deki eşdeğer sağ hemisfer grubu ile benzer şekilde iyi performans gösterdiği gözlenmiştir. Söz konusu çalışma bulguları, erken yaşlarda tek başına aktif hale getirilmesi durumunda sol hemisferin performansında bir gelişme olduğuna işaret etmektedir. Buna karşın, bu dönemde görsel görevlerde pasif kalan hemisferin performansı bilinmemekle birlikte,

iki ay boyunca pasif kalan bu hemisferlerin görsel-uzamsal görevlerde düşük performans göstermesi beklenmektedir. Bu hipotezi test etmek amacıyla, Deney III'te, ikinci deneyde kapalı olan gözün açılıp, açık olan gözün kapatılması yoluyla, belirli bir sürede yoksun bırakılan gözlerin/hemisferlerin performansının incelenmesi amaçlanmıştır. Bu deneyde test edilen kuşların performanslarının, hem Deney I'deki ve hem de Deney II'deki performanslarından daha düşük olacağı yordanmaktadır.

YÖNTEM

Denekler

Çalışmada, Deney II'de yer alan 18 dişi ve 18 erkek bıldırcın denek olarak kullanılmıştır. Deney II'de sağ-göz/sol-hemisfer grubunda yer alan denekler, Deney III'te sol-göz/sağ-hemisfer grubunda ve Deney II'de sol-göz/sağ-hemisfer grubunda yer alan denekler ise, Deney III'de sağ-göz/sol-hemisfer grubunda yer almıştır. Gruplar arasında karşılaştırmaların yapılmasında, Deney I'de kullanılan kontrol grubu kuşlarından elde edilen veriler temel alınmıştır. Test aşamasında ise, yine dişi ve erkek toplam sekiz bıldırcın uyarıcı kuş olarak kullanılmıştır.

Kuşlar koloni kafeslerinde, 24°C'lik sabit oda sıcaklığında ve 16 saat aydınlık (06:00-22:00) ve 8 saat karanlık biçiminde bir ışık döngüsünde tutulmuştur. Kafeslerde yiyecek ve su herhangi bir sınırlama olmaksızın hazır bulundurulmuştur.

Araçlar

Sunulan deneyde Deney I ve Deney II'de kullanılan eşit sayıda sağa ve sola dönüşü olan iki labirent deneysel düzenek olarak kullanılmış; kayıtların ve puanlamanın yapılmasında yine video kameradan ve kronometreden yararlanılmıştır.

İşlem Yolu

Göz Açma-Kapatma İşlemi

Bu çalışmada, yumurtadan çıktığından beri sol gözü kapalı olan sağ-göz/sol-hemisfer grubundaki bıldırcınların sol gözleri açılmış ve açık olan sağ gözleri kapatılmıştır. Benzer şekilde, sağ gözü kapalı olan sol-göz/sağ-hemisfer grubundaki

bıldırcınların da sağ gözleri açılmış ve açık olan sol gözleri kapatılmıştır. Gözleri açmak için, velkro çerçeve ile birbirine tutturulan kapatıcı kapak kaldırılmıştır. Gözün etrafına suda çözünebilen uhu ile yapıştırılan velkro halkanın çıkarılması için su ile nemlendirme yapılmış; böylece velkronun kolayca çıkması sağlanmıştır. Diğer gözün kapatılmasında ise, Deney I'de işe koşulan işlem yolu izlenmiştir. Gözün etrafında yer alan tüyler dikkatle kesildikten sonra, suda çözünür yapıştırıcı ile velkro halka yapıştırılmıştır. Deneklere deneyden bir gün önce bu işlem uygulanmış ve deneyden bir saat önce, göz kapatıcıları gözlerindeki velkro halkaya tutturulmuştur.

Göz-kapatma işlemi yoluyla, deney grubundaki bıldırcınların görsel-uzamsal görevlerde aktif olarak kullanılmamış olan gözlerinin/hemisferlerinin performansı bakımından test edilmeleri mümkün olmuştur.

Göz açma işlemlerinden yaklaşık olarak 24 saat sonra her bir grubun yarısı sağa dönüşlü labirentte, diğer yarısı da sola dönüşlü labirentte Deney I ve Deney II'de betimlendiği biçimde, görsel-uzamsal teste tabi tutulmuştur. Deney II'de olduğu gibi, gruplarda eşit dişi ve erkek deneğin yer alması sağlanmıştır.

Üçüncü deneyde denekler, ilk iki deneyde olduğu gibi cinsel deneyim kazandırma ve alışma aşamalarından geçirilmemiştir. Çünkü, bu deneyde yer alan denekler ikinci deneyde söz konusu aşamalardan geçmiştir. Denekler halihazırda labirentte bir yaşantıya sahip olduğu için Deney III'de sadece bir son test denemesi yapılmıştır. Fazladan öğrenme yaşantısının test sonuçları üzerinde etki yaratmasını engellemek amacıyla tek bir denemenin yapılması uygun bulunmuştur. Deney I ve Deney II'de olduğu gibi, denekler, labirentin bitişine ulaşmaları sonucunda, karşı cinsiyetten olan bıldırcın ile çiftleşme fırsatına sahip olmuştur.

Her bir deneğin labirentteki son test denemesi video-kamera aracılığıyla kaydedilmiş ve labirentin sonuna varış süresi kronometre aracılığıyla ölçülmüştür.

BULGULAR

Deney III'den elde edilen verilere (3x2x2) (grup x cinsiyet x labirent) faktörlü deney desenine uygun varyans analizi uygulanmıştır. F değerleri, Tablo 11'de sunulmuştur.

Tablo 11. *Deney III'de Grup, Cinsiyet ve Labirent Türüne Göre Görsel-uzamsal Labirent Performansına İlişkin Varyans Analizi Sonuçları.*

Varyansın Kaynağı	Kareler		sd	Kareler Ortalaması	F	(p)
	Toplamı					
Grup	44905.757	2	22452.879	23.67	0.000	
Cinsiyet	748.323	1	748.323	0.789	0.379	
Labirent Türü	406.974	1	406.974	0.429	0.516	
GrupxCinsiyet	2573.58	2	1286.79	1.356	0.268	
GrupxLabirent	1757.588	2	878.794	0.926	0.404	
CinsiyetxLabirent	497.752	1	497.752	0.525	0.473	
GrupxCinsiyetxLabirent	290.905	2	145.452	0.153	0.858	
Hata	41744.335	44	948.735			
Toplam	181176.152	56				

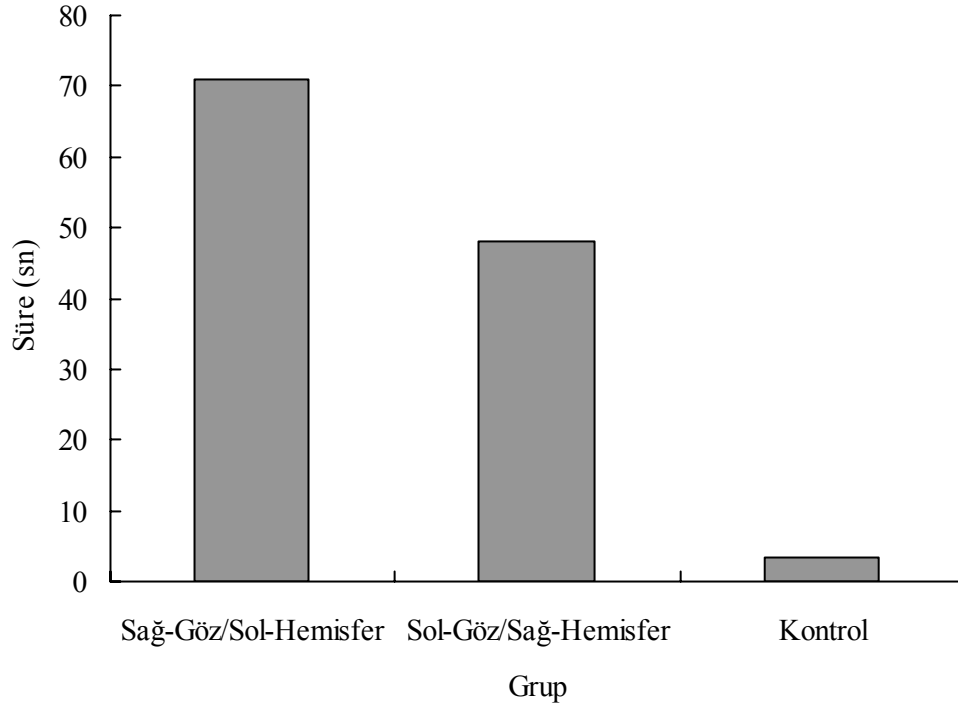
Grupların labirentte harcadıkları sürelerle ilişkin ortalama ve standart sapma değerleri Tablo 12'de sunulmaktadır. Uygulanan varyans analizi, belirli bir yoksunluk döneminden sonra açılan göze veya aktive edilen hemisfere bağlı olarak, deneklerin labirent görevinde farklı performans gösterdiğini ortaya koymuştur ($F_{(44, 2)} = 23.67$, $p < .05$) (Şekil 29). Farklılığa ilişkin olarak, yapılan Tukey çoklu karşılaştırma testi, hem pasif kalan sağ hemisferin performansının, hem de pasif

kalan sol hemisferin performansının, kontrol grubu performansından anlamlı şekilde farklı olduğunu ortaya koymuştur ($p<.05$). Ortalamalara bakıldığında sağ hemisfer grubunun labirentin sonuna ulaşma süresinin, sol hemisfer grubunun ulaşma süresinden daha kısa olduğu gözlenmektedir. Buna karşın, Tukey çoklu karşılaştırma testi, pasif kalan sağ ve sol hemisferlerin performansı arasındaki farkın anlamlı olmadığını ortaya koymuştur ($p>.05$).

Tablo 12. *Deney III'de Grupların Gösterdiği Görsel-uzamsal Labirent Performansına İlişkin Ortalama ve Standart Sapma Değerleri.*

Grup	Ortalama	Standart Sapma
Sağ-göz/Sol-hemisfer	71.01	47.72
Sol-göz/Sağ-hemisfer	48.09	23.96
Kontrol	3.30	1.55

Deney III'de Grupların Görsel-uzamsal Labirent Görevindeki Performansları



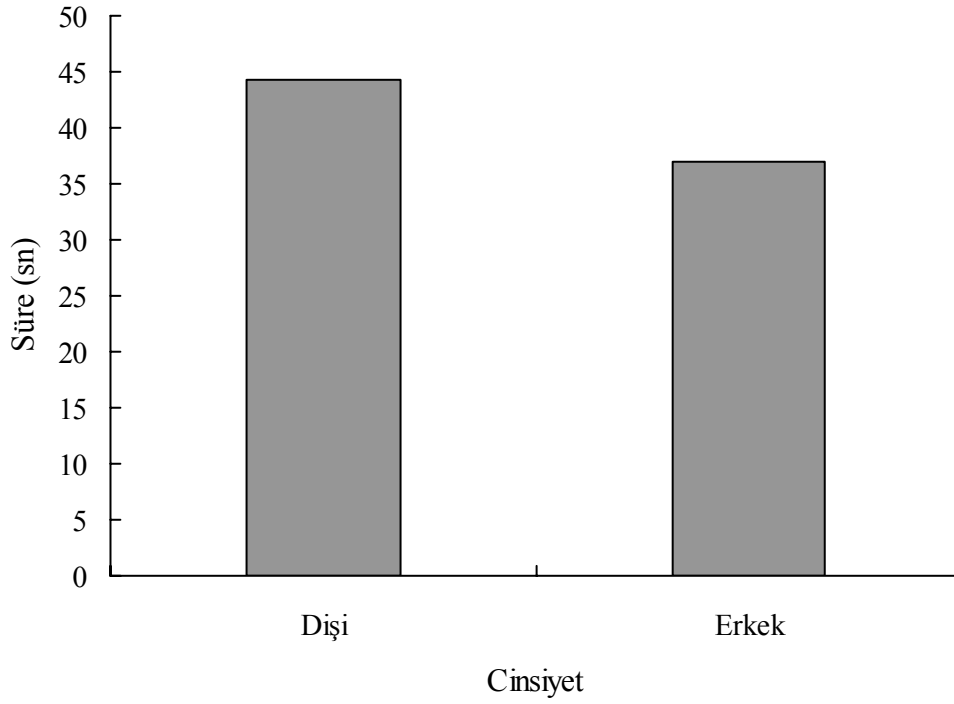
Şekil 29. Deney III'de sağ-göz/sol-hemisfer, sol-göz/sağ-hemisfer ve kontrol grubundaki deneklerin labirentin sonuna ulaşma süreleri.

Dişilerin ve erkeklerin labirentte geçirdikleri sürelerle ilişkin ortalama ve standart sapma puanları ise, Tablo 13'de sunulmuştur. Ayrıca, işe koşulan varyans analizi cinsiyet değişkeninin de görsel-uzamsal labirent performansı üzerinde anlamlı bir etkiye yol açmadığını ortaya koymuştur ($F_{(44, 1)} = 0.789$, $p > .05$) (Şekil 30). Sola ve sağa dönüşlü labirentlerde harcanan sürelerle ilişkin ortalama ve standart sapma değerleri Tablo 14'de sunulmaktadır. Varyans analizi sonuçları, labirent türünün deneklerin labirentin sonuna ulaşma süresi üzerinde anlamlı bir etki yaratmadığını göstermiştir ($F_{(44, 1)} = 0.429$, $p > .05$) (Şekil 31).

Tablo 13. Deney III'de Dişi ve Erkek Deneklerin Görsel-uzamsal Labirent Performansına İlişkin Ortalama ve Standart Sapma Değerleri.

Cinsiyet	Ortalama	Standart Sapma
Dişi	42.40	42.41
Erkek	36.91	40.92

Deney III'de Dişi ve Erkek Deneklerin Gösterdikleri Görsel-uzamsal Labirent Performansları

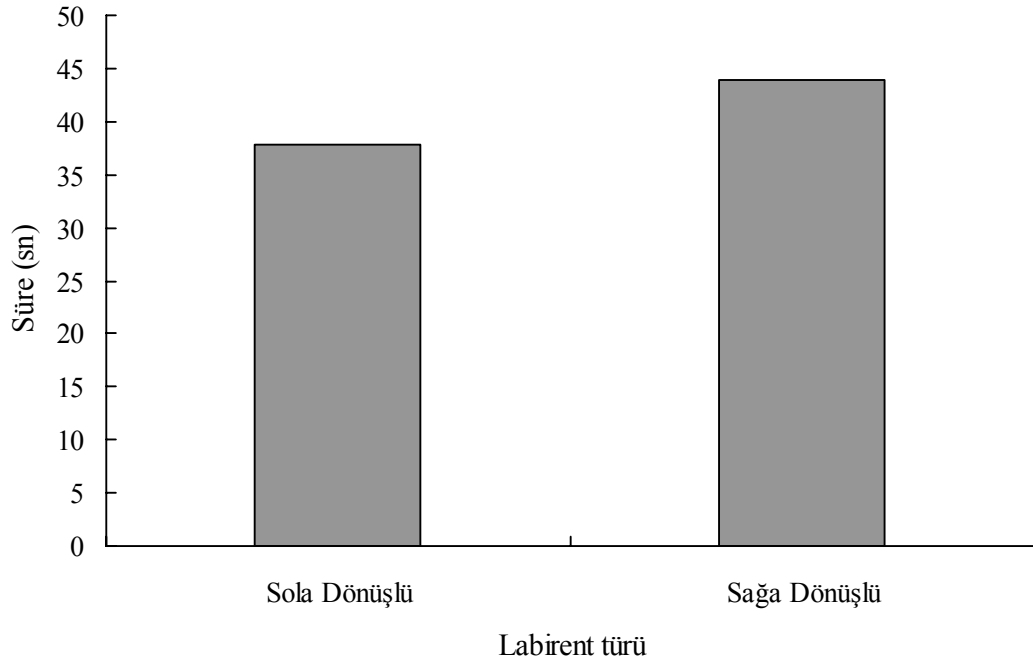


Şekil 30. Deney III'de dişi ve erkek deneklerin labirentin sonuna ulaşma süreleri.

Tablo 14. Deney III’de Deneklerin Sola ve Sağa DönüŖlü Labirent Performansına İliŖkin Ortalama ve Standart Sapma Deęerleri.

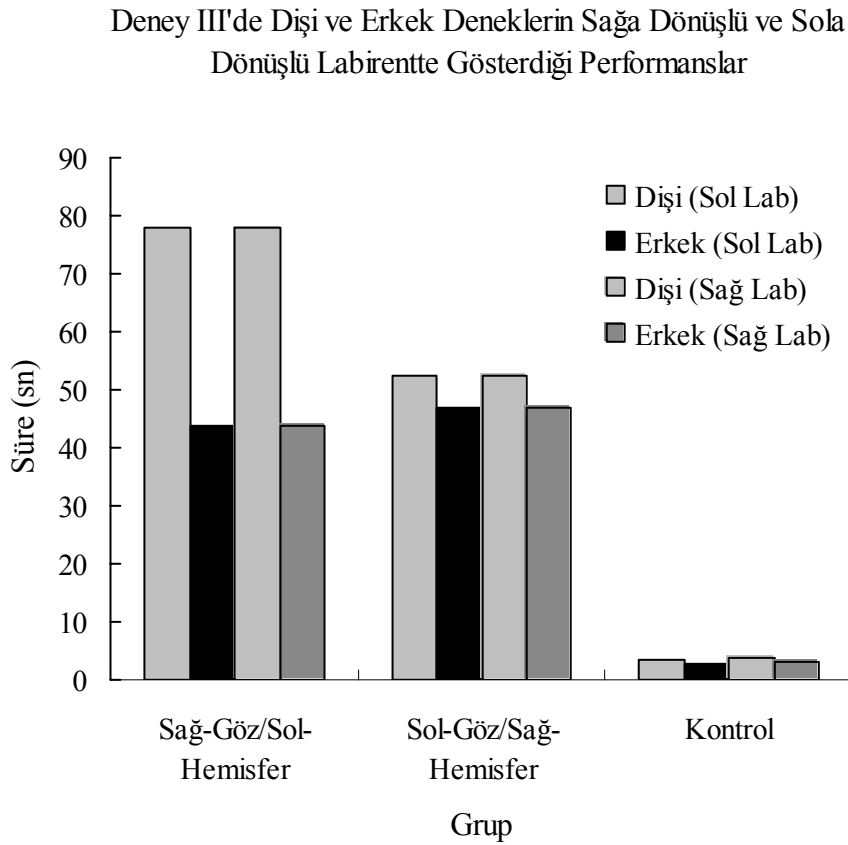
Labirent Türü	Ortalama	Standart Sapma
Sola DönüŖlü	35.02	36.33
Saęa DönüŖlü	43.90	46.03

Deney III’de Deneklerin Sola DönüŖlü ve Sağa DönüŖlü Labirentte Gösterdikleri Görsel-uzamsal Performanslar



Ŗekil 31. Deney III’de deneklerin sola dönüŖlü ve saęa dönüŖlü labirentin sonuna ulaşma süreleri.

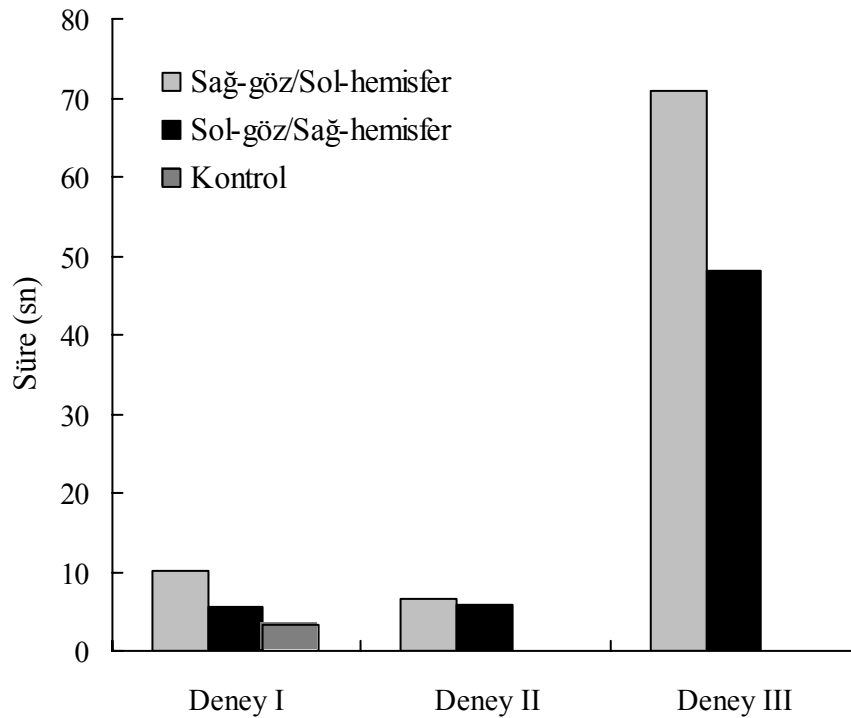
Veriler grup, cinsiyet ve labirent değişkeninin etkileşimi yönünden analiz edildiğinde de görsel-uzamsal görev üzerinde anlamlı bir değişikliğin yaratılmadığı gözlenmiştir (Grup-cinsiyet $F_{(44, 2)} = 1.356, p > .05$; grup-labirent türü $F_{(44, 2)} = 0.926, p > .05$; cinsiyet-labirent türü $F_{(44, 1)} = 0.525, p > .05$; grup-cinsiyet-labirent türü ($F_{(44, 2)} = 0.153, p > .05$) (Şekil 32).



Şekil 32. Deney III'de sağ-göz/sol-hemisfer, sol-göz/sağ-hemisfer ve kontrol grubundaki dişi ve erkek deneklerin labirentin sonuna ulaşma süreleri.

Grupların üç deneydeki labirentin sonuna ulaşma süreleri Şekil 33’de gösterilmektedir. Sol-göz/sağ-hemisfer performansının üç deneysel koşul boyunca nasıl bir değişim gösterdiğini incelemek üzere deneysel gruplar bağımsız örneklemeler için t-testi uygulanarak karşılaştırılmıştır. Buna göre, sağ hemisfer grubunun Deney I’de gösterdiği performans ile Deney II’de gösterdiği performans arasında anlamlı bir farkın olmadığı bulunmuştur ($t_{(36)} = 0.146$, $p > .05$). Bununla birlikte, sağ hemisferin Deney III’deki performansı, hem Deney I’deki performansından ($t_{(36)} = 7.49$, $p < .05$), hem de Deney II’deki performansından ($t_{(34)} = 7.43$, $p < .05$) anlamlı bir şekilde farklı bulunmuştur. Ortalamalar incelendiğinde sağ hemisferin Deney I ve Deney II’de görsel-uzamsal labirent görevini hızlı bir şekilde tamamladığı; ancak Deney III’de görev hızında anlamlı bir düşüşün meydana geldiği görülmüştür (Şekil 34).

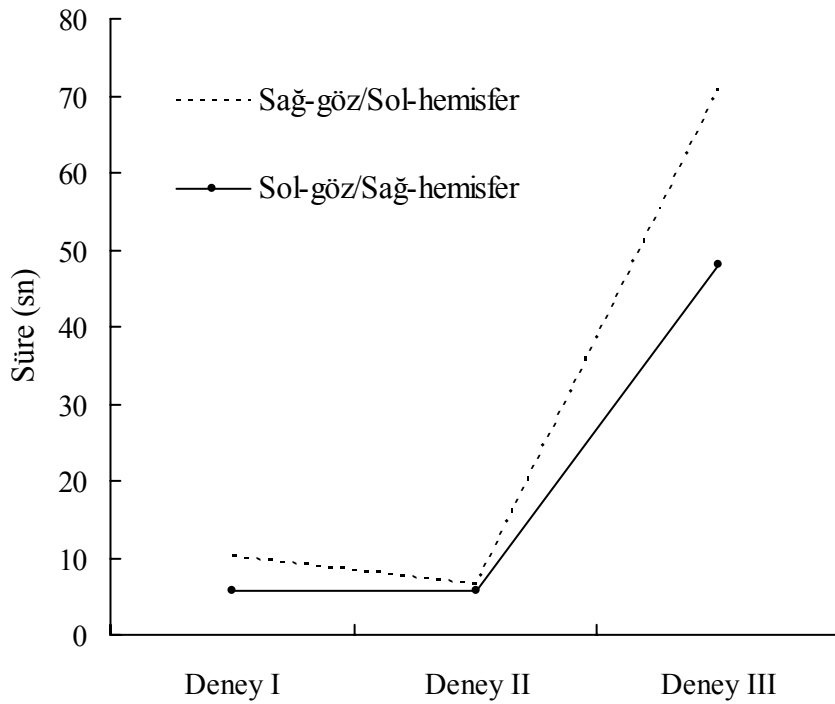
Üç Deneysel Koşul Boyunca Grupların Gösterdiği Görsel-uzamsal Labirent Performansları



Şekil 33. Üç deney boyunca sağ-göz/sol-hemisfer, sol-göz/sağ-hemisfer ve kontrol grubundaki deneklerin labirentin sonuna ulaşma süreleri.

Üç deneysel koşulda sağ-göz/sol-hemisfer gruplarının gösterdiği performansları karşılaştırmak üzere verilere yine bağımsız örneklemeler için t-testi uygulanmıştır. Analiz sonuçları, sağ-göz/sol-hemisfer grubunun Deney I ve Deney II’de sergilediği performanslar arasındaki farkın anlamlı olduğunu göstermiştir ($t_{(36)} = 2.28$, $p < .05$). Ayrıca, Deney I ve Deney III’de sergilenen sağ-göz/sol-hemisfer performansları arasında da anlamlı bir farkın olduğu bulunmuştur ($t_{(36)} = 5.385$, $p < .05$). Ek olarak, Deney II’deki ve Deney III’deki sağ-göz/sol-hemisfer performanslarının da birbirinden farklı olduğu gösterilmiştir ($t_{(34)} = 5.72$, $p < .05$). Ortalamalar göz önünde bulundurulduğunda, sol hemisferin Deney II’de en hızlı olduğu; buna karşın, Deney III’de en yavaş olduğu gözlenmiştir (Şekil 34).

Üç Deneyde Sol ve Sağ Hemisferin Görsel-uzamsal Görevdeki Performansları



Şekil 34. Sağ-göz/sol-hemisfer grubunda ve sol-göz/sağ-hemisfer grubunda bulunan deneklerin labirentin sonuna ulaşma sürelerinde deneyler boyunca ortaya çıkan değişimler.

TARTIŞMA

Deney III'den elde edilen bulgular, yapılan göz-kapatma manipölasyonu sonucunda bildiricınların görsel-uzamsal labirent performansında genel bir düşüşün olduğunu göstermiştir. Denekler, son testte labirentin sonuna gitmekle birlikte, Deney I ve Deney II'den elde edilen verilerle karşılaştırıldığında bildiricınların gitme süresinde belirgin bir artışın olduğu bulunmuştur. Labirentin sonuna ulaşma süresindeki söz konusu artış, hem sol-göz/sağ-hemisfer grubunda hem de sağ-göz/sol-hemisfer grubunda gözlenmiştir. Ancak, sol hemisfer grubunun labirentin sonuna ulaşma süresinin, sağ hemisfer grubuna göre biraz daha uzun olduğu görölmüştür. Benzer bir örüntü, Deney I'den elde edilen verilerde de gözlenmiştir. Deney I'de deneklerin gözlerine, yetişkinlik döneminde uygulanan bir kapatma işlemi, görsel-uzamsal labirent görevinde daha iyi bir sol-göz/sağ-hemisfer performansı ile sonuçlanmıştır. Deney III'de test edilen sağ ve sol gözler yaşamın ikinci gününden, 60. gününe kadar kapalı tutulmuş; böylece görsel bilgiden yoksun bırakılmıştır. Bu şekilde izole edilen gözlerin ve doğrudan görsel bilgi ulaştırdıkları hemisferlerin bu görevdeki performansları dışsal etki olmaksızın ölçölmüştür. Yapılan ölçümler, sağ hemisferin bu görevde daha başat bir rol oynadığına işaret etmektedir.

Deney III'de diğer deneylerde olduğu gibi görsel-uzamsal labirent performansında cinsiyetler arası fark gözlenmemiştir. Hem dişiler hem de erkekler sol-göz/sağ-hemisfer grubunda, sağ-göz/sol-hemisfer grubunda olduğundan daha iyi performans sergilemiştir. Varyans analizi sonuçları cinsiyetler arasında anlamlı farkın olmadığını göstermekle birlikte, ortalamalar dikkate alındığında sol hemisfer grubunda erkeklerin performansının, dişilerden daha iyi olduğu gözlenmiştir. Sağ hemisfer grubunda ise, dişiler ve erkekler, benzer performans göstermiştir.

Labirent türünün de Deney III'de deneklerin performansı üzerinde anlamlı bir etki yaratmadığı bulunmuştur. Tüm gruplar iki labirentte de hemen hemen aynı performansı göstermiştir.

Genel olarak Deney III'den elde edilen bulgular, 60 gün boyunca pasif durumda kalan göz/hemisfer performansında bir gerileme meydana geldiğini

göstermiştir. Bu durum doğuştan getirilen bazı kapasitelerin, çevre ile etkileşim sonucunda gelişebilir ya da gerileyebilir olduğuna işaret etmektedir. Buradan, yoksunluk koşuluna maruz kalan beyin hemisferinin görsel görevlerle ilgili devrelerinde bazı değişiklikler meydana gelmiş olabileceği speküle edilebilir. Örneğin bu süreçte yeterli uyarım alamayan bazı nöronların boyutunda küçülme gibi bazı morfolojik değişiklikler meydana gelmiş olabilir. Ancak Deney III süresince gözler/hemisferler eşit yoksunluk durumuna maruz kaldığında, yine hemisferler arasında bir farkın olduğu görülmüştür. Bu deneyde de daha iyi performans sergileyen sol-göz/sağ-hemisferin görsel-uzamsal görevlerde doğuştan gelen bir üstünlüğe sahip olduğu düşünülebilir. Dolayısıyla, uyarımın olmadığı koşullarda sağ hemisferde daha az gerileme meydana geldiği; buna karşın sol hemisferde daha fazla gerileme olduğu ileri sürülebilir.

GENEL TARTIŞMA

Birlikte değerlendirildiğinde, üç deneyden elde edilen bulgular, bildircınların görsel sisteminde görsel-uzamsal görevlere ilişkin bir yanallaşmanın varlığına ve yumurtadan çıktıktan sonra görsel yaşantı manipölasyonu ile hemisferik yanallaşmanın değıştirilebileceğine işaret etmektedir.

Birinci deneyde yetişkin deneklerin sağ veya sol gözleri kısa süreli olarak yoksunluğa maruz bırakılmıştır. Denekler, sol gözleri açık test edildiğinde, sağ gözlerinin açık olduğu duruma göre, görsel-uzamsal görevde daha başarılı olmuştur. Kuşlarda beyine giden görsel yolakların zıt yönlü olarak yapılandığı dikkate alındığında, deneklerin sağ hemisferinin, sol hemisfere göre labirent görevinde daha iyi olduğu söylenebilir. Bu bulgular, Japon bildircının sol gözünde/sağ hemisferinde görsel-uzamsal görevlere ilişkin olarak doğal bir özelleşme olduğu yönünde bilgi sağlamaktadır.

İkinci deneyde bildircınlarda yumurtadan çıkışın hemen sonrasında yaratılan tek taraflı görsel yoksunluğun etkileri incelenmiştir. Her iki göz de yumurtadan çıktıktan sonra tek taraflı kullanıma zorlandığında, ilk deneyde olduğundan daha iyi bir performans göstermiştir. Bu deneyin belki de en dikkat çekici bulgusu, normal koşullarda yetişkin bildircınlarda baskın olmayan sol hemisferin, zorlanması durumunda, sağ hemisfer kadar iyi şekilde labirent görevini üstlenebilmesidir. Bu durum, sol hemisferde meydana gelen plastisite ile açıklanabilir. Diğer bir deyişle, görsel-uzamsal görevlerde aktif rol oynayan hemisfer, görsel görevler yönünden işlevini yitirdiğinde, o görevde aktif olmayan sol hemisfer, onun görevini üstlenmiş olabilir. Başat olan sağ hemisfer ise, tek taraflı kullanımı sonucunda sol hemisferde olduğu kadar büyük bir gelişme göstermemiştir. Buradan yola çıkarak, çift gözün kullanıldığı kontrol koşulunda sağ hemisferin görsel-uzamsal görevlerde daha aktif rol aldığı, tek göz kullanımının gerekli olduğu koşullarda da benzer performansı göstererek görevi yerine getirdiği ifade edilebilir.

Araştırmada incelenen diğer bir konu da yumurtadan çıktıktan sonraki 60 günlük dönemde görsel anlamda pasif kalan hemisferin performansına ne olduğuna ilişkindir. Araştırmalar (Bischof ve ark., 1991; Giffin ve Mitchell, 1978; Prusky ve Douglas, 2003), aktif olarak kullanılmayan organların temsil edildiği beyin

bölgelerindeki nöronların küçüldüğüne veya işlevini yitirdiğine işaret etmektedir. Sunulan çalışmada da, deneklerin iki ay boyunca kapalı tutulan gözlerinin ve görsel anlamda yoksun kalan hemisferlerinin performansını test etmek için kapalı olan gözleri açılmış; açık olan gözleri kapatılmıştır. Bu koşulda, deneklerin labirentin sonuna ulaşma süreleri büyük ölçüde artmıştır. Hem sağ göz hem de sol göz koşullarında test edilen bıldırcınların yürüme süresinde artış olduğu bulunmuştur. Ortalamalar göz önünde bulundurulduğunda, sağ hemisferin 60 gün boyunca görsel uyarımdan yoksun bırakılması durumunda, sol hemisferin yoksun bırakılması durumuna göre, görsel-uzamsal görevde daha başarılı olduğu ifade edilebilir. Birinci ve ikinci deneyde de iyi performans göstermiş olan sağ hemisfer, üçüncü deneyde de benzer bir örüntü sergilemiştir.

Üç deneysel koşuldaki performansı değerlendirildiğinde, sağ hemisferin görsel-uzamsal bir görev olan labirent görevinde başat bir rol oynadığı açıkça görülmektedir. Ayrıca sağ hemisferin kuluçkadan sonraki dönemde tek başına etkin hale getirilmesi koşulunda (Deney II) ve yetişkinlik dönemine kadar iki hemisferin etkin hale getirilmesi koşulunda (Deney I) benzer performanslar göstermesi, bu hemisferin doğuştan gelen bir başatlığa sahip olduğuna işaret etmektedir. Doğuştan bir sağ hemisfer başatlığı söz konusu olmakla birlikte, görsel uyarımın 60 gün boyunca kesilmesi, sağ hemisferin performansında bir gerileme meydana getirmektedir. Bu yönüyle sağ hemisferin, kuluçka sonrası dönemde yoksunluk etkilerine duyarlı olduğu; ancak bu dönemdeki tek taraflı uyarılmayla performansının daha fazla artmadığı öne sürülebilir.

Sol hemisferin üç deneyde sergilediği performans ise, değişkenlik göstermektedir. Birinci deneyde yetişkin bıldırcınların sol hemisferi tek başına test edildiğinde, labirent görevinde sağ hemisfere göre daha kötü bir performans göstermiştir. Ancak ikinci deneyde, sol hemisferin kuluçka döneminden hemen sonra tek başına aktive edilmesi, sol hemisferin performansında önemli bir artışa yol açmıştır. Böylece, sol hemisfer, labirent görevinde başat olan sağ hemisfer kadar iyi performans gösterebilmiştir. Üçüncü deneyde 60 gün boyunca görsel bilginin sol hemisfere doğrudan gidişinin bloklanması, sol hemisferin performansında anlamlı bir gerilemeye yol açmıştır. Sol hemisferde üç deneysel koşula bağlı olarak ortaya çıkan değişme, onun kuluçka sonrasındaki yaşantılara karşı yüksek duyarlılığa sahip

olduğunun ve gelişiminin büyük ölçüde dışsal etkenlere bağlı olduğunun bir göstergesi olarak düşünülebilir. Buna karşın doğuştan başat olan sağ hemisferin dışsal etkilere daha az duyarlı olduğu söylenebilir.

Söz konusu sağ hemisfer başatlığı yumurta içindeki embriyolojik gelişim sırasında sağ ve sol görsel sistemin ışık uyarıcısına farklı miktarlarda maruz kalması ve buna bağlı olarak da hemisferlerin farklı görevlerde uzmanlaşmasından kaynaklanıyor olabilir. Bildircin embriyosunun sağ gözü ışığı geçirebilen yumurta kabuğu ile temas halindeyken; sol gözü, embriyonun gövdesi ile tamamen kapalı kalmaktadır. Muğla Üniversitesi Hayvan Laboratuvarında bildircin görsel sisteminin embriyolojik gelişimi ile ilgili olarak yürütülen bir çalışmada, kuluçkanın beşinci gününde bildircinların her iki gözünün herhangi bir şekilde bloklanmadan gelişimine devam ettiği, yedinci günde sağ gözün açık kaldığı, sol gözün yumurta-içi besin maddesi ve vücut tarafından kapatılmaya başlandığı, 14. günden, 18. güne kadar takip eden kuluçka döneminde ise, sol gözün vücut tarafından tamamen kapatıldığı gözlenmiştir. Ayrıca, kuluçkanın sekizinci gününde göz kapağının oluşmaya başladığı; 10. günde gözün yarısının kapandığı ve 12. günde gözün göz kapağı ile tamamen kapandığı bulunmuştur. Söz konusu koşullar altında belirli bir döneme kadar eşit ışık uyarımı alan gözler, kuluçka döneminin önemli bir bölümünde asimetric ışık koşullarına maruz kalmaktadır. Sağ göz, kuluçka süresince daha fazla ışık uyarımı aldığı için, sol hemisferin bazı görsel görevlerde uzmanlaştığı veya uyarıma daha duyarlı hale geldiği söylenebilir. Öte yandan, sol göz, dolayısıyla sağ hemisfer belirli bir gelişim döneminden sonra (döllenmeden sonraki 7. gün) ışık uyarıcısına daha az maruz kalmaktadır; dolayısıyla, gelişimini dışsal uyarıcılardan daha yalıtılmış biçimde tamamlamaktadır. Bu gözlemlerden elde edilen veriler, kuluçkadan sonraki dönemde de sağ hemisferin yalıtılmışlık örüntüsünün devam ettiğini ortaya koymaktadır. Kuluçka sonrası gelişim döneminde sağ hemisfer dışsal manipülasyondan daha bağımsız bir performans sergilerken, sol hemisferin performansı yapılan manipülasyona bağlı olarak belirgin bir dalgalanma göstermiştir. Embriyolojik dönemde sol gözün, buna bağlı olarak, sağ hemisferin yalıtılmışlığı, onun, belirli görevlerde sabit bir şekilde özelleşmesini, sağ gözün, dolayısıyla sol hemisferin dışsal uyarıma daha açık olması onun dışsal koşullardaki değişimler karşısında, daha plastik bir yapıya sahip olmasını desteklemiş olabilir. Bu bakımdan

ileride yürütülecek çalışmalarda, karanlık ve aydınlık kuluçka evrelerinde gelişimini tamamlamış bıldırcınların test edilmesi, hemisferik özelleşmede ve plastisitede ışık faktörünün önemine dair bilgi verici olacaktır. Güvercin ve tavuklarda beslenme sisteminde görsel ayırt etmeye ilişkin olarak gözlenen hemisferik özelleşme (Rogers, 1999; Skiba, Diekamp, Güntürkün, 2002) genellikle bu ışık faktörü ile açıklanmaktadır.

Yumurta içindeki farklı ışık koşulları beslenme davranış sistemi içerisinde yürütülen bu çalışmalarda olduğu gibi, bir sağ-göz/sol-hemisfer yanallaşmasına yol açarken, diğer bazı görevlerde sol-göz/sağ-hemisfer yanallaşmasına yol açabilir. Bir görsel kategorileme görevinde gözün ışık tarafından uyarımı daha kritik bir rol oynamaktadır. Çünkü ışık olmadan nesnelerin şekil, boyut ve renk gibi özelliklerine göre kodlanması imkansız hale gelmektedir. Oysa, geometrik kodlamada ışığın varlığı gerekli; ancak olmazsa olmaz bir koşul değildir. Işık olmadan da nesnelerin mesafelerine ilişkin bilginin elde edilmesi mümkündür. Çoğu organizma bu yolla karanlıkta bile yolunu bulabilmekte ya da görme yetisini kaybetmiş organizmalar yönlerini tayin edebilmektedir. Bu anlamda embriyolojik dönemde daha az ışık uyarımına maruz kalan sağ hemisferin geometrik kodlamada; daha fazla ışık uyarımına maruz kalan sol hemisferin ise, kategorik kodlamada uzmanlaşmış olması beklenebilir. Bu beklentiyle uyumlu olarak, tavuk ve güvercin gibi çeşitli kuşlarla yapılan çalışmalarda geometrik kodlamada sol-göz/sağ-hemisfer başatlığı (Vallortigara, Pagni ve Sovrano, 2004); buna karşın, ipuçlarına ilişkin kodlamalarda sağ-göz/sol-hemisfer başatlığı (Tommasi ve Vallortigara, 2001; Vallortigara ve ark., 2004) bulunmuştur.

Yapılan deneylerde test edilen labirent görevinde geometrik kodlama yapılmaktadır. Çünkü deneğin yapması gereken, birbirini takip eden labirent koridorlarının mesafelerinin hesaplanıp, kodlanması ve buna bağlı olarak hedefe daha hızlı ulaşılması ile ilgilidir. Bu yönüyle deneyde kullanılan labirent, motor performansın ölçüldüğü, düz koşu yolundan farklıdır ve labirentte yapılan görev, kategorik kodlamanın yapılabilmesi için gerekli olan bir ipucunun kodlanmasını içermemektedir. Çalışmada, literatürle tutarlı olarak bir çeşit geometrik kodlama görevi olan labirent görevinde bir sağ hemisfer başatlığı gözlenmiştir. Bu konuya ışık tutması bakımından gelecekte yapılacak çalışmalarda sağ ve sol hemisferlerin

kategorik kodlamanın da içerildiği farklı uzamsal görevlerde test edilmesi önem taşımaktadır (labirentin çeşitli kısımlarına yerleştirilebilecek bir takım ipuçlarının hemisferik performansa etkisinin incelenmesi gibi).

Hemisferlerde kategorik ve geometrik kodlama gibi uzamsal görevin ince bileşenlerine ilişkin olarak bir özelleşme olabileceği gibi, daha genel görevlerde de hemisferik özelleşmeler olabilir. Kuşlarda da insanlarda olduğu gibi sol hemisfer, sağ hemisferin özelleşmediği diğer önemli işlevleri yerine getiriyor olabilir. Örneğin insanlarda sol hemisferin dil becerisinden sorumlu olduğu, buna karşın sağ hemisferin uzamsal becerilerle daha ilişkili olduğu bilinmektedir (Hellige, 2001). Benzer şekilde kuşlarda sağ hemisfer uzamsal görevlerden; sol hemisfer de iletişim ve vokalizasyondan sorumlu olabilir. Böyle bir hemisferik özelleşmede sol hemisferin sonradan kazanılabilen becerilerle ilişkili olması beklenebilir. Bu görüşü destekleyen, fetal gelişim sırasında sağ hemisferin belirli bölgelerinin sol hemisferin eşdeğer bölgelerinden daha hızlı geliştiğine dair artmakta olan kanıtlar vardır. Örneğin Turkewitz (1988, aktaran Hellige, 2001) insanda dil ile ilgili hemisferik asimetriye ilişkin olarak ilginç bir senaryo önermiştir. Bu senaryoya göre, dil ile ilişkisiz olan çeşitli seslerin (annenin kalp atışı, fetal kalp atışı, sindirimle ilgili sesler vb.) fetal beyine sunulduğu bir dönemde sağ hemisfer, sol hemisferden daha üst düzeyde gelişmiştir. Fetal gelişimin sonraki aşamalarında, sol hemisferin önce olduğundan daha fazla gelişmesiyle birlikte fetal beyine sadece dil ile ilişkisiz olan sesler değil; aynı zamanda annenin sözel seslenişleri (vocalization) gibi dil ile ilgili sesler de sunulmaya başlanır. Bu durumda sağ hemisfer önceki seslere duyarlılığına devam eder ve o konuda başat hale gelir; böylece erken dönemlerdeki bu yaşantı, sonraki dönemler için dil dışındaki çeşitli sesleri işlemede bir sağ hemisfer baskınlığına yol açmaktadır. Turkewitz'in bu görüşü, bıldırcınların görsel-uzamsal becerilerindeki hemisferik özelleşmesine de uyarlanabilir.

Bıldırcınlarda, beyin hemisferleri belirli bir embriyolojik döneme kadar benzer gelişim gösterirler. Belirli bir dönemden sonra başın sol-yanal kısmının vücut tarafından kapatılmasıyla birlikte, sağ hemisfer, gelişimini daha izole bir şekilde sürdürmektedir. Bu süreçte sol göz ile birlikte, sol işitme organı da vücut tarafından kapatılmaktadır. Dolayısıyla, sağ taraftaki işitme organı da seslere sol taraftan daha duyarlı hale gelebilir. Embriyolojik dönemdeki böylesi bir yapılanma, sol hemisferin

işitsel uyarıcıların işlenmesinde, sağ hemisferin ise, bunun dışındaki becerilerden birisi olan uzamsal becerilerde uzmanlaşmış olmasını destekleyebilir.

Bazı kuş türlerinde hemisferlerdeki asimetrik gelişim kuluçka sonrası dönemde de devam etmektedir. Örneğin, güvercin ve saka gibi türlerde yumurtadan çıktıktan sonra yapılan görsel manipülasyonlar etkili olabilmektedir. Buna karşın, Rogers'a (1990) göre, tavuklarda görsel sistem çok hızlı gelişmekte ve kuluçkanın son üç gününde görsel sisteme ilişkin manipülasyonlar yapılabilmektedir; ancak, yumurtadan çıktıktan sonra yapılan manipülasyonlar büyük ölçüde etkisiz olmaktadır. Japon bildiricısında yumurtadan çıktıktan sonra yapılan manipülasyonun etkili olup olmadığı ikinci deneyde test edilmiştir. Deneyde, her iki hemisfer de tek taraflı olarak kullanılmaya zorlandığında labirent görevinde birinci deneyde olduğundan daha başarılı olmuştur. Rogers'ın tavuklarda elde ettiği bulgulara zıt olarak bildiricilerin görsel sisteminde yumurtadan çıktıktan hemen sonra da manipülasyonun yapılabilirliği bu deneyle ortaya konmuştur.

Bu yönüyle, bildiricinin görsel sisteminin yapılanması ve gelişimi bakımından tavuktan ziyade, güvercin ve sakalara benzediği önerilebilir. Güvercin ve saka gibi, uçabilen kuş türlerinin görsel-uzamsal görevlerde uçamayanlardan farklı bilişsel işlemler yapması beklenebilir. Örneğin uçabilen bir kuş, geniş bir çevrenin ayrıntılı bir topografik haritasını çıkarmak, güneş ve dağlar gibi daha yüksekteki ayrıntıları ölçüt olarak belirlemek, aynı zamanda da yerdeki uyarıcılara odaklanmak gibi görsel-uzamsal görevleri yerine getirmek durumundadır. Ayrıca, uçabilen bir kuş uçuş ile ilgili becerilerin tümünü doğuştan getirmez. Uçuşmaya ilişkin gerekli donanım doğuştan gelmektedir; ancak, tam bir uçuş becerisi olgunlaşma ile birlikte gelişen deneme yaşantıları sonucunda kazanılmaktadır. Bu nedenle uçabilen kuşların kuluçkadan çıktıktan sonraki dönemde kazanacakları becerilere ve çevresel uyarıcılara daha duyarlı olmaları beklenebilir. Oysa, yaşamını yerde geçiren bir kuş, görsel-uzamsal görevlerde bulunurken, bu kadar ayrıntılı işlemler yapmak zorunda değildir. Laboratuvar koşullarında yaşayan bildiriciler uçuş becerisine sahip olmasalar da doğal ortamlarında uçabilen türlerdir. Bu yönden güvercin ve sakalarla ortak özelliğe sahip olan bir türün, görsel-uzamsal görevlerdeki uzmanlaşmada da onlar gibi, kuluçka sonrası döneme duyarlı olması beklenebilir.

Japon bildiricisinde kuluçka sonrasında, sol hemisferin çevresel uyarıma daha duyarlı olduğu gözlenmiştir. Sol hemisfer, labirent görevinde başat olduğunu gözlediğimiz sağ hemisferin yoksun bırakılması durumunda, sağ hemisferin özelleşmiş olduğu bu görevi üstlenebilmiştir. Deneylerden elde edilen bulgulara dayanarak, davranışsal düzeyde bir plastisitenin varlığından söz etmek mümkündür. Ancak bu şekilde davranışsal düzeyde bir plastisitenin ortaya çıkmasının altında sinirsel devrelerin morfolojisinde veya nörotransmitter sistemlerinde gerçekleşmiş olan bazı değişiklikler yatıyor olabilir. Söz konusu davranışsal değişikliklerin altında yatan nörotransmitter sistemlerde ve nöron yapılarındaki değişiklikleri araştırmak bakımından sonraki çalışmalarda sinirsel düzeyde incelemelerin yapılması yararlı olacaktır.

Hemisferlerin duyarlılığındaki söz konusu farklı yapılanma, beyinde ya da görsel sistemde oluşabilecek herhangi bir hasara karşı bir telafi mekanizması olarak da yorumlanabilir. Bununla birlikte, bu şekilde bir plastisitenin ortaya çıkabilmesi için kritik bir dönemin varlığından söz edilebilir. Örneğin, farelerde sadece doğumdan sonraki 19. ve 32. günler arasında yaratılan tek taraflı görsel yoksunluğun, görsel keskinliği azaltmada etki yarattığı gösterilmiştir (Prusky ve Douglas, 2003). Sakaların 20 günlük görsel yoksunluğa maruz bırakılması sonucunda her iki hemisferin tektofugal yollarındaki soma boyutunda bir artış meydana gelmiştir (Bischof ve ark., 1991). Sunulan çalışma ile bildiricilerde 60 günlük yoksunluk döneminin, iki hemisfer arasında davranışsal farklılıklara yol açtığı gösterilmiştir. Fakat bundan sonra yapılacak çalışmalarda davranışsal manipülasyonların etkili olduğu kritik dönemin daha dakik bir şekilde belirlenmesi gereklidir.

Deneylerde Japon bildiricisinden elde edilen bulgular, hemisferik özelleşme ve plastisite görüngülerine ilişkin önemli bilgiler sağlamaktadır. Buna göre, hemisferik özelleşme, yaşamın erken dönemlerinde gerçekleşmektedir. Söz konusu özelleşmelerde ışık uyarımı ve hormonal etkiler gibi bazı faktörlerin rol oynayabileceği düşünülmektedir. Hemisferik özelleşmenin yumurtadan çıkma öncesinde ortaya çıktığı düşünülmekle birlikte, dışsal uyarıcılarla olan etkileşim hemisferik özelleşmenin yönünün belirlenmesinde önemli bir etken olarak karşımıza çıkmaktadır. Görsel-uzamsal görevlerde özelleşme gösteren bir hemisfer, doğumdan sonraki dönemde görsel uyarıcılardan yoksun bırakıldığında, söz konusu görevlerde

başatlığını daha fazla sürdürememektedir. Ancak, doğumdan sonraki dönemde bu hemisferin görsel olarak tek başına uyarımı da görsel-uzamsal performansta bir artışa yol açmaktadır. Dolayısıyla, belirli görevlerde özelleşme gösteren bir hemisferin dışsal uyarımı, onun potansiyelini ortaya çıkarabilmesi için bir katalizör görevi görmektedir. Ancak, onun sahip olduğu potansiyelde bir artış meydana getirmemektedir.

Söz konusu becerilerde doğuştan bir özelleşme göstermeyen hemisfer ise, dışsal uyarıcılara karşı daha yüksek düzeyde duyarlılık göstermektedir. Bu hemisfer, görsel olarak tek başına uyarıldığında, uzmanlaşma göstermediği görevde, uzmanlaşma göstermiş olan hemisfer kadar iyi performans sergileyebilmektedir. Bu yönüyle, dışsal uyarım, özelleşme göstermeyen hemisfer için bir transformatör rolü oynamaktadır. Ayrıca özelleşmeyen hemisfer görsel uyarımdan yoksun bırakıldığında bu görevde çok düşük bir performans göstermektedir. Herhangi bir manipölasyon olmaksızın gözleyemediğimiz bu kapasitenin plastisite yoluyla ortaya çıktığı düşünülmektedir.

Görsel-uzamsal görevlerde sağ hemisferin doğuştan gelen bir başatlığa sahip olması; sol hemisferin ise, bu görevde çevresel etkilere bağlı olarak bir esneklik göstermesi adaptif bir süreç olarak değerlendirilebilir. Sağ hemisfere herhangi bir hasar gelmesi durumunda, sol hemisfer dışsal uyarım yoluyla, sağ hemisferin üstlendiği görevi yerine getirebilecektir. Sol hemisfere hasar gelmesi durumunda ise, sağ hemisfer, performansında herhangi bir gerileme olmaksızın görevi yerine getirmeye devam edecektir.

Sağ hemisferin özelleşme gösterdiği, sol hemisferin ise plastik bir yapıya sahip olduğu böyle bir adaptif işleyiş, organizmanın yaşam-kalım şansını arttırmaktadır. Yapılan deneylerle söz konusu işleyişin sadece Japon bıldırcınının görsel-uzamsal becerilerinde çalıştığı gösterilmiştir. Organizmanın yaşam-kalımında ve cinsel-seçiliminde son derece önemli bir yere sahip olması bakımından görsel-uzamsal becerilerde böyle bir özelleşme ve plastisite mekanizmasının varlığı beklendiktir. Buna karşın, Japon bıldırcınının diğer becerilerinde böyle bir özelleşme ve plastisite sürecinin çalışıp, çalışmadığı henüz bilinmemektedir.

Sunulan çalışmalarda Japon bıldırcının görsel-uzamsal labirent performansında cinsiyetler arası bir farklılığın olmadığı ortaya konmuştur. Genel olarak, erkeklerin labirent görevinde daha hızlı olduğu; ancak bunun dişilerin ve erkeklerin görsel-uzamsal performansı üzerinde anlamlı bir fark yaratmadığı gözlenmiştir. Bu durum, Japon bıldırcınında dişilerin, primatlar ve bir çok kemirgenden türünden farklı olarak görsel-uzamsal görevlerde erkekler kadar iyi performans sergileyebildiğini göstermiştir.

Çalışmalarda cinsiyetler arasında farkın gözlenmemesi, deneylerde kullanılan görev türü ve çalışılan davranış sistemi ile açıklanabilir. Sunulan çalışmada diğer çalışmalardan farklı olarak, cinsel davranış sistemi kullanılmıştır. Ayrıca görsel-uzamsal görev, cinsel davranış sisteminin appetitif bileşenini içermiştir. Appetitif davranış bileşeninin hem dişide hem de erkekte karşı cinsiyete yaklaşma tepkilerinden oluştuğu göz önünde bulundurulduğunda, her iki cinsiyetin benzer tepkiler vermesi beklendik karşılanabilir.

Ayrıca, görsel-uzamsal becerilerdeki cinsiyet farklılıklarına ilişkin olarak ortaya atılan yayılma hipotezine göre, yayılma gösteren cinsiyet daha iyi uzamsal beceri göstermektedir (Jones, Braithwaite ve Healy, 2003). Japon bıldırcınında dişinin daha fazla yiyecek tükettiği göz önünde bulundurulduğunda, dişilerin de yaşamını sürdürmek için en az erkekler kadar yiyecek arama davranışında bulunduğu; dolayısıyla çevrede erkekler kadar yayılma gösterdiği düşünülebilir. Bu hipoteze göre Japon bıldırcınında dişilerin de erkekler kadar iyi uzamsal beceriye sahip olması gerekmektedir.

Deney bulguları bir kontrol değişkeni olarak kullanılan labirent türünün de görsel-uzamsal görev üzerinde anlamlı bir etki yaratmadığını ortaya koymuştur. İlk koridorların sağa ya da sola dönüşlü olması dışında labirentler arasında bir farklılık bulunmamaktadır. Her ikisi de eşit sayıda ve eşit uzunlukta sağa ve sola dönüşlü koridora sahiptir ve koridorların sonunda karşı cinsiyetten olan partnere ulaşabilecekleri bir tel kapı bulunmaktadır. Dolayısıyla, labirentler, hemen hemen aynı uzamsal özelliklere sahiptir. Genel olarak, bıldırcının yapması gereken uzamsal görev, koridorları hızlı bir şekilde yürüyüp, labirentin sonuna ulaşmaktır. Bu

nedenle, iki labirent türünde görev yapan bildiricilerin performansı arasında bir fark gözlenmemiştir.

Özet olarak, çalışma bulguları Japon bildiricisinin görsel-uzamsal labirent görevinde cinsiyet ve labirent türü değişkeninden bağımsız olarak, bir hemisferik özelleşme ve plastisite etkisinin varlığını ortaya koymuştur. Ancak, yapılan deneyler söz konusu plastisite örüntüsünün farklı koşullarda nasıl yönleneceğine ve sürekliliğine ilişkin olarak bilgi sağlamamaktadır. Örneğin, Deney II’de yumurtadan çıkma sonrasında tekgözel yoksunluğa maruz bırakılan deneklerin labirent performansı yine tekgözel koşullarda test edilmiştir. Oysa, Deney II’de tekgözel yoksunluğa maruz kalmış deneklerin çiftgözel performansları bilinmemektedir. Bu deneklerin, çiftgözel performanslarının tekgözel performanslarından daha iyi olabileceği yordanabilir. Birisi plastisite gösteren iki hemisferin kontrol grubu kadar iyi bir performans göstermesi beklenebilir. Bu hipotezin test edilmesi bakımından gelecekte, yoksun bırakılan göz/hemisfer gruplarının çiftgözel koşulda da test edilmesi yararlı olacaktır.

Ayrıca Deney II’den sonra her iki gözün açık bırakılması sonucunda, hemisferlerin nasıl bir performans gösterceği de hemisferik başatlık ve plastisite örüntülerinin kalıcılığına ilişkin olarak oldukça önemli bilgilerin edinilmesini sağlayacaktır. Deney II’den sonra yapılacak olan bir çiftgözel uyarım manipulasyonu, Deney I’deki sağ hemisfer başatlığının tekrar ortaya çıkmasına neden olabilir. Böyle bir deneyin alternatif bir sonucu da, Deney II’de ortaya çıkan sol hemisferdeki plastisite görüngüsünün devamlılığı şeklinde olabilir. Söz konusu deneyin yapılması, tek-taraflı görsel yoksunluktan sonraki bir çift-gözel uyarım sürecinde, hemisferik başatlık ve fonksiyonel plastisite görüngülerinden hangisinin daha ön planda rol oynadığına ilişkin olarak bilgi verici olacaktır.

Tez kapsamında yürütülen deneyler, belirli bir dönemde pasif kalan gözlerin/hemisferlerin yoksunluk döneminden uzun bir süre sonra nasıl bir tepki verdiğine ilişkin olarak bir açıklama getirmemektedir. Bu nedenle, sonraki çalışmalarda, 60 gün boyunca kapalı tutulmuş olan gözler, Deney III’de açıldıktan sonra, uzun süreli olarak tek taraflı veya çift taraflı görsel uyarıma maruz bırakılarak, performanslarında gerilemenin gözlendiği gözlerin/hemisferlerin uyarıma bağlı

olarak, bir gelişme veya plastisite gösterip, göstermediği incelenebilir. Böyle bir deneysel düzenleme ile sonradan açılmış olan gözün/hemisferin tek taraflı uyarımı sonucunda, uzun süreden beri etkin olmayan gözün/hemisferin performansında bir iyileşme meydana gelebilir. Benzer şekilde yumurtadan çıkma sonrasında hem etkin olan hem de etkin olmayan gözlerin birlikte bir süre açık bırakılması organizmanın labirentte daha iyi performans sergilemesine yol açabilir.

Ayrıca, sonraki çalışmalarda farklı kuş türlerinin benzer görevlerde test edilmesi kuşlardaki hemisferik özelleşme ve plastisite deseninde etkili olan faktörlerin belirlenmesi ve bu sürecin evrimsel gelişimini anlamak bakımından yararlı olacaktır. Çünkü türler, bulundukları farklı çevresel koşullar içerisinde farklı mekanizmalardan yararlanarak evrimleşmiş olabilirler. Bir organizmanın yaşam-kalımı için kritik bir rol oynayan bir mekanizma, diğer organizmanın yaşam-kalımı için hiç de adaptif olmayabilir. Örneğin, güvercin ve bildircin gibi uçabilen ve geniş bir bölgenin haritasını belleğinde tutması gereken bir kuşun görsel-uzamsal görevlerde özelleşme göstermesi gerekebilir. Ayrıca, hemisferik özelleşme gösteren bir kuş için hemisferlerden herhangi birine gelebilecek bir hasarın telafi edilmesi çok büyük bir önem taşımaktadır. Hemisferlerden birinde oluşabilecek hasar, o hemisferin sorumlu olduğu becerinin tamamen ve kalıcı kaybıyla sonuçlanacağı için, bu türlerde plastisitenin varlığının kaçınılmaz bir gereklilik olduğu düşünülebilir.

Öte yandan bazı türler için bir görevde her iki hemisferin de eşit derecede özelleşme göstermesi daha adaptif bir süreç olabilir. Örneğin, deve kuşu ve penguen gibi yaşamını yerde sürdüren bir kuş türü, görsel-uzamsal görevlerde bir hemisferik özelleşme göstermeyebilir. Çünkü organizmanın yapması gereken uzamsal görevler uçabilen kuşlara göre daha sınırlıdır. Bu koşullarda her iki beyin hemisferi de eşit miktarda özelleşme göstererek, hem yükünü hafifletmekte hem de beyin hemisferlerinden birisine hasar gelmesi durumunda yedekleme yöntemi ile kaybı telafi edebilmektedir. Böyle bir mekanizmanın çalıştığı türlerde plastisite görüngüsünün daha seyrek olarak gözleneceği yordanabilir. Bu bağlamda, farklı türlere ilişkin olarak yapılan özelleşme ve plastisite çalışmaları bu spekülasyonların doğruluğunu test etmek ve hemisferik asimetri ile plastisite arasındaki ilişkiyi anlamak açısından çok yararlı olacaktır.

Ancak önerilen çalışmalardan önce Japon bıldırcınının görsel uzamsal-becerilerindeki temel hemisferik asimetri ve plastisite örüntülerinin ortaya konması gereklidir. Tezde yapılan çalışmalar dahilinde bu örüntülere ilişkin bazı bilgiler ortaya konmuştur. Genel olarak, sunulan tezde yer alan üç çalışmanın önemi şu şekilde özetlenebilir:

1. Hemisferik asimetri ve fonksiyonel plastisite gibi iki temel mekanizmanın bıldırcın gibi görelî olarak karmaşık olmayan bir organizmada çalışılması hem kuşlarla ilgili literatüre katkısı açısından hem de insan gibi daha karmaşık organizmalara model oluşturması bakımından önem taşımaktadır.
2. Bıldırcın görsel sistemindeki hemisferik özelleşmenin kuluçka sonrası dönemde dışsal uyarım tarafından nasıl etkilendiği ortaya konmuştur. Böylece, beynin özel durumlardaki esnekliği ve sınırlılıklarına ilişkin önemli bilgiler elde edilmiştir.
3. Literatürde kuşların kategorileme görevine ilişkin hemisferik başatlık örüntüleri ortaya konmuştur. Ancak, söz konusu çalışmayla pek çok kuş türünde ve Japon bıldırcınında çalışılmamış olan labirent performansı gibi bir görsel-uzamsal görevdeki hemisferik başatlık örüntüsü çalışılmıştır ve bu görevde insanlarda olduğuna benzer bir şekilde bir sağ hemisfer başatlığı olduğu ortaya konmuştur.
4. Çalışmalarda Japon bıldırcınının kullanılması literatürde yer alan çalışmalardan farklı olarak, görsel-uzamsal becerilerin, beslenme davranış sistemi yerine, cinsel davranış sistemi çerçevesinde ele alınmasına olanak vermiş; ayrıca, çalışmada uçabilen bir yer kuşunun çalışılması görsel-uzamsal becerilerinin doğası hakkında bilgi verici olmuştur.
5. Çalışma bulgularının ışığında, Japon bıldırcınında sağ hemisferin temelinin embriyonik dönemdeki ışık uyarımına bağlı olduğu düşünülen bir başatlığa sahip olduğu ve görelî olarak dışsal uyarım etkilerine daha az duyarlı olduğu; buna karşın sol hemisferin dışsal uyarıma bağlı plastik bir yapıya sahip olduğu önerilmiştir.

KAYNAKLAR

- Adelstein, A. & Crowne, D. P. (1991). Visuospatial asymmetries and interocular transfer in the split brain rat. *Behavioral Neuroscience*, 105, 459-469.
- Adkins-Regan, E. & Watson, J. T. (1990). Sexual dimorphism in the avian brain is not limited to the song system of songbirds: A morphometric analysis of the brain of the quail (*Coturnix japonica*). *Brain Research*, 514, 320-326.
- Akins, C. & Domjan, M. (1996). The topography of sexually conditioned behavior: Effects of a trace interval. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 94, 346-356.
- Andrew, R. J. (1991). The nature of behavioral lateralization. In R. J. Andrew (Ed.). *Neural and behavioral plasticity: The use of the domestic chick as a model* (pp. 536-554). Oxford: Oxford University Press.
- Arnold, A. (1997). Experimental analysis of sexual differentiation of the zebra finch brain. *Brain Research Bulletin*, 44, 503-507.
- Aste, N., Balthazart, P., Absil, P., Grossmann, R., Mülhbauer, E., Viglietti-Panzica, C., & ark. (1998). Anatomical and neurochemical definition of the nucleus of the stria terminalis in Japanese quail (*Coturnix japonica*). *The Journal of Comparative Neurology*, 396, 141-157.
- Balthazart, J. & Ball, G. F. (1995). Sexual differentiation of brain and behavior in birds. *Trends in Endocrinology and Metabolism*, 6, 21-29.
- Balthazart, J., Reid, J., Absil, P., Foidart, A., & Ball, G. F. (1995). Appetitive as well as consummatory aspects of male sexual behavior in quail are activated by adrogens and estrogens. *Behavioral Neuroscience*, 109, 485-501.

- Balthazart, J., Schumacher, M., & Ottinger, M. A. (1983). Sexual differences in the Japanese quail: Behavior, morphology and intracellular metabolism of testosterone. *General and Comparative Endocrinology*, 51, 191-207.
- Balthazart, J. & Surlemont, C. (1990). Copulatory behavior is controlled by the sexually dimorphic nucleus of the quail POA. *Brain Research Bulletin*, 25, 7-14.
- Bellugi, U., Poizner, H., & Klima, E. S. (1983). Brain organization for language: Clues from sign aphasia. *Human Neurobiology*, 2, 155-170.
- Berenbaum, S. A., Korman, K., & Leveroni, C. (1995). Early hormones and sex differences in cognitive abilities. *Learning and Individual Differences*, 7, 303-321.
- Bilkey, D. K. (2004). Neuroscience: In the place space. *Science*, 305, 1245.
- Bingman, V. P. & Yates, G. (1992). Hippocampal lesions impair navigational learning inexperienced homing pigeons. *Behavioral Neuroscience*, 106, 229-232.
- Bischof, H. J., Herrmann, K., & Engelage, J. (1991). Development and plasticity of the tectofugal pathway in zebra finch. In P. Bangoli and W. Hoods (Eds.). *The changing visual system*. New York: Plenum Press.
- Blanco, G., Martinez-Padilla, J., Davila, J. A., Serrano, D., & Vinuela, J. (2003). First evidence of sex differences in the duration of avian embryonic period: Consequences for sibling competition in sexually dimorphic birds. *Behavioral Ecology*, 14, 702-706.

- Boire, D., Théoret, H., & Ptito, M. (2001). Visual pathways following cerebral hemispherectomy. In C. Casanova & M. Ptito (Eds.). *Vision: From neurons to cognition* (pp. 379-397). Amsterdam: Elsevier Science B. V.
- Bracha, H. S., Seitz, D. J., Otemaa, J., & Glick, S. D. (1987). Rotational movement (circling) in normal humans: Sex difference and relationship to hand, foot and eye preference. *Brain Research*, *411*, 231-235.
- Bradshaw, J. L. & Rogers, L. J. (1993). The evolution of lateral asymmetries, language, tool use, and intellect. San Diego: Academic Press.
- Briones, T. L., Klintsova, A. Y., & Greenough, W. T. (2004). Stability of synaptic plasticity in the adult rat visual cortex induced by complex environment exposure. *Brain Research*, *1018*, 130-135.
- Chamizo, V. D. (2002). Spatial learning: Conditioning and basic effects. *Psicologica*, *23*, 33-57.
- Cheng, K. (1989). The vector sum model of pigeon landmark use. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *15*, 366-375.
- Choi, J. & Silverman, I. (2002). The relationship between testosterone and route-learning strategies in humans. *Brain and Cognition*, *50*, 116-120.
- Cimadevilla, J. M., Gonzalez-Pardo, H., Lopez, L., Diaz, F., Cueto, E. G., Garcia-Moreno, L. M., & ark. (1999). Sex-related differences in spatial learning during early postnatal development of the rat. *Behavioral Processes*, *46*, 159-171.

- Clancy, S. M. & Hoyer, W. J. (1993). Skill and hemispheric specialization in detecting featural differences in visual images. *Brain and Cognition*, 21, 192-202.
- Cochran, K. F. & Wheatley, G. H. (1998). Ability and sex-related differences in cognitive strategies on spatial tasks. *The Journal of General Psychology*, 116, 43-45.
- Corballis, P. M. (1997). Mental rotation and the right hemisphere. *Brain and Language*, 57, 100-121.
- Corballis, P. M. & Sergent, J. (1988). Imagery in a commissurotomed patient. *Neuropsychologia*, 26, 13-26.
- Cressant, A., Muller, R. U., & Poucet, B. (2002). Remapping of place cell firing patterns after maze rotations. *Experimental Brain Research*, 143, 470-479.
- Crucian, G. P. & Berenbaum, S. A. (1998). Sex differences in right hemisphere tasks. *Brain and Cognition*, 36, 377-389.
- Dantzer, R., Tazi, A., & Bluthé, R-M. (1990). Cerebral lateralization of olfactory-mediated affective processes in rats. *Behavioral Brain Research*, 40, 53-60.
- Davidson, R. J., Ekman, P., Saron, C. D., Senulis, J. A., & Friesen, W. V. (1990). Approach-withdrawal and cerebral asymmetry: Emotional expression and brain physiology. *Journal of Personality and Social Psychology*, 58, 330-341.
- Deason, R. & Marsolek, C. J. (2005). A critical boundary to the left-hemisphere advantage in visual-word processing. *Brain and Language*, 92, 251-261.

- Deng, C. & Rogers, L. R. (2002). Prehatching visual experience and lateralization in the visual wulst of the chick. *Behavioral Brain Research*, 134, 375-385.
- De Renzi, E., Falioni, P., & Previdi, P. (1977). Spatial memory and hemispheric locus lesion. *Cortex*, 13, 424-433.
- Diekamp, B., Prior, H., & Güntürkün, O. (1999). Functional lateralization, interhemispheric transfer and position bias in several reversal learning in pigeons (*Columbia livia*). *Animal Cognition*, 2, 187-196.
- Ditunno, P. L. & Mann, V. A. (1990). Right hemisphere specialization for mental rotation in normal and brain damaged subjects. *Cortex*, 26, 177-188.
- Domjan, M. (1994). Formulation of a behavior system for sexual conditioning. *Psychonomic Bulletin & Review*, 1, 421-428.
- Domjan, M. (1998). Conditioning of appetitive and consummatory sexual behavior in male Japanese quail. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 50, 505-519.
- Domjan, M. (2003). Relative contributions of the male and the female to sexual behavior and reproductive success in the Japanese quail (*Coturnix japonica*). *Journal of Comparative Psychology*, 117, 391-399.
- Domjan, M. (2005). Pavlovian conditioning: A functional perspective. *Annual Review of Psychology*, 56, 179-206.
- Domjan, M. & Holloway, K. S. (1998). Sexual learning. In G. Greenberg & M. M. Haraway (Eds.). *Comparative Psychology: A handbook*. (pp. 602-613). New York: Garland Publishing Inc.

- Domjan, M., O'Vary, D., & Greene, P. (1988). Conditioning of appetitive and consummatory sexual behavior in male japanese quail. *Journal of the Experimental Analyses of Behavior*, 50, 505-519.
- Eals, M. & Silverman, I. (1994). The hunter-gatherer theory of spatial sex differences: Proximate factors mediating the female advantage in recall of object arrays. *Ethology and Sociobiology*, 15, 95-105.
- Fernandez-Carriba, S., Loeches, A., Morcillo, A., & Hopkins, W. D. (2002). Functional asymmetry of emotions in primates: New findings in chimpanzees. *Brain Research Bulletin*, 57, 561-564.
- Fersen, V. L. & Güntürkün, O. (1990). Visual memory lateralization in pigeons. *Neuropsychologia*, 28, 1-7.
- Fitzgerald, T. C. (1969). *The coturnix quail anatomy and histology*. Ames. Iowa. The Iowa State University Press.
- Foidart, A. & Balthazart, J. (1995). Sexual differentiation of brain and behavior in quail and zebra finches: Studies with a new aromatase inhibitor, R76713. *The Journal of Steroid Biochemistry and Molecular Biology*, 53, 267-275.
- Folta, K., Diekamp, B., & Güntürkün, O. (2004). Asymmetrical modes of visual bottom-up and top-down integration in the thalamic nucleus roduntus of pigeons. *The Journal of Neuroscience*, 24, 9475-9485.
- Gagliardo, A., Loale, P., & Odetti, F. (2000). Hippocampus and homing in pigeons: Left and right hemispheric differences in navigational map learning. *Behavioral Neuroscience*, 97, 316-325.

- Gainotti, G. (1996). Lateralization of brain mechanisms underlying automatic and controlled forms of spatial orienting of attention. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 20, 617-622.
- Galea, L. A. M. & Kimura, D. (1993). Sex differences in route-learning. *Personality and Individual Differences*, 14, 53-65.
- Gaulin, S. J. C. & FitzGerald, R. W. (1989). Sexual selection for spatial-learning ability. *Animal Behavior*, 37, 322-331.
- Geary, D. C. (2003). Sexual selection and sex differences in spatial cognition. *Learning and Individual Differences*, 7, 289-301.
- Giffin, F. & Mitchell, D. E. (1978). The rate of recovery vision after early monocular deprivation in kittens. *Journal of Physiology*, 274, 511-537.
- Gladue, B. A., Beatty, W. W., Larson, J., & Staton, R. D. (1990). Sexual orientation and spatial ability in men and women. *Psychobiology*, 18, 101-108.
- Goodale, M. A. & Milner, A. D. (1992). Separate visual pathways for perception and action. *Trends in Neuroscience*, 15, 20-25.
- Gouchie, C. & Kimura, D. (1991). The relationship between testosterone levels and cognitive ability patterns. *Psychoneuroendocrinology*, 16, 323-334.
- Greenough, W. T. & Bailey, C. H. (1988). The anatomy of a memory: Convergence of results across a diversity of tests. *Trends in Neuroscience*, 11, 142-147.
- Gülbetekin, O. E. & Çetinkaya, H. (2004, July). Effects of long-term and short-term mating plans on the focused facial region of the partner. Poster session

presented at the first Mind, Culture and Evolution Conference. Vancouver, Canada.

Güntürkün, O. (1985). Lateralization of visually controlled behaviors in pigeons. *Physiology and Behavior*, 34, 575-577.

Güntürkün, O., Diekamp, B., Manns, M., Nottleman, F., Prior, H., Schwarz, A., & ark. (2000). Asymmetry pays: Visual lateralization improves discrimination success in pigeons. *Current Biology*, 10, 1079-1081.

Güntürkün, O., Hausmann, M., & Tegenthoff, M. (2003). The “small” difference in the human brain. *IGSN Report 2003*, 36-39.

Haaland, K. Y. & Harrington, D. L. (1996). Hemispheric asymmetry of movement. *Neurobiology*, 6, 796-800.

Hauser, M. C. (1993). Right hemisphere dominance in the production of facial expression in monkeys. *Science*, 261, 475-477.

Hefner, H. E. & Hefner, R. S. (1986). Effect of unilateral and bilateral auditory cortex lesions on the discrimination of vocalizations by Japanese macaques. *Journal of Neurophysiology*, 56, 683-701.

Heilman, K. M. (1997). The neurobiology of emotional experience. *Journal of Neuropsychiatry & Clinical Neuroscience*, 9, 439-448.

Heilman, K. M., Chatterjee, A., & Doty, L. C. (1995). Hemispheric asymmetries of near-far spatial attention. *Neuropsychology*, 9, 58-61.

Hellige, B. J. (2001). *Hemispheric asymmetry: What's right and what's left*. Cambridge, NY: Harvard University Press.

- Hellige, B. J., Jonsson, J. E., & Corwin, W. H. (1984). Effects of perceptual quality on the processing of human faces presented to the left and right cerebral hemispheres. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 10, 90-107.
- Hilliard, S. & Domjan, M. (1995). Effects of sexual conditioning of devaluing the US through satiation. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 48, 84-92.
- Hines, M. (1982). Prenatal gonadal hormones and sex differences in human behavior. *Psychological Bulletin*, 92, 56-80.
- Honey, R. C., Horn, G., Bateson, P., & Walpole, M. (1995). Functionally distinct memories for imprinting stimuli: Behavioral and neural dissociations. *Behavioral Neuroscience*, 109, 689-698.
- Hopkins, W. D. & Morris, R. (1989). Laterality for visual-spatial processing in two language-trained chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Behavioral Neuroscience*, 103, 227-234.
- Jacobs, L. F. (2003). The evolution of the cognitive map. *Brain Behavior and Evolution*, 62, 128-139.
- Jacobs, L. F. & Schenk, F. (2003). Unpacking the cognitive map: The parallel map theory of hippocampal function. *Psychological Review*, 110, 285-315.
- Jason, G. W., Cowey, A., & Weiskrantz, L. (1984). Hemispheric asymmetry for a visuo-spatial task in monkeys. *Neuropsychologia*, 22, 777-784.

- Jonasson, Z. (2005). Meta-analysis of sex differences in rodent models of learning and memory: A review of behavioral and biological data. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 28, 811-825.
- Jones, C. M., Braithwaite, V. A., & Healy, S. D. (2003). The evolution of sex differences in spatial ability. *Behavioral Neuroscience*, 117, 403-411.
- Josse, G. & Tzourio-Mazoyer, N. (2004). Hemispheric specialization for language. *Brain Research Reviews*, 44, 1-12.
- 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.
- Kandel, E. R., Schwartz, E. R., & Jessell, T. M. (Eds.) (1995). *Essentials of neural science and behavior*. New York: McGraw-Hill.
- Karten, H. J. & Shimizu, T. (1989). The origins of the neocortex: Connections and lamination as distinct events in evolution. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 1, 291-301.
- Kavaliers, M., Ossenkopp, K. P., Prato, F. S., Innes, D. G. L., Galea, L. A. M., Kinsella, D. M., & ark. (1996). Spatial learning in deer mice: Sex differences and the effects of endogenous opioids and 60 Hz magnetic fields. *Journal of Comparative Physiology: Sensory, Neural and Behavioral Physiology*, 179, 715-724.
- Kessels, R. P. C., Kappelle, L. J., de Haan, E. H. F., & Postma, A. (2002). Lateralization of spatial memory processes: Evidence on spatial span, maze learning and memory for object locations. *Neuropsychologia*, 40, 1465-1473.

- Keysers, C., Diekamp, B., & Güntürkün, O. (2000). Evidence for physiological asymmetries in the intertectal connections of the pigeon (*Columbia livia*) and their potential role in brain lateralisation. *Brain Research*, 852, 406-413.
- Kimble, D. P. & BreMiller, R. (1981). Latent learning in hippocampal-lesioned rats. *Physiology & Behavior*, 26, 1055-1059.
- Koek, R. J., Yerevanian, B. I., Tachiki, K. H., Smith, J. C., Alcock, J., & Kopelowicz, A. (1999). Hemispheric asymmetry in depression and mania: A longitudinal QEEG study in bipolar disorder. *Journal of Affective Disorders*, 53, 109-122.
- Kolb, B., Gibb, R., & Robinson, T. E. (2003). Brain plasticity and behavior. *Current Directions in Psychological Science*, 12, 1-5.
- Kong, C. K., Wong, L. Y., & Yuen, M. K. (2000). Visual field plasticity in a female with right occipital cortical dysplasia. *Pediatric Neurology*, 23, 256-260.
- Koshiba, M., Nakamura, S., Deng, C., & Rogers, L. (2003). Light-dependent development of asymmetry in the ipsilateral and contralateral thalamofugal visual projections of the chick (*Columbia livia*). *Journal of Comparative Neurology*, 387, 449-465.
- Kosslyn, S. M. (1987). Seeing and imaging the cerebral hemispheres: A computational appearance. *Psychological Review*, 94, 148-175.
- Kosslyn, S. M., Chabris, C. F., Marsolek, C. J., & Koenig, O. (1992). Categorical versus coordinate spatial relations: Computational analyses and computer simulations. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 18, 562-577.

- Köksal, F., Domjan, M., & Weisman, G. (1994). Blocking of the sexual conditioning of differentially effective conditioned stimulus objects. *Animal Learning & Behavior*, 22, 103-111.
- Lacreuse, A., Herndon, J. G., Killinay, R. J., Rosene, D. L., & Moss, M. B. (1999). Spatial cognition in rhesus monkeys: Male superiority declines with age. *Hormones and Behavior*, 36, 70-76.
- Lacreuse, A., Kim, C. B., Rosene, D. L., Killiany, R. J., Moss, M. B., Moore, T. L., & ark. (2005). Sex, age and training modulate spatial memory in the rhesus monkey (*Macaca mulatta*). *Behavioral Neuroscience*, 119, 118-126.
- Lambert, S., Sampaio, E., Mauss, Y., & Scheiber, C. (2004). Blindness and brain plasticity: Contribution of mental imagery? An fMRI study. *Cognitive Brain Research*, 20, 1-11.
- Lebowitz, B. K. & Brown, M. F. (1999). Sex differences in spatial search and pattern learning in the rat. *Psychobiology*, 27, 364-371.
- Levine, S. C., Banich, M. T., & Koch-Weser, M. P. (1988). Face recognition: A general or specific right hemisphere capacity. *Brain and Cognition*, 8, 303-325.
- Li, H., Matsumoto, K., & Watanabe, H. (1999). Different effects of unilateral and bilateral hippocampal lesions in rats on the performance of radial maze and odor-paired associate tasks. *Brain Research Bulletin*, 48, 113-119.
- Liu, P. & Bilkey, D. K. (2002). The effects of NMDA lesions centered on the postrhinal cortex on spatial memory tasks in the rat. *Behavioral Neuroscience*, 116, 860-873.

- Løberg, E-M., Hugdahl, K., & Green, M. F. (1999). Hemispheric asymmetry in schizophrenia: A “dual deficits” model. *Biological Psychiatry*, 45, 76-81.
- Lund, T. D., West, T. W., Tian, L. Y., Bu, L. H., Simmons, D. L., Setchell, K. R., & ark. (2001). Visual spatial memory is enhanced in female rats (but inhibited in males) by dietary soy phytoestrogens. *BMC Neuroscience*, 2, 1-13.
- Mackintosh, N. J. (Ed.). (1994). *Animal learning and cognition*. San Diego, California: Academic Press Inc.
- Maguire, E. A., Frith, C. D., Burgess, N., Donnet, J. G., & O’Keefe, J. (1998). Knowing where things are: Parahippocampal involvement in encoding object locations in virtual large-scale space. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 10, 1061-1076.
- Mann, V. A., Sasanuma, S., & Masaki, S. (1990). Sex differences in cognitive abilities : A cross-cultural perspective. *Neuropsychologia*, 28, 1063-1077.
- Manns, M. & Güntürkün, O. (1999). Monocular deprivation alters the direction of functional and morphological asymmetries in the pigeon’s (*Columbia livia*) visual system. *Behavioral Neuroscience*, 113, 1257-1266.
- Marin, R. H., Arce, A., & Martijena, I. D. (1997). T-maze performance and body weight relationship in broiler chicks. *Applied Animal Behavior Science*, 54, 197-205.
- Marsolek, C. J. (1995). Abstract visual-form representations in the left cerebral hemisphere. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 21, 375-386.

- Marsolek, C. J., Squire, L. R., Kosslyn, S. M., & Lulenski, M. E. (1994). Form-specific explicit and implicit memory in the right cerebral hemisphere. *Neuropsychology*, 8, 588-597.
- Marzi, C. A., Grabowska, P., Tressoldi, P., & Bisiacchi, P. S. (1988). Left hemisphere superiority for visuospatial functions in left-handers. *Behavioral Brain Research*, 30, 183-192.
- Matsumoto, H. L. K. & Watanabe, H. (1999). Different effects of unilateral and bilateral hippocampal lesions in rats on the performance of radial maze and odor-paired associate tasks. *Brain Research Bulletin*, 48, 113-119.
- McNaughton, B. L., Barnes, C. A., Gerrard, J. L., Gothard, K., Jung, M. W., Knierim, J.J., & ark. (1996). Deciphering the hippocampal polyglot: the hippocampus as a path integration system. *Journal of Experimental Biology*, 119, 173-185.
- McNaughton, B. L., Knierim, J. J., & Wilson, M. A. (1995). Vector encoding and the vestibular foundations of spatial cognition: Neurophysiological and computational mechanisms. In M. Gazzaniga (Ed.). *The cognitive neuroscience*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Mesulam, M-N. (1999). Neuroanatomic overlap of working memory and spatial attention networks: A functional MRI comparision within subjects. *Neuroimagine*, 10, 695-704.
- Metcalf, J., Funnel, M., & Gazzaniga, M. S. (1995). Right-hemisphere superiority: Studies of a split-brain patient. *Psychological Science*, 6, 157-164.

- Milner, B. (1965). Visually guided maze learning in man: Effects of bilateral frontal and unilateral cerebral lesions. *Neuropsychologia*, 3, 317-338.
- Muller, R. U. (2003). Neural Basis of Spatial Memory. <http://www.bris.ac.uk/Depts/Synaptic/research/projects/memory/spatialmem.htm>
- Muller, R. U. & Kubie, J. L. (1987). The effects of changes in the environment on the spatial firing of hippocampal complex-spike cells. *Journal of Neuroscience*, 7, 1951-1968.
- Murphy, J., Waldmann, T., & Arkins, S. (2004). Sex differences in equine learning skills and visuo-spatial ability. *Applied Animal Behavior Science*, 87, 119-130.
- Nadel, L. & MacDonald, L. (1980). Hippocampus: Cognitive map or working memory. *Behavioral and Neural Biology*, 29, 405-409.
- Nelson, R. J. (1995). *An introduction to behavioral endocrinology*. Sunderland, Massachusetts. Sinauer Associates. Inc. Publishers.
- Noblett, K. L. & Swain, R. A. (2003). Pretraining enhances recovery from visuospatial deficit following cerebellar dentate nucleus lesion. *Behavioral Neuroscience*, 117, 785-798.
- O'Keefe, J. & Conway, D. H. (1978). Hippocampus place units in the freely moving rat: Spatial memory task. *Experimental Brain Research*, 31, 573-590.
- O'Keefe, J. & Dostrovsky, J. (1971). The hippocampus as a spatial map. Preliminary evidence from unit activity in the freely moving rat. *Brain Research*, 34, 171-175.

- O'Keefe, J. & Speakman, A. (1987). Single unit activity in the rat hippocampus during a spatial memory task. *Experimental Brain Research*, 68, 1-27.
- Olton, D. S., Becker, J. T., & Handelmann, G. E. (1979). Hippocampus, space and memory. *Behavioral Brain Science*, 2, 313-365.
- Parker, T. W. & Walley, R. E. (1988). Effect of low-intensity hippocampal stimulation on spatial versus working memory in rats. *Behavioral Neuroscience*, 102, 653-661.
- Perrett, D. I., Mistlin, A. J., Chitty, A. J., Smith, P. A. J., Potter, D. D., Broennimann R., & ark. (1988). Specialized face processing and hemispheric asymmetry in man and monkey: Evidence from single unit and reaction time studies. *Behavioral Brain Research*, 23, 245-258.
- Peterson, M. R., Beecher, M. D., Zoloth, S. R., Moody, D. B., & Stebbins, W. C. (1978). Neural lateralization of species-specific vocalizations by Japanese macaques. *Science*, 202, 324-326.
- Petrie, M., Schawbl, H., Brande-Lavridsen, N., & Burke, T. (2001). Sex differences in avian yolk hormone levels. *Nature*, 412, 498.
- Prabhakaran, V., Narayanan, K., Zhao, Z., & Gabrielli, J. D. E. (2000). Integration of diverse information in working memory within the frontal lobe. *Nature Neuroscience*, 3, 85-90.
- Prince, K. N., Prince, J. S., Kinghorn, E. W., Fleming, D. E., & Rhee, R. W. (1998). Effects of sexual behavioral manipulation on brain plasticity in adult rats. *Brain Research Bulletin*, 47, 349-355.

- Prior, H., Diekamp, B., Güntürkün, O., & Manns, M. (2004). Post-hatch activity-dependent modulation of visual asymmetry formation in pigeons. *Neuroreport*, *15*, 1311-1314.
- Prior, H., Wiltschko, R., Stapput, K., Güntürkün, O., & Wiltschko, W. (in press). Visual lateralization and homing in pigeons. *Behavioral Brain Research*.
- Prusky, G. T. & Douglas, R. M. (2003). Developmental plasticity of mouse visual acuity. *European Journal of Neuroscience*, *17*, 167-173.
- Radoeva, P. D., Cohen, J. D., Corballis, P. M., Lukovits, T. G., & Koleva, S. G. (in press). Hemispheric asymmetry in a dissociation between the visuomotor and visuoperceptual streams. *Neuropsychology*.
- Rahman, Q., Anderson, D., & Govier, E. (2005). A specific sexual orientation-related difference in navigation strategy. *Behavioral Neuroscience*, *119*, 311-316.
- Remy, M. & Güntürkün, O. (1991). Retinal afferents to the tectum opticum and the nucleus opticus principalis thalami in the pigeon. *Journal of Comparative Neurology*, *305*, 57-70.
- Rhodes, G. (1993). Configural coding, expertise and the right hemisphere advantage for face recognition. *Brain and Cognition*, *22*, 19-41.
- Riters, L. V., Absil, P., & Balthazart, J. (1998). Effects of brain testosterone implants on appetitive and consummatory components of male sexual behavior in Japanese quail. *Brain Research Bulletin*, *47*, 69-79.
- Rogers, L. J. (1990). Light input and reversal of the functional lateralization in the chicken brain. *Behavioral Brain Research*, *38*, 211-221.

- Rogers, L. J. (1996). Behavioral, structural and neurochemical asymmetries in the avian brain: A model system for studying visual development and processing. *Neuroscience & Biobehavioral Review*, 20, 487-503.
- Rogers, L. J. & Deng, C. (1999). Light experience and lateralization of the two visual pathways in the chick. *Behavioral Brain Research*, 98, 277-287.
- Rogers, L. J. & Sink, H. S. (1988). Transient asymmetry in the projections of the rostral thalamus to the visual hyperstriatum of the chickens and reversal of its direction by light exposure. *Experimental Brain Research*, 70, 378-384.
- Rogers, L. J., Zappia, J. V., & Bullock, S. P. (1985). Testosterone and eye-brain asymmetry for copulation in chickens. *Experientia*, 41, 1447-1449.
- Saucier, D. M., McCreary, D. R., & Saxberg, J. K. J. (2002). Does gender role socialization mediate sex differences in mental rotations. *Personality and Individual Differences*, 32, 1101-1111.
- Sherry, D. F., Jacobs, L. F., & Gaulin, S. J. C. (1992). Spatial memory and adaptive specialization of the hippocampus. *Trends in Neuroscience*, 15, 298-303.
- Shimizu, E., Ya-Ping, T., Rampon, C., & Tsien, J. Z. (2000). NMDA receptor-dependent synaptic reinforcement as a crucial process for memory consolidation. *Science*, 290, 1170-1174.
- Silberman, E. K. & Weitgartner, H. (1986). Hemispheric laterality of functions related to emotion. *Brain and Cognition*, 5, 322-353.
- Skiba, M., Diekamp, B., & Güntürkün, O. (2002). Embryological light stimulation induces different asymmetries in visuoperceptual and visuomotor pathways of pigeons. *Behavioral Brain Research*, 134, 149-156.

- Smith, M. I. & Milner, B. (1989). Right hippocampal impairment in the recall of spatial location: Encoding deficit or rapid forgetting. *Neuropsychologia*, 22, 697-705.
- Spetch, M. L. & Wilkie, D. M. (1994). Pigeons' use of landmarks presented in digitized images. *Learning and Motivation*, 25, 245-275.
- Stiles, J. (2000). Neural plasticity and cognitive development. *Developmental Neuropsychology*, 18, 237-272.
- Tolman, E. C. (1948). Cognitive maps in rats and men. *Psychological Review*, 55, 189-208.
- 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.
- Tommasi, L. & Vallortigara, G. (2004). Hemispheric processing of landmark and geometric information in male and female domestic chicks (*Gallus gallus*). *Behavioral Brain Research*, 155, 85-96.
- Ulrich, C., Prior, H., Duka, T., Leshchins'ka, I., Valenti, P., Güntürkün, O., & ark. (1999). Left-hemispheric superiority for visuospatial orientation in homing pigeons. *Behavioral Brain Research*, 104, 169-178.
- Uziel, D., Lopes-Conceição, M. C., Luiz, R. R., & Lent, R. (1996). Lateralization of rotational behavior in developing and adult hamsters. *Behavioral Brain Research*, 75, 169-177.
- Valenti, A., Sovrano, V. A., Zucca, P., & Vallortigara, G. (2003). Visual lateralization in quails (*Coturnix coturnix*). *Laterality*, 8, 67-68.

- Vallortigara, G., Pagni, P., & Sovrano, V. A. (2004). Separate geometric and nongeometric modules for spatial reorientation: evidence from a lopsided animal brain. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *16*, 390-400.
- Vallortigara, G., Regolin, L., & Pagni, P. (1999). Detour behavior, imprinting and visual lateralization in the domestic chick. *Cognitive Brain Research*, *7*, 307-320.
- Vauclair, J. & Fagot, J. (1993). Manual and hemispheric specialization in the manipulation of a joystick by baboons (*Papio papio*). *Behavioral Neuroscience*, *107*, 210-214.
- Velle, W. (1987). Sex differences in sensory functions. *Perspectives in Biology and Medicine*, *30*, 490-522.
- Vogels, R., Saunders, R. C., & Orban, G. A. (1994). Hemispheric lateralization in rhesus monkeys can be task-dependent. *Neuropsychologia*, *32*, 425-438.
- Whishaw, I. O. (2004). Posterior neocortical (visual cortex) lesions in the rat impair matching-to-place navigation in a swimming pool: A reevaluation of cortical contributions to spatial behavior using a new assesment of spatial versus nonspatial behavior. *Behavioral Brain Research*, *155*, 109-116.
- Williams, C. L., Barnett, A. M., & Meck, W. H. (1990). Organizational effects of early gonadal secretions on sexual differentiation in spatial memory. *Behavioral Neuroscience*, *104*, 84-97.
- Wilson, M. A. & Tonegawa, S. (1997). Synaptic plasticity, place cells and spatial memory: Study with second generation knockouts. *Trends in Neuroscience*, *20*, 102-106.

- Wirsen, A., af Klinteberg, B., Levander, S., & Schalling, D. (1990). Differences in asymmetric perception of facial expression in free-vision chimeric stimuli and reaction time. *Brain and Cognition*, 12, 229-239.
- Wisniewski, A. B. (1998). Sexually-dimorphic patterns of cortical asymmetry and the role of sex steroid hormones in determining cortical patterns of lateralization. *Psychoneuroendocrinology*, 23, 519-547.
- Witelson, S. F. (1987). Neurobiological aspects of language. *Child Development*, 58, 653-688.
- Yamaguchi, A. (2001). Sex differences in vocal learning in birds. *Nature*, 411, 257-258.
- Zaidel, D. W. (1999). Regional differentiation of neuron morphology in human left and right hippocampus: Comparing normal to schizophrenia. *International Journal of Psychophysiology*, 34, 187-196.
- Zaidel, D. W., Chen, A. C., & German, C. (1995). She is not a beauty even if she smiles: Possible evolutionary basis for a relationship between facial attractiveness and hemispheric specialization. *Neuropsychologia*, 33, 649-655.

KİŞİSEL BİLGİLER

Adı Soyadı : Evrim Gülbetekin

Doğum Yeri : Antalya

Doğum Tarihi : 20.04.1979

Medeni Hali : Evli

EĞİTİM VE AKADEMİK BİLGİLER

Lise 1993/1996 : Karatay Süper Lisesi

Lise 1996/1997 : Çankaya Lisesi

Lisans 1997/2001 : Hacettepe Üniversitesi

Yabancı Dil : İngilizce

MESLEKİ BİLGİLER

2001'den beri : Muğla Üniversitesi Psikoloji Bölümü