

Keyifli Okumalar Dileriz

Binlerce kategoride milyonlarca PDF e-kitap, ders kitapları, dergiler ve romanlara platformumuz üzerinden ücretsiz ulaşabilirsiniz.

RESMİ WEB SİTEMİZ

<https://rantey.org>

Yedek ve Duyuru Kanallarımız

Sitemize erişim engeli gelmesi veya adres değişikliği durumunda aşağıdaki kanallardan güncel giriş adresine erişebilirsiniz:

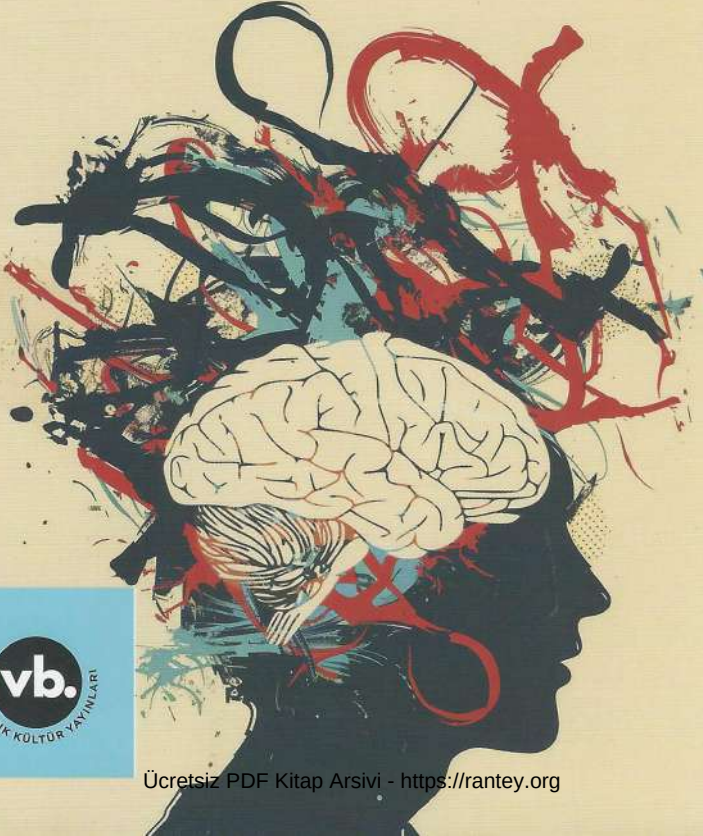
- Telegram: <https://t.me/birkitapbir>
- WhatsApp Kanalımız : <https://whatsapp.com/channel/0029VbDHv8uE50Us4lvMoc0Y>

LUIZ PESSOA

Dolanık Beyin

*Algı, Biliş ve Duygu
Nasıl Birlikte Örülür?*

TÜRKÇESİ: MUSTAFA BİLİCİ, EROL YILDIRIM,
ÖZGE YILMAZ, MAHİR YEŞİLDAL



DOLANIK BEYİN

LUIZ PESSOA

VakıfBank Kùltür Yayınları: 0334
İnsan ve Toplum: 029

DOLANIK BEYİN
ALGI, BİLİŞ VE DUYGU
NASIL BİRLİKTE ÖRÜLÜR?
LUIZ PESSOA

Özgün Adı
The Entangled Brain
How Perception, Cognition, and Emotion
Are Woven Together

Türkçesi
Mustafa Bilici
Erol Yıldırım
Özge Yılmaz
Mahir Yeşildal

Yayın Danışmanı
Ekrem Demirli

Proje Editörü
Merve Nur Yaman

Kapak ve Sayfa Uygulama
Faruk Özcan

Kitap Editörü
Mustafa Bilici

Son Okuma
Merve Nur Yaman

VakıfBank Kùltür Yayınları
İnkılap Mahallesi
Dr. Adnan Büyükdenez Caddesi
No:7/A1 -Kat 13
34768 Ümraniye / İstanbul
Telefon: 0 216 285 9571
www.vbky.com.tr - info@vbky.com.tr
Sertifika No: 40141

© Vakıf Pazarlama San. ve Tic. A.Ş., 2024
© Massachusetts Institute of Technology,
2022

ISBN 978-625-6647-54-1

Kitabın tüm yayın hakları VakıfBank
Kùltür Yayınları'na aittir. Tanıtım
amacıyla, kaynak göstermek şartıyla
yapılacak sınırlı alıntılar dışında,
yayıncının yazılı izni olmaksızın
hiçbir elektronik veya mekanik araçla
çoğaltılamaz. Eser sahiplerinin manevi ve
mali hakları saklıdır.

*This work is subject to a Creative Commons
CC-BY-NC-ND license. Subject to such
license, all rights are reserved.*

Baskı
Turkuvaz Haberleşme ve Yay. A. Ş.
Güzeltepe Mahallesi Mareşal Fevzi
Çakmak Caddesi B Blok No: 29/1/1
Eyüpsultan İstanbul
Telefon: 0212 354 3000
Sertifika No: 46403

1. Baskı: Kasım 2024

DOLANIK BEYİN

ALGI, BİLİŞ VE DUYGU
NASIL BİRLİKTE ÖRÜLÜR?

LUIZ PESSOA

TÜRKÇESİ

MUSTAFA BİLİCİ

EROL YILDIRIM

ÖZGE YILMAZ

MAHİR YEŞİLDAL



LUIZ PESSOA

Maryland Üniversitesi, College Park'ta Psikoloji Profesörü olan Luiz Pessoa, 1989 yılında Brezilya, Rio de Janeiro Federal Üniversitesi Bilgisayar Bilimleri'nden mezun oldu. Aynı üniversitede yüksek lisans çalışmasını yapay sinir ağları üzerine yazdığı teziyle tamamlayan Pessoa, doktorasını ise Boston Üniversitesi'nde hesaplamalı sinirbilim alanında yapmıştır. Pessoa, Neuroscience and Cognitive Science Program üyesi ve Maryland Neuroimaging Center direktörüdür.

MUSTAFA BİLİCİ

1990 yılında tıp doktoru oldu. Psikiyatri uzmanlığının ardından (1995), doçent (2000) ve profesör oldu. Erenköy Ruh ve Sinir Hastalıkları Eğitim ve Araştırma Hastanesi'ne kurucu başhekim olarak görev yaptı. Hâlen Marmara Üniversitesi İnsan ve Toplum Bilimleri Fakültesi Psikoloji Bölümü öğretim üyesi olarak görev yapmaktadır. Editörlüğünü yaptığı *Psikiyatride Sinema Sinemada Psikiyatri kitabı* ve çok sayıda bilimsel makalesi bulunmaktadır. Bilici ayrıca yayınevimizden çıkan *Afet Psikolojisi* kitabının da editörlüğünü yapmıştır.

MAHİR YEŞİLDAL

Tıp eğitimini 2004 yılında tamamladı. 2008-2012 yılları arasında Erenköy Ruh ve Sinir Hastalıkları Eğitim ve Araştırma Hastanesi'nde Psikiyatri alanında uzmanlık eğitimine devam etti. Bu süre zarfında cinsel terapi, bilişsel-davranışçı terapi, dinamik psikoterapi, hipnoterapi ve rüya ile terapi konularıyla ilgili çalışmalar yapmıştır. Bir dönem Marmara Üniversitesi Psikoloji Bölümü'nde lisans dersleri vermiştir. Hâlen serbest psikiyatr olarak çalışmaktadır.

ÖZGE YILMAZ

Lisans eğitimini İstanbul Üniversitesi psikoloji bölümünde tamamlamıştır. Yüksek lisansını, İstanbul Üniversitesi Aziz Sancar Deneysel Tıp Araştırmaları Enstitüsü'nde nörobilim alanında, doktorasını ise Almanya'da Max Planck Enstitüsü'nde beyin bilgisayar arayüzleri ve beyin görüntüleme alanlarında yapmıştır. Bahçeşehir Üniversitesi ve Altınbaş Üniversitesi psikoloji bölümlerinde ve tıp fakültelerinde nörobilim dersleri veren Yılmaz, şu an Marmara Üniversitesi Psikoloji Bölümü'nde doktor öğretim üyesi olarak çalışmalarına devam etmektedir.

EROL YILDIRIM

Lisans, yüksek lisans ve doktora eğitimini İstanbul Üniversitesi'nde tamamladı. Klinik Kognitif Nörobilim yüksek lisans programında klinik nöropsikoloji uygulamalı eğitimini Prof. Dr. Öget Öktem'den aldı, tezini Prof. Dr. Hakan Gürvit danışmanlığına hazırladı. Adli Bilimler doktora programında araştırmalarını İstanbul Tıp Fakültesi Kognitif Elektrofizyoloji Laboratuvarı'nda Prof. Dr. Tamer Demiralp danışmanlığında yürüttü. Hâlen Medipol Üniversitesi Psikoloji Bölümü'nde öğretim üyesidir.

Amelie ve Meg'e

İÇİNDEKİLER

Türkçe Baskıya Önsöz	9
Yazarın Önsözü	11
Türkçe Çeviri Editörünün Önsözü	17
1 Tekil Alanlardan Ağlara Geçiş	21
2 Biraz Anatomi Öğrenmek	41
3 Minimal Beyin: Basit Savunmalar Oluşturmak ve Ödüller Aramak	63
4 Beyin Bölgeleri Ne İşe Yarar?	83
5 Duygu ve Motivasyon: Subkortikal Oyuncular	107
6 Duygu ve Motivasyon: Korteks Partiye Katılıyor	145
7 Biliş ve Prefrontal Korteks	169
8 Karmaşık Sistemler: Etkileşen Parçaların Bilimi	193
9 Beş Yüz Milyon Yıllık Evrim	215
10 Büyük Ağ: İşleri Bir Araya Getirmek	245
11 Korkunun Sönmesi	279
12 Her Şey Karmaşık, Dolanık Ağlarla İlgili	309
Son Düşünceler	331
Sözlük	333
Notlar	339
Kaynaklar	353
Dizin	371

TÜRKÇE BASKIYA ÖNSÖZ

Dolanık Beyin'in Türkçe çevirisini okurlara sunmaktan onur duyuyorum. Bu çalışmayı sizlerle buluştururken elinizdeki kitabı sinirbilim ve beyin üzerine yazılmış diğer kitaplardan ayıran bazı temel özelliklerin altını çizmek istiyorum. Her şeyden önce bu kitap, geleneksel açıklamalara kıyasla beynin organizasyonuna ve işlevine temelde farklı bir bakış açısı getiriyor. İzole beyin bölgelerine ve bunların varsayılan özel işlevlerine odaklanmak yerine, beyni büyük ölçüde birbirine bağlı, dinamik bir sistem olarak sunmaktadır. Kitabın temel tezi, zihinsel süreçlerin kortikal ve subkortikal bölgeleri kapsayan büyük ölçekli, dağıtılmış sinir ağlarının koordineli faaliyetlerinden ortaya çıktığıdır. Bu “dolanık” görüş, beynin içsel karmaşıklığını kucaklamak için basit modüller teorilerin ötesine geçmektedir. Kitabın bir başka farklı yönü de disiplinler arası yaklaşımıdır. Sinirbilim, psikoloji, karmaşık sistemler teorisi ve evrimsel biyolojiden gelen içgörülerini entegre ederek, beyin işlevi üzerine sinirbilim metinlerinde tipik olarak bulunandan daha bütünsel bir bakış açısı kitap boyunca ortaya konmuştur. Bu nedenle, bu çalışma yalnızca sinirbilimcilerin değil, aynı zamanda psikologların, nörologların, psikiyatristlerin ve bilişsel ve davranışsal bilimlerdeki araştırmacıların da ilgisini çekecektir. Zira beynin karmaşık doğası, işleyişini tam olarak anlamak için disiplinler arası iş birliğini gerekli kılmaktadır. Daha da önemlisi, kitapta beyni ayrı işlevsel birimlerden oluşan bir koleksiyon olarak değil, entegre bir bütün olarak davranış üret-

mekten sorumlu bir organ olarak sunmaya çalıştım. Çünkü algı, biliş, duygu ve eylem, dağıtılmış beyin ağları arasındaki dinamik etkileşimlerden kaynaklanan özellikler olarak dikkat çekmektedir. Bu bakış açısı, zihinsel süreçleri kavramsallaştırma ve beyin-davranış ilişkilerini inceleme yaklaşımımız açısından önemli sonuçlar doğurmaktadır.

Bu kitabın Türk okurlarına geleneksel nörobilimsel açıklamalara düşündürücü bir alternatif sunacağını umuyorum. Uzun süredir devam eden varsayımları sorgulayarak ve yeni bir teorik çerçeve sunarak, genel okuyucular arasında beyin hakkında yeni düşünme biçimlerine ilham vermeyi amaçladım. Ayrıca bu kitabın, beynin karmaşık işleyişini daha derinlemesine anlamak isteyen Türkiye'deki bilim insanları, klinisyenler ve öğrenciler için de değerli olacağını umuyorum. Sinir sistemlerinin tüm karmaşıklığını benimseyerek hem temel bilim hem de klinik uygulamalarla ilgili daha kapsamlı beyin işlevi teorileri geliştirebiliriz.

Luiz Pessoa
College Park, Maryland

YAZARIN ÖNSÖZÜ

Üretken bilim insanlarının yazdığı kaliteli kitaplar biyoloji, evrim, fizik ve matematik alanlarındaki karmaşık konuları anlaşılır bir şekilde ele alıyor. Gençliğimden beri bahsettiğim bu tür kitaplar benim için büyük bir ilham kaynağı olmuştur. *Dolanık Beyin*'de de bu bilim insanlarıyla aynı şeyi yapmayı ve son otuz yıldır araştırmalarımın konusu olan bu en sevdiğim konu hakkında yazmayı istedim.

Nörobilimle ilgili genel okuyucu kitlesine hitap eden pek çok iyi ve mükemmel denebilecek kitap, zihin ve beyin bağımlılık, biliş ve hafıza gibi belirli yönlerine odaklanır. Bu çaba mantıklıdır, çünkü muhtemelen açıklanacak çok fazla şey var ve sıraladığım konular bir üniversite ders kitabı için daha uygun olabilir. Ancak ben “duygu” veya “ödül” gibi daha dar bir konu hakkında değil, geniş anlamda beyin hakkında yazmak istedim. Bu kitapta tam da bunu yapmaya çalıştım. Ancak bu nispeten küçük bir kitap, 1000 sayfalık bir külliyat değil. Dolayısıyla seçici olmak ve pek çok şeyi dışarıda bırakmak zorunda kaldım. Bu tutumumun aynı zamanda daha kendine özgü olması, beyne bakış açımı daha iyi yansıtması ve birçok kavram ve fikrin artı ve eksileriyle daha kapsamlı bir şekilde açıklanması gerekmediği anlamına geldiğini belirtmeliyim. Bu tutum, beyin hakkında sinirbilimciler arasında çok da yaygın olmayan bir düşünce tarzını takip etmemi gerektirdi.

Kitabın temel tezi, biyolojinin fizik gibi, hatta mühendislik gibi çalışmadığını anlatmaktır. Biyolojik sistemler, bir araya

getirildiklerinde bütünü oluşturan birimlere kolayca indirgenemez. Ne yazık ki, bana göre, sinirbilimciler (en azından birçoğu) bu fikri tam olarak benimsemiyor. Beyinle ilgili açıklamaları, sanki ayrı parçalar yarı özerk bir şekilde işlev görüyormuş gibi, beyin bölgelerinin X (mesela “korku”) veya Y (mesela “ödül”) işlevini yerine getirdiklerini belirten izahatlarla doludur. Bizim düşüncemiz, yapı (anatomi) ve işlev (davranış) arasında bir yüzyıldan daha eskiye dayanan bir bütünleşmeyi yansıtmaktadır. Örneğin, yirminci yüzyılın başlarında, ilk nöroanatomistlerden Korbinian Brodmann, insan beynini, nispeten farklı işlevlerle eşleştirdiğini düşündüğü yaklaşık 50 özgül anatomik birime ayırmıştır. Brodmann’ın haritası günümüzde de araştırmacılar tarafından rutin olarak kullanılmaktadır. Gerçekten de sinirbilimin temel yaklaşımlarından biri, tüm beyni, sözde doğru bir şekilde anlaşılabilir alt bileşenlere ayırmaya çalışan bir “böl ve yönet” stratejisine dayandırılmıştır. Bu yaklaşıma göre daha sonra bu parçalar, genel işlevselliğin tek tek parçaların toplamını yansıtaçağı umuduyla tekrar bir araya getirilebilir. Bu stratejinin sorunlu olduğuna inanıyorum; zira parçalar arasındaki etkileşimlerin, parçalara ayrı ayrı bakılarak elde edilemeyecek mekanizmalar ve süreçler yaratan beyin (ve bu arada genetik) gibi sistemleri anlamada yetersiz kalacaktır.

Dolanık Beyin’de, genel okuyucu kitlesine hitap eden pek çok kitapta rastladığım bir eğilimden yani beyni zaman zaman karikatürize edecek kadar basitleştiren açıklamalardan kaçınmak istedim. Bu basitleştirmeye bir örnek olarak duygu ve motivasyon bağlamında sıklıkla duyduğumuz bir yapı olan amigdala (muhtemelen “korkudan sorumlu”) ve striatum (muhtemelen “ödülünden sorumlu”) gibi ilkel subkortikal (korteks altı) beyin bölgelerinin, anksiyete bozuklukları ve bağımlılık gibi otomatik davranışları ürettiği şeklindeki yıkılması neredeyse imkânsız olan

fikirdir. Benzer bir basitleştirme, beynin “(evrimsel açıdan) daha yeni ve daha rasyonel” kısmı olan prefrontal korteksin (korteksin en öndeki bölümü), subkortikal bölgeler üzerinde kontrol kurmamızı ve uygun olduğunda davranışları düzeltmemizi sağladığı şeklindeki görüştür. İlerleyen sayfalarda ele alınan konularda, bu tür basit sebep-sonuç şeklindeki açıklamalardan kaçınan bir düşünce tarzına bağlı kalacağız. Çünkü ortaya konan hikâye o kadar basit değil, ancak yine de okuyucuların karmaşıklıkla yüzleşmeye fazlasıyla hazır olduğuna inanıyorum. Fonksiyonları beynimizdeki küçük kutulara yerleştirip düzgün hikâyeler anlatmak zorunda değiliz. Zira gerçeklik çok daha karmaşıktır. Bu kitapta formüle edilen görüş, beynin bölümlerinin koordineli bir şekilde çalıştığı ve işlevlerin büyük ölçekli “nöral ağlar” olarak da adlandırılan geniş kapsamlı dağıtılmış devreler tarafından yürütüldüğüdür. Başka bir deyişle, beynin gri madde parçalarından oluşan devreleri birbirleriyle sinyal alışverişinde bulunur ve bunu yaparak davranışları meydana getirir. Bu devreler yerel değil dağıtık ve korteks ve subkortikal bölgedeki farklı parçaları içerir. Bu devreler “büyük ölçeklidirler” çünkü sadece bir çift ya da birkaç bölgeyi değil, aynı anda çalışan birçok bileşeni içerirler. Kitabın başlığındaki “dolanık beyin” ifadesi tam olarak bu anlama gelir.

Kitabının genel amacı, merkezi sinir sistemini okuyuculara sofistike ve ilgi çekici bir şekilde tanıtmaktır -umarım öyle de olur. Bu metinde okuyucuları teknik ayrıntılar tsunamisine maruz bırakmadan, beyin anlayışımızı çevreleyen bazı karmaşıklıklar açıklanmaya çalışılacaktır.

Meslekten olmayan birçok okuyucu (ve bazı sinirbilimciler), insan beyninin korteksinin (Korteks Latince “kabuk” anlamına gelen bir kelime, bir ağacın gövdesi ve dallarının dış kaplaması gibi) oldukça benzersiz olduğunu dolaylı olarak varsay-

maktadır. Bununla birlikte, son birkaç on yılda nöroanatomistler tüm omurgalıların (balıklar, amfibiler, sürüngenler, kuşlar ve memeliler) beyninin genel “planında” çarpıcı benzerlikler olduğunu ortaya çıkarmıştır. Bu nedenle, insanların merkezi sinir sistemini bu karşılaştırmalı mercekten anlamaya çalışmak hem yararlı hem de önemlidir. Bu evrimsel bağlantıyı 9. Bölümde ele alıyorum. Karmaşık sistemler kavramı Dolanık Beyin’e nüfuz eder ve bu sistemler, nispeten basit etkileşimli birçok parçadan oluşur ve ortaya çıkan davranışları gerçekleştirir. Yani, tek tek parçalar düzeyinde bulunmayan ancak bir bütün olarak sistem olduğunda gözlemlenen özellikleri gerçekleştirir. 1940’larda sibernetik ve sistem biyolojisi gibi entelektüel hareketlerle başlayan karmaşık sistemler teorisi, unsurlar arasındaki etkileşimlerin (geri bildirim döngüleri dâhil) belirli bir sistemin nasıl çalıştığını çözme yeteneğimizi zorladığı birçok bilgi alanına yayılmıştır. Günümüzde sinirbilim, ekoloji ve evrim çalışmaları da dâhil olmak üzere pek çok alan, bu bilgi alanlarından elde edilen içgörülerini kullanmaktadır.

İlerleyen sayfalar okuyucuya beyni sistemler düzeyinde tanıtmaktadır. Kitap kapsamlı olmayı amaçlamamaktadır. Sinirbilim o kadar geniş bir araştırma alanıdır ki, çok kapsamlı olmak gerçekten mümkün değildir. Metin, beyne ilişkin “yeni” bir görüş ortaya koymasa da bir dizi hakemli kavramsal makalenin yanı sıra, karşılaştırmalı bir bakış açısıyla (yani tüm omurgalılar göz önüne alındığında) “bilişsel-duygusal etkileşimler” üzerine yayınlanmış makalelerde ana hatlarını çizdiğim ve geliştirmeye devam ettiğim bir düşünce çizgisini derinlemesine yansıtmaya çalışmaktadır. Özellikle, son 30 yıldaki araştırmalarımın sonucu ortaya çıkan ve tüm metnin temelini oluşturan, algı, eylem, duygu ve biliş gibi kavramların beyinde birbiriyle yakından ilişkili olduğu anlatılacaktır. Beyne işaret edip “şu davranışın gerçekleştiği yer burasıdır” diyemezsiniz.

Pek çok kitap uzun yıllar süren çalışmaların ürünüdür. Bu kitabın ilk taslakları 2016'nın sonuna kadar uzanıyor. Metin, İtalya'nın Torino kentinde geçirdiğim birkaç keyifli ay boyunca bugünkü hâlini aldı ve burada kısa bir izinle bu materyale dayalı bir ders verdim. Torino Üniversitesi'ne bana ev sahipliği yaptığı için özellikle de arkadaşım Marco Tamietto'ya muhteşem misafirperverliği için minnettarım. Ayrıca Maryland Üniversitesi, College Park'a da ücretli izin desteği için minnettarım. Torino Üniversitesi'ndeki öğrencilere derslerim ve taslak bölümlerim hakkındaki geri bildirimleri için teşekkür ederim. Marco Viola da 4. Bölüm ("Beyin Bölgeleri Ne İşe Yarar?") hakkında mükemmel geri bildirimde bulundu. Torino'daki orijinal dersin devam versiyonunu verdiğim Maryland Üniversitesi'ndeki sınıftaki öğrencilerden aldığım geri bildirimler için de müteşekkirim. Loreta Medina ve Ester Desfilis'e geçtiğimiz yıllar boyunca omurgalı nöroanatomi konusundaki muazzam bilgilerini paylaştıkları için minnettarım; onların rehberliği beynin organizasyonu konusundaki (gelişen!) görüşümü şekillendirmeme yardımcı oldu. Sydni Roberts, Kelly Morrow, Govinda Surampudi ve özellikle Trang Nguyen'e bu kitaptaki şekillerle ilgili yardımları için teşekkür etmek istiyorum; Trang ayrıca dizin konusunda da çok yardımcı oldu.

Twitter'daki meslektaşlarımın geri bildirimleri de kitabın başlığının belirlenmesinde kilit rol oynadı. Meslektaşım Michael Anderson'a beni MIT Press'ten Phil Laughlin ile temasa geçirdiği için minnettarım, kendisi projeye hemen ilgi gösterdi. MIT Press'in hakemleri de bu konuda çok yardımcı oldular, onlara da önerileri için teşekkür ederim.

Son olarak, Meg ve Amelie'ye muazzam sevgileri için teşekkür ederim.

Luiz Pessoa

TÜRKÇE ÇEVİRİ EDITÖRÜNÜN ÖNSÖZÜ

MUSTAFA BİLİCİ

İnsan davranışlarının kökenini anlama çabası eski tarihlere kadar uzanır. Davranışların kökeninde sadece bir etken olduğunu düşünmek yanıltıcıdır. İnsan söz konusu olduğunda, kültürden maneviyata ve sosyal etkenlerden beynin en ücra alanlarına kadar pek çok faktörün karmaşık etkileşimlerinin davranışları şekillendirdiğini söyleyebiliriz. Ancak son yıllarda teknolojik gelişmelere paralel olarak davranışların oluşumunda beynin rolü hakkında daha fazla bilgi üretilmektedir. Nörobilimden, beyin görüntüleme yöntemlerine, nöropsikolojiden nörofizyolojiye ve psikiyatriye kadar uzanan pek çok bilimsel disiplin davranışların oluşumunda beynin rolünü incelemektedir. Bu kapsamda pek çok kitap, lisan, biliş ve hafıza gibi davranışın belirli yönlerine odaklanır. Bu tür çabalar ormandaki ağaçları tek tek incelemek gibidir. Oysa “ormana yukardan bakmak” ya da davranışlarda beynin rolünü bütüncül bir mantıkla değerlendirmek konuyu bütüncül kavramak isteyenler için çok kıymetlidir.

Beyin-davranış ilişkisini inceleyen kitaplar ya beyni yüceltmekte ya da bu ilişkiye üstünkörü değinmektedir. Bu kitabı çevirmemizin ana nedenini, beynin davranışlardaki rolünü bütüncül bir şekilde Türk okuruna sunma arzusu oluşturmaktadır. Elbette duygu veya ödül gibi daha özgül konuları irdelemek önemlidir, ancak geniş anlamda beyin hakkında yazan bilim insanı sayısı çok azdır. Bu kitap insan davranışıyla ilgili pek çok

konuyu dışarıda bıraksa da beyin davranış ilişkisini en temelden kavramak isteyenler için iyi bir kılavuz niteliğindedir.

Kitapta beyin-davranış ilişkisi incelenirken pek çok sinirbilimcinin aksine yazar, indirgemeci yaklaşımlardan uzak durmaya özen göstermektedir. Çoğu sinirbilimci, sanki beyin bağımsız ve özerk parçalardan oluşuyormuş gibi davranışları açıklamaya çalışır. Bu indirgemeci yaklaşıma göre davranış tek tek parçaların toplamı gibi düşünülür. Oysa bu kitap beyin anatomisi ve davranış arasındaki bütünleşmeyi öne çıkarmaktadır.

Dolanık Beyin hem genel okuyucu kitlesine hem de konuyla ilgili akademisyenlere hitap eden bir yaklaşımı benimsemeye çalışmıştır. Bu yüzden anlaşılır bir dille akademik bilgiyi okuyucuya sunmayı başarıyla gerçekleştirmiştir. Biz de çeviri yaparken teknik terimleri mümkün olduğunca Türkçe karşılıkları ile vermeye ve akıcılığı ön planda tutmaya gayret ettik. Yazar kitap boyunca, basit sebep-sonuç şeklindeki açıklamalardan özenle kaçınmaya çalışmıştır. Bu tutum, okuyucuların davranışın anlaşılmasındaki karmaşıklıkla yüzleştirilmesini amaçlamaktadır. Bu karmaşıklık, beyin alanlarının iş birliği içinde çalıştığını ve davranışların “nöral ağlar” olarak adlandırılan devreler tarafından yürütüldüğünü ileri sürerek giderilmeye çalışılmıştır. Kitabın başlığındaki “dolanık” ifadesi tam olarak bu karmaşıklığı ifade eder.

Sinirbilimci Luiz Pessoa kitapta beyin-davranış ilişkisini incelerken insan beyni ile diğer canlıların merkezi sinir sistemlerini karşılaştırmaktadır. Böylece kitapta sistem teorisi, ekoloji ve evrim çalışmaları da dâhil olmak üzere pek çok disiplinden, bu ilişkinin anlaşılmasına katkılar sunulmaktadır. Neticede kitap tamamen entegre, ağa bağlı bir organ olarak beyne dair yeni bir vizyon ortaya koymaktadır. Pessoa, büyük ölçekli sinir ağlarının çoklu ve çeşitli sinyalleri nasıl birleştirdiğini anlarsak bey-

nin davranışları nasıl ürettiğini kavrayabileceğimizi savunuyor. En sonunda yazar, beynin araştırmalarında dinamik ve ağ bağlantılı bir açıklamanın hâkim olduğu bir döneme geçilmesinin zamanının geldiğini düşündüğünü belirtmektedir. Gelecekteki beyin-davranış araştırmalarının merkezî olmayan hesaplama, belirme ve rekabet gibi alanlarda yoğunlaşacağı tahmini kitabın en çarpıcı kısımlarından birini oluşturmaktadır.

Yakın bir gelecekte sinirbilimde quantum bilgisayarların devreye girmesiyle belki de bir davranışın oluşumu sırasında beyindeki milyarlarca nöronda aynı anda ne olup bittiği tespit edilebilecektir. Ancak bu tür teknik ilerlemelere rağmen yine de sadece nöronlardaki aktivitenin davranışları kesin olarak oluşturduğunu söyleyemeyeceğiz. Yazarın, yerinde bir ifadeyle, “nedensellik saplantısı” dediği ve “nöronal aktivite eşittir belirli bir davranış” şeklinde özetleyeceğimiz yaklaşım her zaman sorunlu kalmaya devam edecektir. Yukarda da belirttiğimiz gibi insan davranışları sadece beynin didiklenmesiyle tam olarak deşifre edilebilecek türden bir davranış değildir; beyin dışında diğer insânî boyutları da birlikte düşünmek gerekmektedir. Yani beyni açıklamak için, biyoloji, psikoloji, ekoloji, matematik, bilgisayar bilimi, felsefe ve diğer disiplinler arasındaki duvarları yıkmak gerekir. Ezcümle, davranışları anlamak için beyin içindeki sınırlar kadar beynin dışındaki sınırları da çözmemiz gerekmektedir.

Kitabın çevirisi konuyla yakından ilgili akademisyenler tarafından yoğun bir emekle Türkçeye kazandırıldı. Emekleri için Doç. Dr. Erol Yıldırım’a, Dr. Özge Yılmaz’a ve Dr. Mahir Yeşildal’a teşekkür ederim. Kitabın Türkçe çeviri ve basımını üstlenen Vakıf-Bank Kültür Yayınları çalışanlarına da şükranlarımı sunarım.

Faydalı olması dileğiyle.

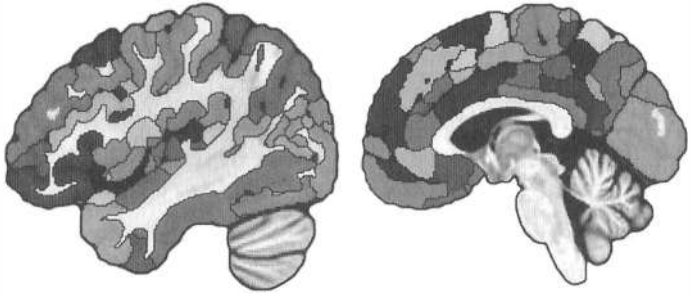
TEKİL ALANLARDAN AĞLARA GEÇİŞ*

Beynin zihni, yani algılarımızı, eylemlerimizi, düşüncelerimizi ve duygularımızı nasıl meydana getirdiğine dair yolculuğumuza başlıyoruz. Önceden beridir beyin araştırmaları böl ve yönet yöntemiyle ilerlemiş, nöron içeren gri madde kümelerinden oluşan her bir alanın işlevini tek tek anlamaya çalışmıştır. Beyin birbirinden ayrı birimlerden oluşan modüler bir sistem olmadığından, bu kitap, son derece *dolanık*, karmaşık sistemlerin nasıl çalıştığını anlamamıza yardımcı olabilecek kavramsal araçlara ihtiyacımız olduğunu ortaya koymaktadır.

Bir grup araştırmacı 2016'da prestijli bir dergi olan *Nature*'de insan serebral korteksinin (beynin dış kısmı) belli başlı alt alanlarının bir haritasını yayınladı (Şekil 1.1). Bu haritalamayla her hemisferde 180 alan (toplamda 360) tanımlandı ve bu alanların her biri “mimari, işlev ve bağlantı” açısından ayrı birimleri temsil etmekteydi (Glasser ve diğerleri, 2016, 171).¹ Birçok araştırmacı, fiilen geçerli olan “Brodmann haritası” standardının değişmesinin bir ihtiyaç olduğunu uzun süredir düşündüklerinden bu gelişmeyi sevinçle karşıladılar. Korbinian Brodmann tarafından 1908 yılında yayınlanan bu haritada, mikroskop altında keşfedilen, hücre tipi ve yoğunluğu gibi bölgesel özelliklere dayalı, her bir hemisferde yaklaşık 50 alan (toplamda 100) tanımlanmaktaydı.

* Çeviri: Erol Yıldırım.

2016'daki haritalama çalışmaları, Birinci Dünya Savaşı'ndan önce oluşmuş bir standardın ötesine geçme ihtiyacına rağmen daha önceki çabaların merkezinde yer alan "beyin dokusu sınırları belli, iyi tanımlanmış bir dizi sektör olarak anlaşılmalıdır" fikrine dayanmaktadır. Dolayısıyla beyin *alanı* veya *bölgesi* kavramı² hem anatomik hem de işlevsel açıdan anlamlı bir birim hâline gelmiştir. Bu alan/bölge kavramı, hücre dediğimiz maddenin davranışlara nasıl kaynaklık ettiğini anlamaya çalışan sinirbilim disiplininin merkezinde yer alır. Başka bir deyişle, (kendini davranışlar olarak gösteren) fonksiyon, (farklı nöron tipleri ve bunların düzenlenmesi şeklindeki) yapıyla nasıl ilişkilidir? Beynin hücreleri olan nöron grupları duylara ve eylemlere nasıl yol açar?



Şekil 1.1 Korteksin alanlarının 2016'da yayınlanan haritası. Her yarım küre (veya beyin yarısı) grinin farklı tonlarında ve ana hatlarla gösterilen 180 alan içermektedir. (a) Beynin yandan görünümü. (b) Beynin iç-yan yüzeyi. Kaynak:

Glasser ve arkadaşları (2016) tarafından tanımlanan bölgelerdir.

Nöronların ve diğer hücre türlerinin büyük ve heterojen bir toplamı olan merkezi sinir sistemi (korteks ve korteks altı kısımlar dâhil) son derece karmaşık bir organdır. (Korteks, oluklar ve çıkıntılara sahip dış yüzeydir; korteks altı ise altta bulunan hücre kütlelerin-

den oluşur. Beyin anatomisinin temellerini 2. Bölümde ele alacağız.) Beynin nasıl çalıştığını anlamak için böl ve yönet stratejisinin gerekli olduğu görülmektedir. Beyin, alt bileşenlerine ayrılmadan başka türlü nasıl anlaşılabilir? Ancak bu yaklaşım bizi aşamaz gibi görünen yumurta-tavuk çıkmazına getiriyor: Nasıl çalıştığını bilmiyorsak, onu alt bölümlere ayırmanın “doğru” yolunu nasıl belirleyebiliriz? O hâlde doğru bir işlevsel birim bulmak, zihin-beyin problemini çözmeye arayışının merkezinde yer almaktadır.

Geriye dönüp baktığımızda görüyoruz ki bu tür birim arayışının iki kazananı nöron ve beyin alanıdır. Hücresel düzeyde *nöron* hüküm sürer. Sinirbilimin bağımsız bir disiplin olarak kurulmasına yardımcı olan büyük İspanyol bilim insanı Ramon y Cajal’ın³ çalışmalarından beridir beynin ana hücre tipinin nöron olduğu kabul edilmektedir (ve nöronların hem morfoloji hem de fizyoloji açısından pek çok çeşidi bulunmaktadır). Bu hücreler birbirleriyle elektrokimyasal sinyaller yoluyla iletişim kurarlar. Diğer nöronlar tarafından yeterince uyarılırlarsa, denge hâlindeki voltajları değişir ve bir “diken (spike)” üretirler: Nöronun akson denilen ince uzantıları boyunca yayılan bir elektrik sinyali, tıpkı bir telden akan akım gibi. Bir nörondan gelen diken (sinyal) sonraki nöronları etkileyebilir ve bu böyle devam eder.

Hücre üstü düzeyde ana birim *alandır*. Peki, bir alanı ne oluşturur? Avrupa Rönesansı sırasındaki diseksiyon teknikleri ve nöroanatomi çalışmaları, Thomas Willis’in 1664’te yayınlanan tarihi *Cerebri anatome*’si (*Beyin anatomisi*) ile başka bir düzeye taşındı. Kitap, korteks altı yapıların ve korteksi de içerecek şekilde (serebral hemisferlerin) beyin yarıkürelerinin ayrıntılı çizimleri de dâhil, insan beyninin morfolojisini en ince ayrıntısına kadar ortaya koymuştur. Örneğin Willis, sonraki bölümlerde uzun uzadıya tartışacağım korteks altı önemli bir yapıyı, striatumu tanımlamıştır. Zamanla, daha güçlü mikroskoplar ve hücresel ortamda kimyasal

bileşiklerin varlığına işaret eden çeşitli boyalar sayesinde anatomik yöntemler geliştikçe, giderek daha fazla subkortikal alan keşfedildi. 1819'da Alman anatomist Karl Burdach, temporal lob dilimlerinde görülebilen bir gri madde kütesini tanımladı. Badem şeklinde olduğu için bu yapıya Latince badem anlamına gelen “amigdala”⁴ adını verdi ki bu yapı artık korku süreçlerindeki rolü nedeniyle çok iyi bilinmektedir. Yirminci yüzyılın ikinci yarısında geliştirilen teknikler, genel sınırları içinde en az bir düzine alt bölgeyi tanımlamanın mümkün olduğunu ortaya çıkardı.

Görünüşte masum olan “neyin bir alan olarak kabul edilebileceği” sorusu aslında çok da basit değildir. Mesela amigdala tek bölge mi yoksa 12 bölge midir? Bu bölge ezoterik bir vaka olmaktan uzaktır. Tüm korteks altı alanlar birden fazla alt alanlara sahiptir ve bazılarının sınırları kesin çizgilerden ziyade bulanık bölgelere benzer. Bir katman şeklinde, serebrumu (beyni) bir manto gibi saran korteksi bölmek de epeyce zordur. Brodmann ile diğerlerinin ve yakın zamanda korteksi 180 kısıma ayıranların çalışmaları (Şekil 1.1) işte burada devreye giriyor. Bu gelişmeler, korteksi temel bileşenlerine ayırmak için bir dizi ölçüt sunmaktadır. Örneğin korteksteeki nöronlar katmanlar şeklinde dizilmiş olsa da hücre katmanlarının sayısı farklılık gösterebilir. Bu nedenle, iki kortikal alan arasındaki sınırın belirlenmesine hücre yoğunluğu ve katmanlaşmadaki farklılıklar yardımcı olur.

BEYİN NE KADAR MODÜLERDİR? PEK DE FAZLA DEĞİL

Çok sayıda parçadan oluşan daha büyük bir sistemi alt bölümlere ayırırken *modülerlik* kavramı devreye girer. Genel anlamda modülerlik, söz konusu sistemi oluşturan birçok parçanın birbirine bağımlılık derecesini ifade eder. Bir yandan, *ayrıştırıla-*

bilir bir sistem, her alt sistemin diğerlerinden bağımsız olarak kendi içsel ilkelerine göre çalıştığı bir sistemdir; böyle bir sistemin oldukça modüler olduğunu söyleriz. Öte yandan, *ayrıştırılamaz* bir sistem ise parçaların bağlantısallığının ve karşılıklı ilişkilerinin apaçık olarak ayrılamayacak hâlde olduğu sistemdir. Bu iki uç durum düşüncemizi yönlendirmek için yararlı dayanaklar sunsa da uygulamada olası organizasyonların bir sürekliliği vardır, dolayısıyla bir sistemin modülerlik derecesini düşünmek daha faydalıdır.

Bir disiplin olarak bilim, varlıkları bir dizi bileşeniyle birlikte anlamaktan vazgeçmez. Sinirbilim, ilk günlerinden bu yana bu anlayışla mücadele etmektedir ve “lokalizasyonculuk” a karşı “bağlantısallık” (beyin mekanizmalarının ne kadar lokal veya ne kadar bağlantısallık içinde olduğu) tartışmaları her zaman disiplinin merkezinde yer almıştır. Sinirbilimde genel olarak oldukça *modüler* bir görüş hâkim olmuştur. Bilime iyi hizmet eden ve indirgemeci bir dürtüyle beslenen çoğu araştırmacı, beyin araştırmalarını, onu oluşturan çok sayıda “alt organın” parçalara ayrılması sorunu olarak formüle etti. Doğrusunu söylemek gerekirse, beyin parçaları birbirinden ayrı adalarmış gibi düşünülmez ve birbirleriyle iletişim hâlinde olduğu görülmektedir. Ancak genellikle tüm çabalar, sinir sisteminin, iyi tanımlanmış hesaplamaları gerçekleştiren doku parçaları (Şekil 1.1’deki gibi) açısından anlamlı bir şekilde ayrıştırılabilir olduğunu varsayar²- tabii bunların ne olduğunu belirleyebilirsek.

Modüler olmayan işleme önerileri de olmuştur. En ünlü örnek, 1930’lardan başlayarak “kortikal eşpotansiyellik” fikrini, yani korteksin çoğunun ortaklaşa, tek bir birim olarak işlev gördüğü fikrini savunan Karl Lashley’ninkidir. Bu nedenle, bir lezyonun neden olduğu davranış bozukluğunun boyutu, zarar gören korteks miktarına bağlıydı; küçük lezyonlar küçük hasar-

lara, büyük lezyonlar ise daha büyük hasarlara neden olur. Lashley'nin önerisi açıkça çok aşırı olmasına ve ampirik (deneysel) olarak reddedilmesine rağmen, tarihsel süreçte merkezi olmayan işlemeye ilişkin pek çok fikir sinirbilimciler tarafından benimsenmiştir. Gelin bunların bazılarının kökenlerini tartışalım.

DOLANIK BEYİN

Yapay zekâ (AI) alanının 1956 yılında Dartmouth Üniversitesi'ndeki bir çalıştayda doğduğu söylenir. İlk yapay zekâ, basit türden problem çözme, planlama, bilginin temsili ve dili anlama da dâhil olmak üzere insan “zekâsını” taklit edebilecek bilgisayar algoritmalarının geliştirilmesine odaklandı. *Yapay sinir ağları* veya kısaca sinir ağları alanı hâline gelecek olan paralel ve rekabetçi bir yaklaşım, ilhamını *doğal zekâ*dan almış ve sinir sistemleri biyolojisinin temel ilkelerini benimsemiştir. Algoritmik olmayan bu çerçevede, basit işleme elemanları topluluğu bir görevi yürütmek için birlikte çalışır. İlk örneklerden biri, o'lar ve 1'lerden oluşan dizilerin tanınması gibi örüntü tanıma problemiydi. Daha sezgisel ve modern bir uygulama, görüntü sınıflandırma hedefine yöneliktir. Piksel yoğunlukları topluluğu olarak kodlanmış bir dizi resim verildiğinde görev, ilgilenilen bir özelliği işaret eden bir çıktı üretmektir; örneğin resimde bir yüz varsa “1”, aksi hâlde “0” çıktısı alınır. Yapay sinir ağlarının arkasında yatan fikir, “akıllı” davranışların, girdilerini toplayan ve toplamın belirli bir eşik değerini aşması durumunda bir çıktı üreten yapay nöronlar gibi basit işlem elemanlarının ortak çalışmasından kaynaklanıyordu. Sinir ağlarını 8. Bölümde tekrar tartışacağız, ancak burada bu ağların bir sistemi *kolektif hesaplama* açısından düşünme biçimindeki kavramsal yönelimlerini vurguluyoruz.

1940'lar ve 1950'ler aynı zamanda belki de ilk kez, bilim insanlarının sistematik bir şekilde ve genel anlamda *sistem teorilerini* geliştirmeye başladıkları bir dönemdi. Entelektüel *siber-netik* hareketi, temelde sistemlerin istikrarlı rejimler içerisinde kalacak şekilde kendilerini nasıl düzenlediğiyle ilgileniyordu; örneğin normal, uyanık bir insanın sıcaklığı dar bir aralıkta kalır ve bir santigrat dereceden daha az değişir. Genel sistem teorisi veya karmaşık sistem teorisi olarak da adlandırılan *sistem teorisi*, belirli özelliklerin çoklu ve muhtemelen basit bileşenlerin etkileşimlerinden nasıl kaynaklanabileceğini formülleştirmeye çalıştı. “Bütünlük” parçaların özellikleriyle hemen kolayca açıklanamayacak bir şekilde nasıl ortaya çıkıyor?

Hızlı bir şekilde 1998'e ve “‘Küçük Dünya’ Ağlarının Kolektif Dinamikleri” başlıklı bir makalenin (Watts ve Strogatz 1998) yayınlanmasına kadar ilerleyelim. Çalışma, birçok biyolojik, teknolojik ve sosyal ağın organizasyonunun onlara gelişmiş sinyal yayılma hızı, hesaplama gücü ve parçalar arasında senkronizasyon sağladığını öne sürdü. Üstelik bu özellikler, çoğu unsurun yerel olarak birbirine bağlı olduğu, yalnızca bazı bileşenlerin “keyfi” bağlantılara sahip olduğu sistemlerde bile mümkündür. (Örneğin, internet gibi birbirine bağlı bilgisayarlardan oluşan bir ağ düşünün. Çoğu bilgisayar diğerlerine yalnızca oldukça yerel bir şekilde bağlanır- örneğin bir şirket veya üniversitenin belli biri biriminde olduğu gibi. Ancak birkaç bilgisayarın uzakta bulunan başka yerlerdeki diğer bilgisayarlarla bağlantısı vardır). Duncan Watts ve Steven Strogatz kendi tekniklerini 200.000'den fazla aktör içeren bir sosyal ağın organizasyonunu incelemek için uyguladılar. 10. Bölümde tartışacağımız gibi, ellerindeki bilgilerden bir “ağ” oluşturmak için bir filmde birlikte rol almış aktörleri “bağlantılı” olarak kabul ettiler. Belirli bir oyuncunun yalnızca az sayıdaki diğer oyuncuyla (yaklaşık 60 kişi) bağlantısı olmasına

rağmen, herhangi iki oyuncu arasında kısa “yollar” bulmanın mümkün olduğunu keşfettiler. (A-B-C yolu, eğer her ikisi de aktör B ile rol aldıysa, aynı filmde yer almayan aktörler A ve C’yi birbirine bağlar.) Şaşırtıcı bir şekilde, rastgele seçilen 200.000 aktörden ikisini birbirine bağlayan ortalama yol uzunluğu sadece 4 bağlantıdan oluşuyor. Yani A-B-C-D-E gibi bir zincir yolu aracılığıyla, herhangi iki aktör birbirine ortalama 4 ara oyuncu üzerinden bağlı. Bu da aktörler arasındaki ilişki ağının ne kadar sıkı örülü ve “küçük dünya” özelliklerine sahip olduğunu gösteriyor.

Araştırmacılar bu özelliğe, toplumda bilinen “altı derece uzaklık” fikrine atıfta bulunarak “küçük dünya” adını verdiler ve bunun birçok ağ türünün ayırt edici bir özelliği olduğunu öne sürdüler; yani A noktasından Z noktasına çok hızlı ve kolayca ulaşmak mümkündür.

Watts ve Strogatz makalesi, bir yıl sonra Albert-László Barabási ve Réka Albert tarafından yayımlanan ilgili makale (1999) ile birlikte günümüzde “ağ bilimi” olarak bilinen araştırma alanında gerçek bir çığır açtı. Ağ bilimi, bireylerden oluşan bir sosyal ağ gibi, temel bileşenlerden oluşan birbirine bağlı sistemlerin incelenmesine odaklanır. Bu araştırma alanı o zamandan beri muazzam bir şekilde büyüdü ve “kolektif davranışlar” hakkındaki görüşümü-zü geliştirmek amacıyla sosyal, biyolojik ve teknolojik sorunları çözmek üzere yeni teknikler uygulanmaktadır. Bu fikirler beyin bilimi araştırmalarında da etkisini gösterdi ve araştırmacılar çok geçmeden verilerini incelemek için ağ bilimi tekniklerini uygulamaya başladılar. Bu durum özellikle, çeşitli deneysel koşullarda beyindeki aktiviteyi ölçmek için manyetik rezonans görüntüleme (MRI) tarayıcılarını kullanan insan nörogörüntülemesinde geçerliydi. Ağ bilimi, beyin verilerini ele almak için geniş bir analiz araçları yelpazesi sunar. Çerçeve, her şeyden önce araştırmacıları sinir sistemini ağ düzeyindeki özellikler açısından kavramsallaştırmaya

teşvik eder. Bu, tekil parçaların (beyin bölgeleri veya diğer benzer birimler) önemli olmasına rağmen, kolektif veya sistem çapındaki özelliklerin hedeflenmesi gerektiği anlamına gelir.

SİNİRBİLİMİN AÇIKLAMALARI

Sinirbilim şu temel soruya yanıt arar: Beyin davranışı nasıl üretir?⁶ Genel olarak üç tür çalışma vardır: Lezyon, aktivite ve manipülasyon. *Lezyon* çalışmaları, doğal olarak oluşan yaralanmalardan da yararlanarak (tümörler ve damar hasarları gibi) veya insan dışı hayvanlarda cerrahi müdahalelerle hassas lezyonlar oluşturarak bu hasarların üzerinde daha iyi bir kontrol sağlayıp onların hangi davranışları etkilediğini araştırır. Bu tür lezyonlardan ne tür davranışlar etkilenir? Hasta belki görsel bilgiye eskiden olduğu gibi dikkat edemeyebilir veya bir uzvunu hareket ettirmekte zorluk çekebilir. *Aktivite* çalışmalarında ise beyin sinyalleri ölçülür. Klasik teknik, ilgili dokuya mikro elektrot yerleştirerek nöronların yakınındaki elektriksel sinyalleri ölçmektir (nöronun kendisinden de sinyal ölçümü mümkündür ancak bu deneyler teknik olarak daha zorludur). Voltaj değişiklikleri, elektrotun ucuna en yakın nöron(lar)ın durumunda bir değişiklik olduğunu gösterir. Bu değişikliklerin hayvan davranışıyla ilişkisini anlamak, bu değişikliklerin davranışlara nasıl katkıda bulunduğuna dair ipuçları verir. *Manipülasyon* çalışmalarında ise sinyaller bastırılarak veya güçlendirilerek beynin durumu doğrudan değiştirilir. Yine amaç, duyuların ve eylemlerin nasıl etkilendiğini görmektir.

Sinirbilim çalışmaları inanılmaz derecede çeşitli olsa da bunları özetlemenin bir yolu şudur: “X alanı veya devresi Y davranışında *yer alır*” (devre, bir grup alan anlamına gelir). Bir lezyon çalışması, korteks alanı sayılan insulanın ön tarafında hasar

olan hastaların sigarayı kolayca bırakabildiğini ve sigaraya sonradan tekrar başlamadıklarını (nüksetmediğini) gösterebilir; bu da bizi insulanın sigara bağımlılığında kritik bir nöral yapı olduğuna sonucuna götürür (Naqvi et al. 2007). Neden? Elbette sigarayı bırakmak genelde zordur. Ancak kişinin ön insulasının işlevini yitirmesi durumunda bunun kolay olduğu ortaya çıkar. Bu nedenle, bu bölgenin işleyişi bozulmadan kaldığında bir şekilde bağımlılığı teşvik ettiğini varsaymak mantıklıdır. Fonksiyonel MR kullanarak yapılan bir aktivite çalışmasında, katılımcılar yüz içermeyen resimlere (çeşitli sandalye, ayakkabı veya diğer nesne türlerinin resimleri) baktıklarına kıyasla yüz resimlerine bakarken onların görsel kortekslerinin bazı kısımlarında daha güçlü sinyaller gözlemleyebilir. Bu, görsel korteksin bu bölümünün yüz algısı için önemli olduğunu düşündürebilir. Maymunlarda prefrontal kortekste aktiviteyi artıran bir manipülasyon çalışmasında, görsel bilgiye iyice dikkat etmeyi gerektiren görevlerde performans artışı gözlemlenebilir.

Çoğu bilimsel dergi, yazarların çalışmalarının önemini daha geniş bir kitleye özetledikleri “önemli hususlar” bölümlerini zorunlu tutar. Önceki paragraftaki örneklerle bakarsak, yazarlar şöyle bir şey söyleyebilirler: (1) İnsula, uyuşturucu kullanmayı bilinçli olarak istemede ve nüksetmeye yol açan karar verme süreçlerinde *rol oynar*; (2) Fusiform girus (yüzlere güçlü tepki veren görsel korteksin belirli bir alanı) yüz algısında *yer alır*; (3) Prefrontal korteks, zorlu ve dikkat gerektiren görevlerde performansı *artırır*.

Yukarıdaki örnekler öylesine verilmedi; hepsi de oldukça saygın bilimsel dergilerde yayınlanmış önemli çalışmalardır. Bunlar titiz deneysel çalışmalar olmasına rağmen, altta yatan mekanizmalar hakkında tam olarak bilgi vermiyor.⁷ Aslında, alanla ilgili hakemli makaleleri tararsanız, yukarıdaki (Şekil 1.2) “rol alır”, “yer alır” ve “artırır” gibi sözcükler de dâhil olmak üzere çok

sayıda *doldurucu terimle*⁸ karşılaşacaksınız, ki bunlar, “gerçek” işi yaptığını varsaydığımız süreçlerin yerine kullanılmaktadır. Bunun nedeni, sinirbilim çalışmalarının genellikle beyni davranışa bağlayan alta yatan mekanizmaları yeterince belirlememesi veya hatta güçlü bir şekilde sınırlamamasıdır.

Bilim insanları, inceledikleri olguları (fenomen) destekleyen mekanizmaları keşfetmeye çalışırlar. Peki, *mekanizma* tam olarak nedir? Filozof William Bechtel’den alıntı yaparsak, “Mekanizma, parçaları, işlevleri ve/veya organizasyonu sayesinde bir işlevi yerine getiren bir yapı olarak tanımlanabilir. Mekanizmanın işlevi, bir veya birden fazla fenomenden sorumludur” (Bechtel 2008, 13). Bu tanım elbette oldukça soyuttur, ancak özünde *bir şeyin nasıl gerçekleştiğini* anlatır. Bir konuda ne kadar net olursak o kadar iyi olur. Örneğin, fizikte kesinlik aslında matematiksel denklemleri içerir. Mekanizmaların ve açıklamaların her zaman bir açıklama düzeyi olduğunu unutmayın. Otomobillerdeki yanmalı motorlar hakkında tipik bir açıklama, pistonlar, yakıt veya kontrollü patlamalarla ilgili olacaktır. Söz konusu açıklama mesele bu fenomenleri parçacık fiziği açısından tartışmayacak; elektronlardan, protonlardan veya nötronlardan bahsetmeyecektir.

Yansıtır	Kodlar	Ortaya çıkarır	İndükler
Dâhil eder	Etkinleştirir	Düzenler	Sağlar
Aracılık eder	Destekler	Üretir	Teşvik eder
Modüle eder	Belirler	Biçimlendirir	Rol oynar
Katkıda bulunur	Altında yatar	Üretir	... ile ilişkilidir

Şekil 1.2 Beyin mekanizmalarının davranışları nasıl ortaya çıkardığına dair çok az şey bilindiğinden, nörobilimciler çoğunlukla söylenen şeyin içeriğini çok belirlemeyen “dolgu” fiilleri kullanır.

Kaynak: Krakauer ve diğerlerinden (2017) alınan kelime listesi.

Şu anda beyin bilimi fenomenlerinin çoğunu *anlamakta yetersiz* kalıyoruz. Bu nedenle, bir deney, örneğin klasik kaçınma koşullanması sırasında (daha önce zararsız bir uyarıcının artık bir şokun öncülü olduğunu öğrenme; bkz. 5. Bölüm) amigdalada değişiklikler olduğunu bulduğunda, hücre cevaplarının gözlenen davranışla paralel olarak arttığını görebiliriz -tepki edinimi güçlendikçe, hücre cevapları da eş zamanlı olarak artar. Bu çok önemli bir bulgu olsa da olup biteni açıklamada nispeten yüzeysel kalmaktadır. Elbette, bir dizi çalışma yoluyla amigdala aktivitesinin nasıl arttığını, azaldığını veya aynı kaldığını ayırt edebilir ve öğrenmenin de buna göre değiştiğini gösterebilirsek, altta yatan mekanizmaları kavradığımızı söylemeye daha yakın olduğumuzu söyleme hakkımız olur.

CEHALETİMİZİ KABUL EDELİM

Bugün beyin hakkında ne kadar bilgi sahibiyiz? Neden stresli olduğumuzu, fazla yemek yediğimizi veya yeni yıl kararlarımızı za sadık kalamadığımızı açıklayan yeni keşiflerle ilgili haberler medyada eksik olmuyor. Her yerde bulunan ve beyin biliminden elde edildiği iddia edilen bilgilerle dolu kişisel gelişim kitaplarını saymasak, beyin ve davranış üzerine yazılmış genel okuyucuya hitap eden kitaplar son derece popülerdir. Ayrıca, yüksek lisans ders kitaplarının boyutuna bakılırsa (bazıları kaldırılması bile zordur), mevcut bilgi derin bir kuyudur.

Gerçekte oldukça az şey biliyoruz. Bildiklerimiz devede kulak.

Örneğin, önde gelen sinirbilimcilerin şu ifadesini ele alalım: “Yüzyıllardır beyin-davranış ilişkileri üzerine yapılan çalışmalara rağmen, birçok beyin bölgesinin işlevlerinin net bir şe-

kilde açıklanması, bu bölgelerin farklı davranışsal işlevlerde yer almasını açıklamakta yetersiz kalmaktadır” (Genon et al. 2018, 362).⁹ Kaliforniya Teknoloji Enstitüsü’nde tanınmış profesörler olan Ralph Adolphs ve David Anderson, *The Neuroscience of Emotion (Duyguların Sinirbilimi)* adlı kitaplarında cehaletimizin boyutu hakkında net bir tanımlama yapmışlardır:

Bir arabanın hareket edip etmediğini ve ne kadar hızlı hareket ettiğini hız göstergesini “görüntüleyerek” tahmin edebiliriz. Bu, bir otomobilin nasıl çalıştığını anladığımız anlamına gelmez. Sadece işlevselliğinin bir yönüyle kuvvetli bir korelasyona sahip ölçebileceğimiz bir şey bulduğumuz anlamına gelir. Tıpkı hız göstergesi örneğinde olduğu gibi, amigdaladaki (veya beynin herhangi bir yerindeki) aktiviteyi görüntülemek (ölçmek), daha fazla bilgi yoksa, bize nedensel mekanizma hakkında hiçbir şey söylemez ve yalnızca bir duygu ile ilişkili olabilecek bir “işaretle-yici” sağlar (Adolphs ve Anderson 2018, 31).

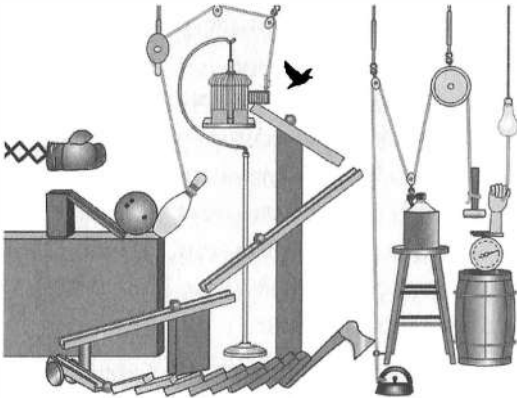
Bu yazarlar duygu ve beyinle ilgili ne bilindiğini tartışıyor olsalar da yaptıkları özetin daha genel olarak sinirbilim için de geçerli olduğunu söylemek yanlış olmaz; beyin ve davranış bilimi hâlâ (çok) erken aşamadır.

Bilimsel bilgi ile bunun medya tarafından nasıl yansıtıldığı arasındaki boşluk -hayır, uçurum- gerçekten de oldukça büyük. Bu durumla sadece muayenehanede bulunan popüler bir dergide değil, *The New York Times* veya *The Guardian* gibi ciddi gazetelerde de karşılaşabiliriz. Bu sorun, özellikle klinik veya tıbbi ağırlıklı olanların çoğu olmak üzere, bilim iletişimi kitaplarının çoğunda bile bulunmaktadır.

BİYOLOJİDE MEKANİZMALAR VE KARMAŞIKLIK

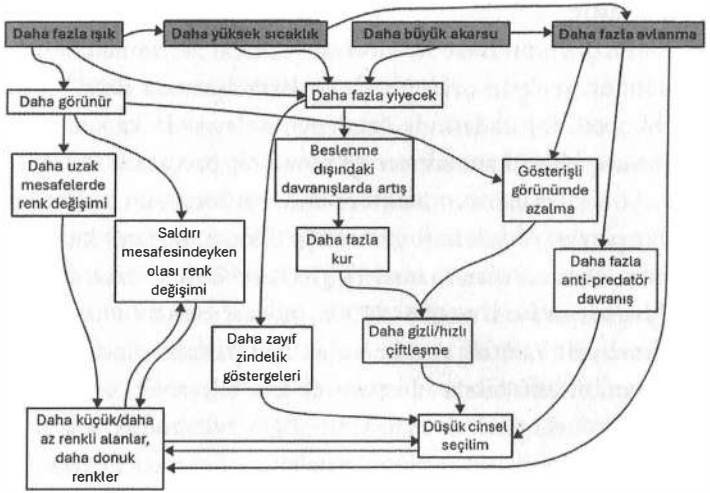
Bir şey nasıl çalışır? Yukarıda tartışıldığı gibi bilim bu soruya *mekanizmaları* çözmeye çalışarak yaklaşır. Eski, karmaşık bir saatin nasıl çalıştığını açıklamaya benzer şekilde “makine benzeri” açıklamalar ararız. Bir Rube Goldberg aparatını (örneğin bkz. şekil 1.3) ve bunun bir ampulü¹⁰ yakmak için nasıl kullanılacağına ilişkin talimatlarla birlikte düşünün:

- Boks eldiveni harekete geçirilir.
- Eldiven bowling topuna vurur, top aşağı kayar ve lobutun düşmesine neden olur.
- Lobut düşerken kafesin kapısını açan (kuşu serbest bırakan!) bir ipi çeker ve ahşap kalasları eğerek bilardo topunun rampalardan aşağı düşmesini sağlar.
- Bilardo topu ilk bloğa çarparak tüm blokları devirecek bir domino etkisi yaratır.
- Çekiç ele çarpar, el düşer ve ipi çeker.
- Ampul yanar!



Şekil 1.3 Mekanik açıklamaya bir örnek olarak Rube Goldberg aparatı.

Yukarıdaki “açıklama” *nedensel* bir anlatım olduğu için işe yarar: yavaş ama emin adımlarla sonuca götüren bir dizi neden-sonuç adımıdır. Bu örnek yapay olsa da (kimse böyle bir ampul yakmaz) bilimin altın standardı olan bir açıklama tarzının somut örneğidir.



Şekil 1.4 Güney Amerika lepistesleri arasındaki morfolojik ve davranışsal varyasyonu etkileyen çoklu açıklayıcı faktörler, zengin ilişkiler ağını göstermektedir. İlişkilerden ikisi çift yönlüdür (bkz. paralel oklar).

Kaynak: Şekil Endler'den (1995) esinlenmiştir.

Ancak, biyolojik fenomenler genellikle karmaşık, birbirine dolanmış açıklayıcı faktör ağlarını içerir. Güney Amerika'daki akarsularda yaşayan küçük balıklar olan lepistesleri düşünün; bunlar renk desenleri dâhil olmak üzere birçok özellikleri bakımından coğrafi farklılıklar gösterir.¹¹ Biyolog John Endler, lepistesler arasındaki morfolojik ve davranışsal çeşitliliği açıkla-

mak için bir “etkileşim ağı” (Şekil 1.4) düşünmemizi önermiştir. Önemli olan etkileşimlerin ayrıntılarına odaklanmak değil, var oldukları gerçeğidir. Görünüşte ne kadar karmaşık görünse de Endler’in ağı, biyolojik sistemlere göre “basittir”. A’nın B’yi, B’nin de A’yı etkilediği iki yönlü etkileşimleri (çift yönlü oklar) içermez (bkz. 8. Bölüm). Yine de çoğu biyolojik sistem bu şekilde organize edilmiştir.

Bu durumu Isaac Newton’un “hakikat her zaman basitlikte bulunur, şeylerin çokluğunda ve karmaşasında değil” (Mazzocchi 2008, 10) ifadesinde özetlenen anlayışıyla karşılaştırın.¹² Bu tutum, bilim kanonunun ayrılmaz bir parçasıdır ve bir tür Birinci Emir’i oluşturur. Newton, Batı düşüncesinin ve felsefesinin bir parçası olarak indirgemeciliği (bkz. 4. Bölüm) kutsallaştırmaya yardımcı olan Fransız bilgin René Descartes’in omuzlarına yaslanıyordu. Ona göre dünya, bir saat mekanizması olarak görülmeliydi. Yani bir şeyi anlamak için parçaları incelemek ve ardından bütünü tekrar oluşturmak için bileşenleri yeniden bir araya getirmek gerekir- indirgemeciliğin özü budur. Hızla yirminci yüzyılın ikinci yarısına gidelim. Kartezyen zihniyetinin başarılarını genişletme hayali biyologları büyüledi. DNA yapısının kaşiflerinden biri olan Francis Crick’in dediği gibi, “Modern biyoloji hareketinin nihai amacı, tüm biyolojiyi fizik ve kimya terimleriyle açıklamaktır” (Mazzocchi 2008, 10). Gerçekten de indirgemecilik böyledir.

Peki sinir bilimi bugün nerede? Newton’un *Principia Mathematica*’sının (muhtemelen şimdiye kadarki en etkili bilimsel başarı) başlattığı mekanistik gelenek, beyin bilimcilerinin düşünme şeklinin ardındaki önemli bir kavramsal itici güçtür. Mesela pek çok biyolog kendi konularını fizikten farklı görse de bilimsel uygulamaya mekanistik bir yaklaşım hakimdir. Elinizdeki kitap, “kolektif fenomenler”, ağlar ve karmaşıklıkla ilgili fikirler etra-

fında dolanan farklı bir düşünme biçimini benimsiyor. Kitap, beynin hakkında bildiklerimizle ilgili olduğu kadar, beyni son derece karmaşık, -hatta dolanık- bir ağ olarak nasıl düşünebileceğimizi teşvik eden bir metindir.

Yolculuğumuza başlamadan önce birkaç terimi tanımlamamız ve anatomi hakkında biraz bilgi edinmemiz gerekiyor.

ÖNÜMÜZDEKİ YOL

Merkezi sinir sistemi gerçekten de son derece ağ bağlantılıysa, o zaman biraz anatomi öğrendikten sonra, doğal olarak bir sonraki bölümün biraz *ağ bilimine* giriş bilgisini de içerecek şekilde *karmaşık sistemler* üzerine olacağını tahmin edersiniz. Ancak ben bu yaklaşımı benimsemedim. Bunun yerine amacım, beyni karmaşık, birbirine dolanık bir sistem olarak görme ihtiyacını ortaya koymaktır. Dolayısıyla, 2'den 7'ye kadar olan bölümler beyin bölgelerini oldukça izole bir şekilde ele almaktadır. Bu kısmen, okuyucunun aslında bu düşünce tarzının sınırlarını yavaş yavaş takdir edebilmesi için yapılmaktadır. Bu yaklaşım aynı zamanda pragmatiktir, çünkü sinirbilim beyin bölgelerini ayrı ayrı inceleme eğiliminde olmuştur. Dolayısıyla, bu tür bir tanımlamanın ötesine geçme ihtiyacını unutmadan, elde ettiğimiz bilgiyi bir başlangıç noktası olarak kullanacağız.

Karmaşık sistemleri tartışan 8. Bölüme geçmeden önce yol boyunca birkaç durağımız olacak. Hedef bölge etrafında nasıl yön bulacağımızı ve genel organizasyonunu öğrenmemiz gerektiği için bazı nöroanatomi bilgileriyle (2. Bölüm) başlıyoruz. 3. Bölümde, bir hayvanın kendini savunmasına ve hayatta kalmanın temel bileşenleri olan ödül aramasına izin veren varsayımsal bir “minimal beyin” fikrini açıklıyorum. Duyular, basit sensör-mo-

tor devreler aracılığıyla eylemlere nasıl yol açar? Eylem esnekliğinin, duyuşal ve motor bileşenlerin ayrılmasını gerektirdiğini göreceğiz. 3. Bölümün hedefleri iki yönlüdür. Birincisi, sizi bazı beyin bölgeleri/sektörleri ve bunların katkıda bulundukları işlevlerin bir kısmıyla tanıştırmayı amaçlamaktadır. (Önceki cümlelerin dilbilimsel yapısı-”katkıda bulundukları işlevler”- zayıf görünebilir, ancak bu, sözünü edeceğim merkezi bir kavrayışın sonucudur: Bölgeler, genel olarak izole işlevlere sahip değillerdir, işlevlere katkıda bulunurlar.) Burada benimsenen görüşe göre, ikinci amaç, bir beyin bölgesinin işinin, çok bölgeli devreler bağlamında konumlandırılması gerektiğini göstermektir: Bir beyin bölgesi, diğer alanlarla birlikte ne yapar? Bir bakıma, bazı işlevlerin bir parçası olarak R1, ..., R4 bölgelerini tartışırken (3. Bölümde anlatılan tehditlerden kaçınma gibi), diğer alanları tartışmamaya kararı oldukça keyfidir. R5, R6 ve diğer bölgelerinin rollerini tartışabilirdik. Bunu yapmayışımızın temel nedenlerinden biri, sinirbilimcilerin ellerindeki araçların sınırlılıklarıdır; bu araçlar, büyük ölçekli, dağıtılmış sistemleri araştırmak için (teknikler hızla gelişse de bkz. 12. Bölüm) uygun değildir. Nihayetinde, çok miktarda gri madde bileşeniyle ilgili kolektif hesaplamalar hakkında hâlâ çok az şey biliyoruz.

Fonksiyon kavramı tartışmamızın merkezinde olduğundan, 4. Bölüm tamamen bu fikrin açıklanmasına ayrılmıştır. Çünkü bu, (amigdala duygu veya korkuyla ilgilidir örneğinde olduğu gibi) “tek bir alanın tek bir işlevi vardır” şeklindeki düşünme eğilimi nedeniyle önemlidir. Buna karşılık, 4. Bölümde belirli bir beyin bölgesinin her zaman birden fazla işlevde nasıl yer aldığı, yani *işlevsel bir repertuar* sergilediği anlatılmaktadır. Eğer öyleyse, beyin alanlarını nasıl ele almalıyız?

5’ten 7’ye kadar olan bölümlerde, çok çalışılan birkaç bölgeyi tarihsel arka planı da sunarak, nispeten izole bir şekil-

de tartışıyorum. Bu anlatım, daha sonra bunların geniş boyutlu ağlarını derinlemesine incelememize izin verecek temel bilgileri sağlayacaktır. 8. Bölümden 11. Bölüme kadar olan kısmın, beyni ve davranışı daha derinlemesine anlamak için ağları tamamen benimsememize nasıl ihtiyaç duyduğumuzu gösterebilmek için bir bütün olarak çalışılması amaçlanmıştır. Dolayısıyla, 5'ten 7'ye kadar olan bölümleri okurken, belirli bir beyin bölgesi (örneğin striatum) ve "işlevlerinden" bazıları tartışılırken bu hususları aklınızda tutun. 11. Bölümde her şeyi bir araya getirebileceğimiz ve nöral süreç ve mekanizmaların bölgesel sınırlarla kısıtlı olmadığını görebileceğimiz noktaya ulaşıyoruz. Örneğin, beyinde "ödül" bulunduğu sınırları belli bir yer yoktur; bunun yerine, ödülle ilgili süreçler ve mekanizmalar beynin birçok kısmını kapsar. Son olarak 12. Bölüm, önceki bölümlerde ele alınan bazı temel temaları yeniden ele alarak yolculuğumuzu sonlandırıyor.

Kitabın adında geçen ve birbiriyle ilişkili birçok fikri çağrıştıran "dolanık" kelimesini ele alalım. Bu kelimeyi kullanarak kabaca ifade etmek istediğim şey, birbirine karışmış ancak yeterli zaman ve sabır varsa ayrıştırılabilen iplikler gibi bir şey *değil*. Aktarmak istediğim anlam "entegre" kelimesine daha yakın, ancak tek bir kelime kitaba nüfuz eden genel temanın hakkını vermiyor- örneğin, arabalar son derece entegre sistemlerdir, ancak iyi tanımlanmış işlevlere sahip parçalarla tasarlanmıştır. Bunun yerine, ifade etmek istediğim "*dolanık*"lık kavramı, karmaşık bilişsel-duygusal davranışları destekleyen koalisyonlar hâlinde dinamik olarak bir araya gelen beyin parçalarından oluşur; koalisyonlar, işlerini ortaklaşa yapan parçalardan oluşurlar.

BİRAZ ANATOMİ ÖĞRENMEK*

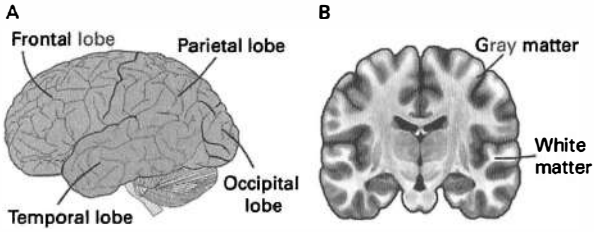
Anatomi bilmeden beyin hakkında fazla bir şey söyleyemeyiz. Nesnelerin nerede olduğunu bilmek ve neyin neye bağlı olduğunu anlamak, işlevi deşifre etmek için başlangıç noktalarıdır; bu nedenle kendimizi nöroanatominin temellerine alıştırmamız gerekir. Bu temellere alışmada ezber önemli olsa da bazı genel anatomi ilkelerini anlamak şarttır.

Bu anlayıştan uzak kalmamak gerekir. Gerçekten de anatomi biraz sıkıcı olabilir, ancak beyinde gezinebilmek için temel nöroanatomiyi bilgisine ihtiyacımız var. Bu bölüm, nöroanatomiyi çok kısa bir genel bakış sunarak temel bilgilere aşina olmayan okuyuculara yardımcı olacaktır; temel nöroanatomiyi bilgisi olanların bu bölümü yüzeysel olarak gözden geçirmesi yeterli olabilir. Anatomi ve işlev birbirinden asla uzak değildir ve aşağıdaki tartışmanın bir kısmı yapı (beyin dokusu) ve işlev (davranış) arasındaki ilişkiyi anlamaya yönelik kavramsal konulara tahsis edilecektir; “biyolojinin aksiyomu”, “yazılıma kısa bir yolculuk” ve “bölgeler değil ağlar hakkında düşünmek” başlıklı alt bölümler nöroanatomiyi aşina olanların da ilgisini çekecektir.

İnsan beynini düşündüğümüzde, aklımıza ilk gelen şey kortektir; yani beynin çıkıntılar ve girintilerle kaplı dış kabuk bölgesi (Şekil 2.1a). Beyin dilimlendiğinde ve nöronların varlığını göstermek için uygun şekilde boyandığında, korteksin yoğun şekilde

* Çeviri: Mustafa Bilici.

paketlenmiş hücrelerden oluşan ince bir kabuk olduğunu görürüz (Şekil 2.1b). Gerçekten de korteks, bir ağacın gövdesinin ve dallarının dış kısmını kaplaması gibi, beyni bir kabuk gibi sarar.



Şekil 2.1 İnsan beyni. (A) Yandan görünüm beynin dört ana bölümünü (*lob*) göstermektedir. Daha koyu izler sulkus adı verilen girintilerdir. (B) Korteks, "gri madde" (*Gray matter*) olarak adlandırılan en dış kısımdır ve kabaca üç milimetre kalınlığındadır. "Ak madde" (*White matter*) olarak adlandırılan beyaz kısımlar, beynin bölümlerini anatomik olarak birbirine bağlayan sinir liflerini (nöral ağlar) içerir.

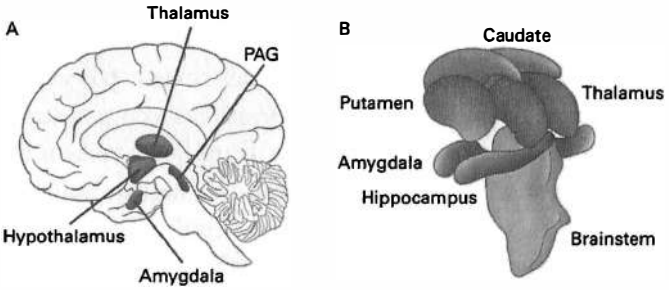
İnsanlarda ve diğer bazı memelilerde korteks düz değil, oldukça kıvrımlıdır; korteksi yufka gibi açsaydık büyük bir pizza büyüklüğünde olurdu, bu yüzden girintili ve çıkıntılı yapı büyük bir beynin kafatasının içinde kolayca paketlenmesine yardımcı olur. Mikroskobik olarak korteks, tıpkı iki kat pasta kreması ile dönüşümlü olarak üç kat hamurdan oluşan milföy tatlısı gibi hücresel karmaşıklık düzeyi değişen ince katmanlı bir yapıya sahiptir. İlk bakışta korteks her yerde aynı görünse de bazı beyin bölgelerinde üç, bazı bölgelerde ise altı adet fark edilebilir hücre katmanına sahip olabilir. Bazı beyin bölgelerinde alt kortikal katmanlar da fark edilebilir ve böylece daha fazla sıkılaştırma sağlanabilir. Sonuçta korteksin kalınlığı beynin her yerinde aynı olmayıp iki ila üç milimetre arasında değişkenlik gösterir. Ancak

katman sayısı ve diğer özellikleri önemli ölçüde farklılık göstermesine rağmen, beynin ön ya da arka kısmında, üstünde ya da altında da olsa korteks nispeten aynı yapıdadır.

Beyin iki temel doku türü içerir. Gri madde, sinir sisteminin temel işlem unsurları olduğu düşünülen nöronların yanı sıra hücresel ortamı destekleyen ve koruyan ve muhtemelen henüz tam olarak anlaşılmamış yollarla nöronal işlevlere katkıda bulunan diğer bazı önemli hücre türlerini içerir. Beyaz madde, nöronların akson olarak adlandırılan hücre uzantılarını ve hem beyin bölgeleri içinde hem de bu bölgeler arasında iletişim yolları (nöral ağlar) görevi gören sinir liflerini içerir. Bu sinir liflerinin çoğu, elektriksel olarak yalıtkan görevi gören, aksonlar boyunca sinyal iletiminin hızlı olmasını sağlayan ve beyaz maddeye rengini veren bir madde olan miyelin kılıf ile sarılmıştır. Aşağıda nöronlar ve aksonların yanı sıra aksonlara benzeyen dendrit denen uzantıları da inceleyeceğiz.

Beyinden bir kesit alırsak, derinlerde yer alan ve çeşitli şekillerde korteksin altında yuvalanan hücre kümelerini görebiliriz. Korteks esasen dış yüzeyde ince bir nöron tabakası, daha doğrusu, birbirinin üzerine yığılmış birden fazla nöron tabakası içerirken, korteksin alt kısmı (subkorteks) tamamen farklıdır. Bilmeyenler için iki boyutlu bir kesit, subkortikal bölgelerin yapısına dair çok az ipucu verir, çünkü bu bölge tuhaf şekilli doku kütleleriyle doludur (Şekil 2.2). Tam da bu noktada nöroanatomistlerin hayal güçleri, beyindeki yapıları isimlendirmenin zorluğuyla çılgına dönmüştür. Bu yapıların isimleri muhtemelen tıp öğrencileri için sınavlardan önce büyük bir kâbus yaratmaktadır. Yunanca ve Latince bilgisi bu isimleri öğrenmede işe yaramaktadır; çünkü hipokampus (denizati şekliyle), amigdala (badem şekliyle), kaudat (kuyruğa benzediği için) ve substantia nigra (siyah yapısı nedeniyle) gibi isimlendirmeler Latince ve Yunaca

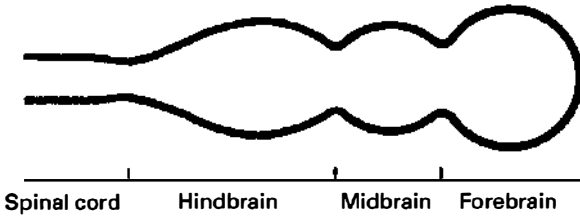
kökenlidir. Anatomistlerin hayal güçleri isimlendirme için yetmediğinde, bu sefer bölge kimyasal olarak boyandığında oluşan renge göre adlandırılır.



Şekil 2.2 Subkortikal beyin bölgeleri. (A) Beynin ortasından geçen kesit bazı subkortikal bölgelerin konumunu göstermektedir (PAG: periaquaduktal gri madde). (B) Bazı önemli yapıların çizimsel gösterimi. Kitap boyunca uzun uzun tartışılan striatumun iki bölümü olan kaudat ve putamen görülmektedir.

Beyin dokusunun kesitleriyle elde edilen görüntülerin karmaşıklığına rağmen, embriyolojik olarak sinir sisteminin nasıl oluştuğu göz önüne alındığında beyin organizasyonu daha iyi anlaşılabilir. Sinir sisteminin tamamı, nöral tüp adı verilen ve kelimenin tam anlamıyla silindir şeklinde olan bir yapıdan kaynaklanır. Embriyonik gelişimin bir aşamasında, başlangıçta oldukça düzenli olan bu tüp, üç yerinden kıvrılır ve dört bölmenin ayırt edilebileceği şekilde bombeleşir (Şekil 2.3). Bu bölümler ön beyin (*forebrain*), orta beyin (*midbrain*), arka beyin (*hindbrain*) ve omurilik (spinal kord). Son üç bölümün korteksi yoktur; ilk yapı olan ön beyin hem korteks hem de daha sonra öğreneceğimiz birkaç subkortikal yapıyı oluşturur. Ön beyinden hem korteks hem de subkorteksin gelişmesi kafa karıştırıcı gibi görünse de bu

durumun rasgele bir şekilde oluşmadığını unutmamak gerekir. Çünkü embriyolojik olarak hem korteks hem de subkorteks, nöral tüpün ön beyin deneni bölümünden kaynaklanır. Embriyo şekil değiştirdikçe, çoklu parçaları tanımlamak için farklı isimlere ihtiyaç duyulur. Bu parçalar olgun bir duruma evrildikçe, ön beyin hem dıştan korteksi hem de iç yapıların bulunduğu uperiors oluşturur.



Şekil 2.3 Embriyonik beyin bölümleri, yetişkin beyninin bölümlerini oluşturan kısımları göstermek için işaretlenmiştir. Örneğin, en sağdaki bölüm (ön beyin ya da forebrain), tüm korteks ve ön beyin bölgelerini ve orta beynin üzerinde klan tüm subkortikal yapıları oluşturur.

BEYNİN DIŞ KABUĞU: KORTEKS

Korteks baştan sona oldukça düzenli bir yapıya sahip olsa da onu daha iyi anlayabilmemiz için alt bölümlere ayırmamız gerekecek kadar büyüktür (bkz. Şekil 2.1). Ana bölümleri, komşu oldukları kafatası kemiklerine göre adlandırılır: oksipital, kafatasının arkasında; temporal, şakakların yakınında ve kafatasının yan tarafında; pariyetal, kafatasının arkasına doğru yan ve üst kısımda ve frontal, kafatasının ön kısmının etrafında konumlanmıştır. Korteksin diğer iki kısmı yüzeyden görülemez; bu kısımları görmek

için iç taraftan bakmak gerekir: her bir beyin yarımküresinin (beyin iki yarıdan ya da yarımküreden oluşur) orta kısmı boyunca uzanan singulat (bkz. Şekil 6.1) ve insula (bkz. Şekil 6. 6), frontal ve pariyetal kortekslerin uzantıları tarafından gizlenmiştir (insula ismi “ada” kelimesinden gelmektedir ve gerçekten de korteksin bu kısmı pariyetal, temporal ve frontal kortekslerin içinde bir ada gibidir). Son olarak, superior (üst) hemisferlerin medial (iç) duvarına yakın (dokunmaya en yakın oldukları yerde) bir şekilde konumlanan basit tabakalı bir diğer kortikal yapıdır.

Korteks genellikle insan beynine özgü gibi görülse de tüm memeli beyinlerinde bulunur. Ayrıca ilginç bir şekilde, oldukça küçük olmasına rağmen, bazı sürüngenlerin ön beyinlerinin bazı kısımlarında da kortikal yapılar görülmektedir. 9. Bölümde tartışıldığı gibi, balıklar, amfibiler ve kuşlar memelilerdeki korteksi içeren bölümlere benzer beyin bölümlerine sahiptir. Temel anlamda, korteksi “korteks” yapan şey katmanlı bir yapı içermesidir. Sadece memelilerde bulunan altı katmanlı korteks, bazı sürüngenlerde bulunan üç katmanlı korteks ile benzerlik göstermektedir. Gerçekten de üç ve altı katmanlı kortekste ortak unsurların, temel omurgalı iskeletindeki ortak kemik setine çok benzediği öne sürülmüştür: “Tıpkı elin evrimsel baskılarla ön ayak parmaklarından köken alması gibi, temel kortikal mikro devrenin elemanları da kortikal evrim sırasında gelişerek bugünkü korteksi oluşturmuştur” (Shepherd 2011, 44). Canlıların özelliklerindeki bu tür ortaklıklar “homoloji” olarak adlandırılır, yani canlıların ortak bir evrimsel atadan kaynaklandıkları anlamına gelir. Bununla birlikte, sürüngenlerin ve memelilerin 300 milyon yıldan daha uzun bir süre önce birbirinden ayrıştığını unutmayın! Ancak bu konuyu burada fazla uzatmayalım, çünkü omurgalı beyninin evrimini 9. Bölümde daha ayrıntılı olarak tartışacağız.

İnsan korteksindeki katmanlaşmanın heterojenliğine rağmen, bu doku tipi nispeten homojen sayılır. Eğer bilim insanları “birleştiriciler” ve “parçalayıcılar” olarak sınıflandırılısaydı, nöro-anatomistlerin çoğunun parçalayıcılar sınıfında yer alacağını söylemek muhtemelen daha doğru olurdu. Gerçekten de nöroanatomistlerin, modern bir disiplin olarak sinirbilimin kurulmasından bu yana, korteksi daha küçük parçalara ayırmaya çalışmaları şaşırtıcı değildir (1. Bölümde tartışıldığı gibi).

BİYOLOJİNİN AKSİYOMU

Cécile ve Oskar Vogt, 1899’da Berlin’e geldikten sonra, ilk başta insan beyninin anatomik olarak incelemek için özel bir kurum olan Nörobiyoloji Laboratuvarı’nı kurdular. Cécile Vogt, tüm Kayzer Wilhelm Beyin Araştırmaları Enstitüsü’ndeki Nörobiyoloji Laboratuvarında çalışan iki kadından biriydi. Prusya’da (1701’den itibaren başkenti Berlin’di), Birinci Dünya Savaşı’nın sonuna kadar, kadınlara bilimsel kariyer yapma imkanının verilmesi bir yana, düzenli üniversite eğitime erişim hakkı bile tanınmıyordu. Ancak Cécile doktora derecesini Fransa’dayken almış ve serebral hemisferlerde miyelinleşme üzerine çalışmıştı. Vogt’lar 1899’dan 1959’a kadar, başlangıçta yalnızca özel muayenehanelerinden elde ettikleri gelir ve 400 yıllık bir Alman hanedanı olan Krupp ailesinin desteğiyle bilimsel bir işbirliği yaptılar.¹ Nörobiyoloji Laboratuvarı kurulduktan iki yıl sonra Korbinian Brodmann (Bkz. 1. Bölüm) gruba katıldı ve yeni bir hücre işaretleme yöntemiyle boyanmış kesitler kullanarak serebral korteks hücreleri üzerinde sistematik bir çalışma yapmaya başladı.²

Cécile ve Oskar Vogt ile onların laboratuvarında ayrı ayrı çalışan Brodmann, serebral korteksin bir haritasını çıkarmaya ça-

lısan ilk anatomist dalgasının bir parçasıydı. Nöronlar çeşitlidir ve hem şekil hem de boyuta göre çeşitli sınıflara ayrılabilir. Araştırmacılar, potansiyel sektörler arasındaki sınırları tanımlamak için bu özelliklerin yanı sıra dağılım ve yoğunluktaki uzamsal farklılıkları da kullandılar. Bu şekilde, Brodmann korteksi yarım küre başına yaklaşık 50 bölgeye ayırmıştır.³ Buna karşılık Vogts, her biri kendine özgü sitoarkitektonik örüntüye (yani hücreyle ilgili organizasyona) sahip 200'den fazla bölge olabileceğini düşünmüştür. Brodmann'ın haritası en çok tutulan ve akılda kalan haritadır ve günümüzde öğrenciler ve araştırmacılar kortikal bölümlere hâlâ onun haritasını kullanarak atıfta bulunmaktadır. O zamanlar kortikal bölgelerin işlevleri hakkında nispeten az şey bilinmesine rağmen Brodmann, bölümlemesinin “zihnin organlarını” tanımladığına inanıyordu, zira her kortikal alanın belirli bir işlevi yerine getirdiğine ikna olmuştu. Gerçekten de Vogts'un laboratuvarına katıldığında, Vogts onu “sitoarkitektonik olarak tanımlanmış farklı alanlar belirli fizyolojik tepkilerden ve işlevlerden sorumludur” şeklindeki ana tezleri ışığında korteksin organizasyonunu anlamak için çalışmaya teşvik etmişti.

Vogts ve Brodmann'ın izlediği yolda derin bir mantık vardır. Aslında bu mantık, biyolojide bir aksiyom olmaya yaklaşan bir fikirdir. Yani işlev yapıya bağlıdır, öyle ki korteksin yapısal olarak farklı olan hücre tipleri, hücre düzenlemeleri ve hücre yoğunluğu farklı işlevleri yerine getirmektedir. Araştırmacılar böylece altta yatan mikroanatominin ayrıntılı bir karakterizasyonundan işlevin nasıl uygulandığının anlaşılmasını sağlayabileceklerine inanıyorlardı. Gerçekte araştırmacılar korteksin işlevsel birimlerini arıyorlardı. Daha net sınırlara sahip olan vücudun diğer organlarının aksine, korteksin potansiyel alt bölümleri superior düzeyde kolayca görülemez. Yirminci yüzyılın ilk yarısında birçok nöroanatomistin temel hedeflerinden biri bu tür “kortikal

organları” çözmekti. Bu hedef günümüzde de önemini sürdürmektedir. Bu araştırma programının bir sonucu olarak, tek tek beyin bölgelerinin, mesela beynin arkasındaki Brodmann’ın 17. Bölgesinin, görsel duyuşal uyanların işlenmesi gibi özel mekanizmalara sahip olduđu anlaşıldı. Bu nedenle, tek tek kortikal parçaların işleyişini anlamak hayati önem taşıyordu çünkü korteks beynin nasıl çalıştığını anlamak için mekanistik bir birim anlamına geliyordu.

Vogts’un tanımladığı 200’e yakın bölgesi olan beyin haritası, bilim camiası tarafından yaygın olarak benimsenmemiş olsa da hücreşel ve işlevşel verileri açıkça karşılaştırdığı için, yaklaşım tarzı Brodmann dâhil çağdaşlarının çoğundan açıkça daha üstündü. Araştırmacılar hastalarda ve maymunlarda (kediler üzerinde de çalışmışlardır) elektrofizyolojik çalışmalar yapmışlar ve yapışal olarak tanımlanmış alanların işleyişini netleştirmek için elde edilen sitoarkitektonik ve işlevşel sonuçları karşılaştırmışlardır (Vogt ve Vogt 1926; Amunts ve Zilles 2015). Elbette, o zamanın elektrofizyolojik yöntemleri oldukça kabaydı ve hangi davranışların üretildiğini gözlemlemek için düşük yoğunluklu elektrik stimölasyonu kullanmaktan ibaretti (bkz. 5. Bölüm). O zamanki teknikler birçok öncü gözlem üretmiş olsalar da öğrenilebilecekleri ciddi ölçüde sınırlamıştır; buna rağmen bu teknikler bugün sinirbilime ilham vermeye devam eden son derece gelişmiş bir kavramşal çerçeve olarak ilham vermeyi sürdürmektedir.

YAZILIMA KISA BİR YOLCULUK

Biyolojinin “farklı yapı farklı işlev anlamına gelir” şeklideki aksiyomunu, biyoloji dışındaki kavramlar bağlamında yeniden ele alalım. Bilgisayarın 1940 ve 1950’lerdeki gelişimi, “yazılım” ve

“donanım” da dâhil olmak üzere önemli yeni anlayışlara yol açmıştır. Yazılım, birlikte bazı algoritmaların nasıl hesaplanacağını belirleyen bir dizi temel talimat veya komut anlamına gelir. Örneğin, $2 \times 3 \times 5 \times 67$ olarak yazılabilen 2010 gibi asal olmayan bir sayının çarpanlarına ayrılması gibi. Alan Turing, 1936 yılında yayınlanan çarpıcı bir makalesinde, algoritmik olarak hesaplanabilen her şeyi hesaplayabilen hayali bir makine tasarladı. Elbette bu tasarı herhangi bir bilgisayar donanımı inşa edilmeden önceydi. İkinci Dünya Savaşı sırasında Turing de dâhil İngiliz şifre kırıcıların şifreli Alman mesajlarını okumalarına yardımcı olmak için yaratılan Colossus da dâhil olmak üzere ilk bilgisayarlar 1940’larda icat edildi (çoğumuz bugün bu bilgisayarları bir müzede tanıyamayacak olsak da).

Turing’in yanı sıra matematikçi Alonzo Church, tüm zamanların en önemli mantıkçılarından biri olan Kurt Gödel ve modern bilgisayarların temel mantık mimarisini tasarlamasıyla ünlü John von Neumann’ın fikirleri, hem sinir sistemi gibi doğal sistemlerde hem de yapay sistemlerde “hesaplama” kavramını anlamaya çalışan filozoflar ve bilim insanları üzerinde derin bir etki yaratmıştır. “Zihin felsefesi” olarak adlandırılan yeni alanda ortaya çıkan etkili bir çerçeve, zihinsel durumların fiziksel olarak nasıl uygulandıklarına göre değil, işlevsel rollerine göre tanımlandığını ileri süren işlevselcilikti. Dolayısıyla bir “zihin”, uygun hesaplamaları gerçekleştirdikleri sürece, çeşitli fiziksel sistemler ve hatta muhtemelen bilgisayarlar tarafından örneklendirilebilir. İşlevselciliğe göre, insan beyni zihinsel işlevleri yerine getirebilen muhtemelen birçok fiziksel aygıttan biridir. En azından teoride.

Bu anlatılanların bir kısmı size felsefe gibi geliyorsa, öyledir. Ta ki öyle olmadığı gösterilene kadar. Günümüzde sinirbilim tam da bu sorularla yüzleşmektedir: Farklı yapısal özellikler (örneğin, farklı şekillerdeki nöronlar) yürütülen işlevleri ne öl-

çüde etkiler? Hangi koşullar altında farklı yapı organizasyonları benzer hesaplamalara yol açar? Bu sorular böyle devam eder. Bir örnek verirsek, kuş beyni memelilerin beyninden oldukça farklı şekillerde organize edilmiştir. Kuşlarda bir korteks bulunmamasına rağmen, bu iki omurgalı grubunun dorsal ön beyni, farklı şekilde uygulanan benzer hesaplama ilkelerini takip ediyor gibi görünmektedir (Dugas-Ford ve Ragsdale 2015). Bu örnek, farklı yapı farklı işlev görür görüşünü çürütür.

Devam etmeden önce, beyinde yukarı, aşağı, öne ve arkaya gitmemizi sağlayan birkaç yönelim terimini tanımlayalım. Yukarı ve aşağı için uygun terimler “superior” ve “inferior”dur, ancak “dorsal” ve “ventral” de buna uygun olarak kullanılır. Beynin arkası keyfi olarak “posterior” olarak tanımlanır, bu nedenle ön kısım “anterior”dur. Bazen bu terimlerin dikkatli kullanılması gerekir, çünkü insan beyni ana vücut eksenine göre dikey olarak yönlendirilmişken, diğer türlerde vücut eksenini yataydır (bir balığı düşünün). Ancak kitapta bu konuyu çok fazla dert etmeyeceğiz.

BÜYÜK HÜCRE KÜTLELERİ: SUBKORTEKS

Subkortikal yapıları tanımlamak bu kitabın tamamını doldurabilir. Bunun nedeni sadece bu yapılar hakkında yazılmış pek çok kitap olması değil, aynı zamanda her bir subkortikal yapının oldukça karmaşık ve heterojen olmasıdır. Örneğin, bu yapılardan biri olan ve çoğu okuyucunun gündelik medyada birkaç kez karşılaşacağı kadar popüler bir bölge olan amigdala, en uzun eksenini boyunca en fazla 10 milimetre (mm) ve ortogonal ekseninde 6 mm olan, ortalama bir badem şeklinde bir yapıdır.

1. Bölümde belirtildiği gibi, bu kadar küçük bir yapı olmasına rağmen amigdala, yapısal olarak çeşitli nöronal tipler

ve giriş-çıkış bağlantıları göz önüne alındığında ve muhtemelen nasıl bölümlendiğine bağlı olarak bir düzineden fazla “alt çekirdek” olarak adlandırılan alt parçalara sahiptir. Bildiğimiz gibi, ön beyin hem korteksi hem de alt korteksi içerir. Subkortikal kısım beyin tabanında ve orta hatta yer alır (bkz. Şekil 2.1b ve 2.2). Talamus, hipotalamus, amigdala ve striatum da dâhil olmak üzere birçok önemli subkortikal yapı burada bulunur (ikincisi için bkz. Şekil 5.10). Zaman zaman subkortikal bir yapı olarak listelenir, ancak teknik olarak subkorteksin bir parçası değildir. Nörobilimciler diğer subkortikal alanlarla yakın ilişkisi ve basit laminer yapısı nedeniyle hipokampusu bile subkortikal bölgeye kaydırmaktadır.

Ön beynin en önemli subkortikal bölgeleri arasında beynin “iç odacığında” (Yunanca *thalamos* veya “odacık”) yer alan talamus bulunur (Şekil 2.2). Bu terim Yunan hekim Galen tarafından *De Usu Partium*’da insan beynini, kalbinde gelin odası bulunan bir Yunan evinin zemin planına benzeterek kullanılmıştı. “Talamus” terimi hâlâ kullanılsa da Galen muhtemelen günümüzde üçüncü ventrikül olarak adlandırılan bölgeyi kastetmişti.⁴ Görme, işitme, somatosensasyon ve tat alma için duyuşal çevreden gelen sinyalleri taşıyan sinir lifleri, ilgili kortikal alanlara ulaşmadan önce talamustan geçer. Örneğin, gözün retinasından çıkan lifler (yani akson demetleri) talamusun beynin arkasındaki (okspital kortekste) görsel korteksle bağlantılı bir bölümüne yönlendirilir; talamik projeksiyonları alan bu oksipital bölüme birincil görsel korteks veya “görsel alan bir” anlamına gelen V1 alanı denir. Benzer şekilde, iç kulaktan çıkan lifler, yolu boyunca bazı duraklara uğradıktan sonra, talamusun işitsel korteksle (temporal kortekste) bağlantılı kısmına ulaşır. Beynin bu kısmına birincil işitsel korteks veya “işitsel alan bir” ya da kısaca A1 denir. Ancak talamus, kortekse ulaşan duyuşal bilgiler için basit bir

“aktarma istasyonundan” çok daha fazlasıdır. Anatomistler onu hem korteks hem de çok zengin bir dizi subkortikal bölge ile karmaşık bağlantı modellerine sahip 10’dan fazla alt bölgeye ayırır. Gerçekten de ilerleyen bölümlerde talamusun temel hesaplama rolleri oynayan kortikal-subkortikal döngülerde nasıl kritik bir rol oynadığını tartışacağız.

Talamusa bitişik olarak, çizgili veya oluklu görünümü nedeniyle bu şekilde adlandırılan striatumu görürüz. Striatum makroskobik olarak, kaudat ve putamen de dâhil olmak üzere birkaç alt bölümden oluşur (Şekil 2.2 ve 2.4). Striatumun dikkate değer bir özelliği, birincil görsel korteks haricinde, basit tepkilere sahip duyuşal bölgelerden soyut süreçlere katılan frontal bölgelere kadar tüm korteksten projeksiyon almasıdır. Striatum, diğerlerinin yanı sıra, motor eylemler üzerinde doğrudan etkisi olan subkortikal bölgelere de projeksiyonlar gönderir. Aslında, tarihsel olarak, striatum ve bazal ganglionlar (ganglion veya çoğul hücre kütlesi için ganglia) olarak adlandırılan yapıyı oluşturan bitişik oluşumlar birlikte “motor sistem” olarak anlaşılmıştır. 1. Bölümde belirtildiği üzere, 1664 gibi erken bir tarihte Thomas Willis striatumu tanımlamış, şiddetli felç geçiren hastalarda bu yapının dejenerasyonuna dikkat çekmiş ve bu gözlem onu striatumu vücut hareketleriyle ilişkilendirmeye yöneltmiştir (Willis, striatumun kasları kontrol eden ruhların akışı için kanallar içerdiğine inanmaktadır).⁵ Kitap boyunca, özellikle striatumun ve daha genel olarak bazal ganglionların motor işlevlerden çok daha fazlasına nasıl dâhil olduğunu tartışacağız.

İnsanlarda merkezi sinir sistemi ön beynin altında orta beyin, arka beyin ve omuriliğe doğru uzanır. Beyin sapı sıklıkla orta beyin ve arka beyindeki geniş yapı topluluğunu ifade eder (Şekil 2.2), ancak bu terimin kullanımı yazarlar arasında her zaman tutarlılık göstermez. Adından da anlaşılacağı üzere, bu yapı

beynin geri kalanının üzerinde durduğu bir sapı andırır. Beyin sapının nispeten büyük olduğu göz önüne alındığında, tipik olarak üç sektöre ayrılır: Pons, medülla ve orta beyin (*midbrain*). Bu üç sektör oldukça karmaşık ve homojen olmaktan uzaktır ve her biri birden fazla işleve katılan düzinelerce küçük bölge veya alan içerir. Beyin sapı, nefes alma ve kalp atış hızını kontrol etme gibi temel süreçler için gerekli olan birçok devrenin, kısacası yaşamın düzenlenmesinin evidir. Aslında, üst beyin sapındaki hasar komaya ve hastaların ara sıra göz kapaklarını açabildikleri ve uyku-uyanıklık döngüleri sergileyebildikleri ancak bilişsel işlevlerden tamamen yoksun oldukları, kısmi uyarılmalı ancak gerçek farkındalığın olmadığı kalıcı vejetatif duruma (bitkisel hayat) neden olabilir. Beyin sapını etkileyen inme, hastanın tamamen felç olduğu ancak bilincinin açık olduğu “İçe kilitlenme (*locked-in*) sendromuna” da neden olabilir; bu durum, “The Diving Bell and the Butterfly” (“Dalgıç Çan ve Kelebek”) adlı kitapta birinci şahıs bakış açısıyla anlatılan yıkıcı bir durumdur. Bu kitap film olarak da popülerleşmiştir.

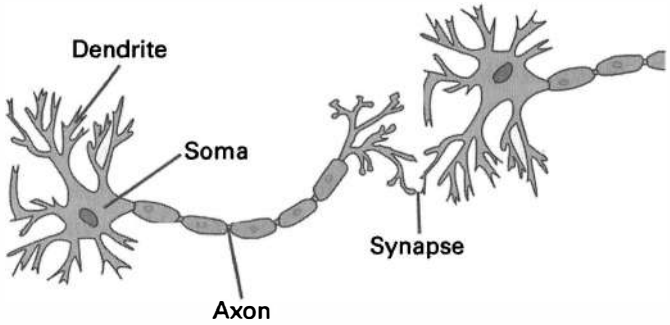
SİNİR SİSTEMİNİN ÖZELLEŞMİŞ HÜCRELERİ: NÖRONLAR

İnsan vücudunda dokularımızı oluşturan 200’den fazla hücre tipi vardır. Yetişkin bir erkek insan beyinde yaklaşık 86 milyar nöron (16 milyarı serebral kortekste olmak üzere) bulunmaktadır ve bu hücre tipinin beyin kendine özgü işlevlerinin çoğundan sorumlu olduğuna inanılmaktadır.⁶ Bu sayı popüler 100 milyar rakamının aşağı doğru yuvarlanmasıdır; bu yüzden 86 milyar rakamı, çok küçük bir hücre tipine dayandığı için revize edilebilir. Nöronlar, duyuşsal bilgileri yakalamak için özelleşmiş hücreler

(gözlerdeki ışık algılama hücreleri gibi) ve belirli uzuvları inner-ve eden ve kas hareketlerine yol açan motor nöronlar da dâhil olmak üzere çeşitli bir hücre gruplarından oluşur. Tipik bir nöronun ayırt edilebilir iki ana parçası vardır: hücre çekirdeğini içeren bir bölge ve dışa doğru uzanan bir dizi ince, tüp benzeri uzantı. Merkezi ana kısma hücre gövdesi veya soma denir. Yayılan uzantılar iki tiptir: aksonlar ve dendritler (Şekil 2.4). Hücre gövdesi genellikle büyük mesafelere uzanabilen tek bir aksone sahiptir. Sırtın alt kısmından ayak başparmağına kadar uzanan nöronların uzunluğu bir metreyi aşabilir. Sinir sisteminin kafatası dışındaki uzantılarına “periferik sinir sistemi” denir. Nöronlar uzun mesafelere uzandıkları için, ilk başlarda çıkış sinyallerini taşıyan “kablolar” gibi davrandıklarından şüphelenilmiştir. Dendritler ise oldukça kısadır ve nadiren iki milimetreden daha uzun olurlar. Dendritler birçok aksonla temas ettiğinden, nöronal “antenneler” olarak hareket ettikleri ve gelen sinyallerin toplanmasına katkıda bulundukları öne sürülmüştür.

Nöronların birbirleriyle iletişim kurmasının ana yollarından biri, sinir impulsları olarak da adlandırılan aksiyon potansiyelleridir. Bir aksiyon potansiyeli nöronun elektriksel voltajı bir eşik değerini geçerse tetiklenir ve aksi hâlde tetiklenmez, bu noktada ya hep ya hiç kuralı geçerlidir. Böylece aksonun tabanında üretilen elektrik sinyali, yayılırken sabit bir yoğunlukta tüm akson boyunca ilerler. Bu şekilde, sinir impulsu ikili bir açma/kapama sinyali olarak işlev görür, ancak aksiyon potansiyellerinin frekansı ve modeli nöronlar arasında iletilen önemli bilgilerin oluşumunu sağlar. Aksiyon potansiyelleri, nöron dışı boşluğa mikro elektrotlar yerleştirilerek elektriksel voltajın ölçülmesiyle kaydedilir. Kitapta da ele alacağımız bir teknik olan fonksiyonel MRG, elektrik sinyallerini değil, küçük bir doku parçasındaki oksijen tüketimini ölçerek çalışır. Ancak nöronal aktivite meta-

bolik olarak maliyetli olduğundan ve bolca oksijen tükettiğinden, fonksiyonel MRG nöronal elektriksel aktivite için bir dolaylı ölçüm olarak kabul edilir. Bu teknik beyin fonksiyonlarını incelemede çok faydalı olsa da sinirbilimcilerin en çok ilgilendiği elektrik sinyallerinin dolaylı bir ölçümünü sağladığını unutmamak önemlidir.



Şekil 2.4 Bir nöronun şematik diyagramı. Hücre gövdesinden (soma olarak da adlandırılır) uzağa yayılan, tipik olarak sinyalleri diğer nöronlara ileten bir uzantı olan akson görülmektedir. Bu akson, elektriksel impuls iletimini hızlandıran bir miyelin kılıfla sarılmıştır. Diğer uzantılar ise tipik olarak diğer nöronlardan girdi alan yapılar olan dendritlerdir. Sinaps ise, aksonun ucu, nöronlar arasındaki dar alan ve postsinaptik hücre üzerindeki dendritik temas bölgesini ifade eder. Sinaps, hücreler arasındaki kimyasal iletişimin gerçekleştiği yerdir.

Bilgi nöronlar arasında nasıl aktarılır? Başlıca iletim şekli kimyasal sinapslardır. Sinapslar nöronlar arasında, genellikle bir hücrenin aksonu ile başka bir hücrenin dendriti arasındaki kısmi temas bölgeleridir. Sinir uyarıları bir aksonun ucuna ulaştığında, 20 ila 50 nanometre genişliğindeki sinaptik aralıkta nörotransmitter adı verilen kimyasalların salınmasına

neden olur. Presinaptik nörondan salınan bir nörotransmitter, postsinaptik nöron zarının geçirgenlik özelliklerini değiştirerek ve iyonların içeri veya dışarı akışına bağlı olarak hücrenin uyarılmasına ya da inhibisyonuna neden olur. Postsinaptik nöron yeterince uyarıldığında, bir aksiyon potansiyeli üretecek ve böylece aşağı yönde diğer nöronları etkileyen bir elektrik sinyali yayacaktır. Beyin boyunca yankılanan bu ateşleme dizisi, tüm zihinsel faaliyetlerin merkezinde yer alır. Ancak iletişimin sadece elektriksel olmadığını, yani sinyalleri ileten bir dizi elektrik kablosu gibi olmadığını unutmayın. Yani ileti elektrokimyasaldır ve birden fazla sinyalin birleşebileceği ve daha fazla aksiyon potansiyeline yol açacak şekilde entegre edilebileceği şekilde düzenlenmiştir.

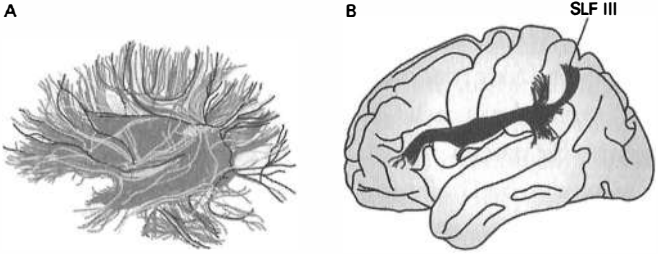
Beynin kontrolsüz bir şekilde ateşlenmesini, yani kontrol edilemeyen bir elektrik fırtınası oluşmasını engelleyen nedir? Gerçekten de eğer kontrol edilmezse, uyarılma nispeten hafif olanlardan aşırı olanlara kadar çeşitli epileptik nöbetlere yol açabilir. Eskiden “grand mal” nöbetler olarak bilinen tonik klonik nöbetler en korkutucu olandır. Tipik olarak, böyle bir nöbet geçiren kişi başlangıçta kasılır, bilincini kaybeder ve yere düşer. Sonraki aşamada kaslar spazm geçirmeye ve sarsılmaya başlayabilir. Bu dehşet verici deneyim neyse ki sadece birkaç dakika sürer, ancak nöbeti çaresizce izleyen birine çok uzun sürmüş gibi gelebilir. Orta Çağ Avrupa’sında epilepsinin, özellikle de titreme, kasılma ya da bilinç kaybıyla birlikte görülenlerinin, büyücülükle karıştırılması son derece trajik olsa da çok da şaşırtıcı değildir. Baştaki soruya dönersek, yani elektiriksel uyarımların bir fırtınaya dönüşmesini engelleyen nedir? Cevap, nöronlar birbirlerini yalnızca uyarıcı bir şekilde değil, aynı zamanda inhibisyon yoluyla da etkilemesidir. Çünkü inhibisyon durumunda, bir nöron ateşlendiğinde, kendisiyle

bağlantılı nöronların bir aksiyon potansiyeli üretme olasılığını azaltır.

Nörotransmitterler çok çeşitlidir ve yaklaşık yüz farklı molekül kataloglanmıştır; ancak işlerin çoğunu bunların yaklaşık on tanesi yapar. Bu on tanenin arasında dopamin, serotonin, asetilkolin ve histamin gibi tanıdık isimleri olanlar bulunur. Bazı ilaçlar bu nörotransmitterler üzerinden etkilerini gösterir. Örneğin fluoksetin, paroksetin gibi antidepresanlar serotonin nörotransmisyonu üzerinde etki gösterir. Bu ilaçlar aslında “seçici serotonin geri alım inhibitörleri” (SSRI) olarak adlandırılır ve postsinaptik nöron üzerinde serotonin etkisinin artmasına yol açar. Daha genel olarak söylersek, esrar ve haşhaş gibi “eğlence amaçlı uyuşturucular” da dâhil olmak üzere alkol ve tüm uyuşturucular nörotransmisyonu etkileyerek algıları ve duyguları değiştiren farklı bilinç durumlarına yol açar. Bu noktada kimyanın sıkıcı olduğunu düşünüyorsanız, bir daha düşünün. SSRI’ların nasıl çalıştığını gerçekten bilmiyor olmamız oldukça mütevazıdır ve etki mekanizmaları iyi anlaşılmamıştır. Birçok tıbbi tedavi gibi bu ilaçlar da tesadüfen keşfedilmiştir ve psikiyatristler klinik deneyimlerine dayanarak depresyon ve anksiyete için bu ilaçları reçete etmektedir. Ralph Adolphs ve David Anderson, “beynin bir duygu durumunu nasıl oluşturduğunu anlamadan bu hastaları tedavi etmeye çalışmanın, bakteri ve virüslerin bulaşıcı hastalığa neden olduğunu anlamadan on beşinci yüzyılda hıyarcıklı vebayı tedavi etmeye çalışmak gibi olacağını” öne sürecek kadar ileri gitmiştir (Adolphs ve Anderson 2018, 32). 1. Bölümde tartışıldığı üzere, sinirbilim “gözlem zengini”dir ancak “mekanizma zengini” değildir. Yani bu konuda oldukça az şey biliyoruz.

DEVASA BAĞLANTI SİSTEMİ

Gri madde o kadar önemlidir ki bu yüzden diğer kısım olan beyaz madde daha az önemsenir. Gri madde tüm hücresel faaliyetlerin gerçekleştiği yerdir, beyaz madde ise “sadece bir grup kablodur” ya da öyle söylenir. Beyindeki iletişimin çoğu yerel olarak, yani kortekste ki belirli alanlar içinde veya iki komşu alan arasında gerçekleşir (örneğin, amigdala ve hipokampus arasında). Bu gibi yerel durumlarda aksonlar nispeten kısadır. Bununla birlikte, başka bir bağlantı türünü oluşturan uzun yollar beyin boyunca sinyal iletimi için gerekli olan ana yol sistemini meydana getiren akson demetlerinden yapılmıştır (Şekil 2.5).



Şekil 2.5 Beyaz madde. (A) Beynin geniş beyaz madde lifleri beyin bölgelerini birbirine bağlar. (B) Lifler fasiküller hâlinde düzenlenmiştir (fasikül bir akson demetidir), örneğin uperior longitudinal fasikül (SLF) III.

Bir beyin kesitini (Şekil 2.1'deki gibi) göz önüne alırsak ve korteksin dış katmanını ve boyanmış hücre gövdelerinden oluşan diğer iç kümelerini, yani subkortikal alanları, çıkarırsak geriye ne kaldığını düşünmek ilk başta şaşırtıcıdır. Geriye kalanların hepsi beyaz maddedir. Anatomistler farklı lobları birbirine bağlayan yaklaşık 20 büyük nöral yol tanımlamıştır. Belirli yollar kişiden

kişiyi biraz farklılık gösterir (biraz daha ince ya da kalın veya biraz daha farklı açılı), ancak tüm beyinlerde bu yollar bulunur.

BÖLGELER DEĞİL, AĞLAR HAKKINDA DÜŞÜNMEK

Beyaz madde anatomistler ve nörologlar için bariz bir ilgi alanıdır. Bu doku, belki de bir tümörün çıkarılması nedeniyle zedelandığında, davranışsal eksiklikler gözlenir. Ancak beyaz maddeye ilişkin değerlendirmeler kavramsal niteliktedir ve sinirbilimcileri meşgul eden temel sorulardan birine ışık tutar: İşlevler beyinde nasıl hayata geçirilir?

Sinirbilimdeki baskın teorik görüş, işlevleri belirli bir beyin bölgesinin ürünü olarak görme eğiliminden oluşur, yani bir nevi özel hesaplamalar yapan özel bir bilgisayar çipi gibi.⁷ Gördüğümüz gibi, bu fikir Brodmann'ın anatomik araştırma programıyla çok uyumludur ve aslında yirminci yüzyılın başında bilimsel zeitgeistin bir parçası olmuştur. Nöral lif yollarının varlığı on altıncı yüzyıldan beri bilinmektedir. Andreas Vesalius, 1543 yılında yayımlanan *De Humani Corporis Fabrica* adlı eserinde bir nöral yol olan korpus kallosum hakkında kapsamlı bir açıklama yapmış ve beyin iki yarısını birbirine bağladığını ileri sürmüştür. Yine de Brodmann gibi “beyin haritaları” çıkarmaya çalışan anatomistler, beyin beyaz maddesine çok az ilgi göstermiştir. Ancak beyin haritaları konusunda Brodmann'dan farklı görüşler de vardı.

On dokuzuncu yüzyılın son on yılında, birçok araştırmacı beyin belirli bölümlerindeki lezyonların etkisini incelemekle meşgulken, farklı bir düşünce ekolü ortaya çıktı. *İlişkilen-diriciler* bir beyin bölgesindeki lezyonun neden olduğu davranış değişikliği gözlemlendiklerinde, bu değişikliğin hasarlı bölgeden uzak yerlerdeki bozukluktan kaynaklanabileceğini savun-

muşlardı. O dönemde büyüsel ve ruhani etkiler çok revaçta olsa da (ruh çağırma seansları adı verilen sosyal toplantılar o dönemde popülerdi), burada kastedilen böyle bir şey değildi. Aksine, bu tür “uzaktan etki” oluşumu için birbirini dışlamayan iki mekanizma düşünülmüştür: *diaskizis* ve *bağlantı kesikliği*. *Diaskizis* terimi Yunanca’dan gelir ve kabaca “baştan başa şok olmuş” anlamına gelir; yani belirli bir bölgenin hasarının o bölgeyle bağlantılı olan yerleri etkileyeceği ve böylece ilk hasar bölgesinin çok uzağındaki bölgenin işlevinde bir bozulmanın oluşacağı anlamında kullanılmıştır. Bu bozulmalar nispeten hafif olabileceği gibi, çok ciddi boyutlara da ulaşabilir. Öte yandan, “bağlantının kesilmesi” terimi, iki sağlam bölgeyi birbirine bağlayan ana yolun bir hasar nedeniyle kısmen veya tamamen koptuğu bir durumu ifade eder. Her ne kadar birbiriyle bağlantılı bu iki alan sağlam olsa da (*diaskizis* durumunun aksine), aralarındaki bağlantının bozulması önemli davranış değişikliklerine yol açan işlev bozuklukları ortaya çıkarabilir. Neden mi? Çünkü işlevleri birbirleriyle iletişim kurmalarına bağlıdır. Bunun en iyi örneği, pariyetal korteksteki Wernicke alanı ile frontal korteksteki Broca alanını birbirine bağlayan nöral yolun hasar görmesi sonucu konuşmada ve lisanı anlamada önemli rol oynayan bölgelerin bağlantısının kesilmesidir. *İlişkilendiricilerin* ima ettikleri şey, bugünkü nöral ağ teorilerinin önceden vücut bulması olarak görülebilir. Özetle, beyin işlevleri tekil, izole beyin bölgeleri tarafından değil, yerel olmayan sinirsel devrelerce bağlantılandırılan bölgelerin koalisyonları tarafından gerçekleştirilir. Örneğin, konuşma ve lisan işlevlerinde pariyetal ve frontal korteksin bazı kısımları birlikte işlev görür.

SONUÇ

Nöroanatomi hakkında bilgi edinmek oldukça sıkıcı olabilir. Öğrencilere kortikal ve subkortikal organizasyonu, bölgeleri “ana” işlevleriyle ya da küçük bir işlev kümesiyle eşleştirerek öğretmenin yaygın olmasının nedeni kısmen budur. Örneğin, hipokampus hafıza için önemlidir, prefrontal korteks dikkat ve muhakeme için önemlidir vb. Burada bu tür yerel yaklaşımlardan kaçınmamızın nedeni muhtemelen daha iyi bir didaktik yaklaşımı benimsememiz değil, kitabın temel tezinin bütüncül olmasıdır. Beyin bölgeleri belirli işlevleri oluşturmazlar; yani Brodmann’ın deyiimiyle “zihnin organları” değildirler. Beyin, bir bölgenin diğerinden bağımsız olarak anlaşılabilceği modüler bir sistem değildir. Aksine, kortikal, subkortikal ve beyin sapı bölgelerinin tümünden oluşan yapıların karmaşık davranışları desteklemek için nasıl birlikte çalıştığını çözümlememiz gerekmektedir. 9. Bölümde tartışıldığı üzere, bu durum sadece insan beyni için değil, tüm omurgalılar için hatta “basit” canlılar için de geçerlidir.

MİNİMAL BEYİN: BASİT SAVUNMALAR OLUŞTURMAK VE ÖDÜLLER ARAMAK*

Beyin kadar karmaşık bir sistemi tanımlamaya nereden başlamalıyız? Bu bölümde, bir hayvanın kendini savunmasına ve hayatta kalmanın temel bileşenleri olan ödülleri aramasına olanak tanıyan varsayımsal bir “minimal beyin” hipotezini açıklıyoruz. Duyular basit sensorimotor devreler aracılığıyla eylemlere nasıl yol açar? Eylem esnekliğini duysal ve motor bileşenlerine nasıl ayırmak gerektirdiğini göreceğiz. Aslında bir beyin, duysal ve motor hücreler “arasında” bütün bir devre olarak düşünülebilir. Bu “çözüm” hayvanları yalnızca duysal uyarıma dayalı hareket etme tarifinden bizi kurtarır. Bunun yerine, duysal ve motivasyonel değişkenleri kapsayan çok sayıda faktör, çevrenin başarılı bir şekilde yönlendirilmesini sağlamak için algı ve eylemle bütünleştirilir.

Şu anda bu kitabı kâğıt üzerinde ya da yüksek çözünürlüklü bir ekranda, inanılmaz derecede karmaşık bir görsel sistemi devreye sokarak okuyorsunuz. Bir görüntüleme cihazı, belki de yeni nesil bir manyetik rezonans görüntüleme (MRI) cihazı, beyniniz hakkında eğitildiğinde, diğerlerinin yanı sıra, ustalaşması yıllar alan ince bir orkestrasyona katılan çok çeşitli görsel alanları ortaya çıkaracaktır (ilkokulu düşünün). Şimdi etrafınıza bakın, biz de dâhil olmak üzere primatlar, bu IMAX’a (IMAX, yüksek çözünürlüklü görüntü ve ses teknoloji-

* Çeviri: Mahir Yeşildal.

si kullanarak film deneyimini geliştiren bir sinema sistemidir.), muhteşem ayrıntılara ve renkler dünyasına alışkındır. Araştırmacılar primatlarda, çeşitli parçaları incelediğinde, “görsel korteks”in tüm korteksin kabaca üçte birini oluşturduğunu tespit etmişlerdir.

1880’lerde hem köpekler hem de maymunlarla yapılan deneyler, görme için önemli bir bölge olarak oksipital kortekse işaret etmiştir. Sonraki yıllarda, görme alanının tamamında ya da bir tarafında körlük olan klinik vakaların sistematik olarak incelenmesi, insanlarda da görme korteksinin oksipital kortekste lokalize edildiği tespitini sağladı. Hermann Munk’ın köpek ve maymunlarda görme ile ilgili bulgularını açıklamasından yüz yıl sonra David Hubel ve Torsten Wiesel, talamus ve çeşitli kortikal bölgelerdeki nöronların görsel özellikleri üzerine yaptıkları çalışmalar nedeniyle 1981 yılında Nobel Tıp ve Fizyoloji Ödülü’ne layık görüldüler. Çalışmalarının merkezi, birincil görsel korteks (V1) hücrelerinin tepkilerini nasıl ürettiğinin tanımlanmasıydı. Bu, görsel sistemin konturlara ve sınırlarına—nesnelerin şekillerini algılayanın temel yapı taşlarına—yanıt vermesini sağlıyordu.

Beynin bu bölgesinde lezyonları bulunan insanlar kördür ve körlüğün derecesi korteksin ne kadarının zarar gördüğüne bağlıdır. Şaşırtıcı bir şekilde, İngiliz ordusunda geçici bir sağlık görevlisi olan George Riddoch’un Birinci Dünya Savaşı’nda yaralanan savaşçıları muayene ederken gözlemlediği şey bu değildi. Riddoch, 1917’de yayımlanan bir makalede, görsel korteksi calcarine fissür etrafında tahrip olmuş kurşun yaraları nedeniyle körleşmiş askerlerin, “kör” alanlarında hâlâ hareketi görebildiklerini, ancak başka pek bir şey göremediklerini rapor etmiştir (bkz. Riddoch 1917).¹ (Korteksteki yarıklar “sulkus” olarak; çıkıntılar ise “girus” olarak adlandırılır.)

Riddoch ve diğer birkaç araştırmacının rapor ettiği bulgular, büyük olasılıkla oksipital korteksin görme için *gerekli* olduğu yönündeki hâkim görüşe karşı çıktıkları için onlarca yıl boyunca göz ardı edildi. 1973'te, kafanın arkasındaki oksipital kortekse yapılan kurşun yaralarının etkilerini araştıran başka bir çalışma yapıldı. Bu sefer diğer bilim insanları daha fazla dikkat gösterdi. İncelenen hastalar, lezyonların etkilediği görsel alan kısmında hiçbir görsel deneyim yaşamadıklarını belirttiler; onlar için bu alan kördü. Yine de araştırmacılar tarafından yeterince teşvik edildiklerinde, "kör" alanlarda sunulan küçük görsel hedeflere gözlerini yönlendirebiliyorlardı. Performans zayıf olmakla birlikte, istatistiksel analizler, bu durumun rastgele tahminden daha iyi olduğunu gösteriyordu. Hastalar hedefleri görmeden bunu nasıl başarabiliyorlardı? Yaşadıkları trajik olayların ardından hastaların bir tür "duyu ötesi algı" kazandıkları aklınıza geldiyse, olan biten bu değildi. Anlaşılan o ki korteksin altında her zaman gizli bir ikinci görsel sistem vardı.

ÇATIDA İKİ KÜÇÜK TEPE

Artık birincil görsel korteks lezyonu olan kişilerde rezidüel görmenin mevcut olduğunu biliyoruz. Bu kişiler nesnelerin aniden ortaya çıkışını, hareketini ve diğer bazı görsel özelliklerini tespit edebilirler. Gerçekten de kalan görsel fonksiyonları ve bunların beynin anlaşılması ve görme yeteneği kalan kişilerin sıklıkla "görme" farkındalığına sahip olmamaları nedeniyle görsel bilinç üzerindeki etkilerini inceleyen geniş bir araştırmacı grubu ortaya çıkmıştır. Hastaların yeteneklerinin ardındaki nedenler henüz tam olarak çözülebilmemiş değil, ancak çoğu beyin sapının tepesinde beynin ortasında bulunan iki küçük tepeye bağlı. Her iki

tarafıta birer tane bulunan bu iki yapıya “*superior colliculus*” (üst kolikulus) adı verilir (“*colliculus*” Latince küçük tepe anlamına gelir)³. (Üst kolikulus Şekil 2.2’de PAG olarak adlandırılan bölgeye çok yakındır).

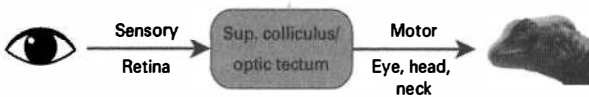
Retina, fotonlardan gelen enerjiyi bir kablo demeti aracılığıyla gözü terk eden elektrik sinyallerine dönüştürerek ışığı algılar. 2. Bölümde tartışıldığı gibi, bu kablolar nöronlar arasında elektrik sinyallerini ileten aksonlardan oluşur. Gözden çıkan aksiyon potansiyelleri talamus yoluyla beynin arka kısmındaki görsel kortekse ulaşır. İlginç bir şekilde, retinadan çıkan lifler başka yerlere de uzanır ve bir grup orta beynin çatısındaki üst kolikulus’a sinyal iletir. Birincil görsel korteks lezyonları olan insanlarda tespit edilen kalıcı görsel yeteneklerden kısmen sorumlu olan bu bölgedeki görsel işlemedir.

Ancak insanlar, ağaç sincabı olarak bilinen (küçük sıçanlara benzeyen, sivri burunlu) hayvanların gösterdiği yeteneklerle kıyaslandığında sönük kalır. Birincil görsel korteksin tamamen ortadan kaldırılması durumunda bile, ağaç sincabı etkileyici görsel davranışlar sergiler; engellerden kaçınır ve hareket eden yiyecek parçalarını yakalar.⁴ Ağaç sincaplarının, diğer memeliler gibi kortikal görsel alanları bulunsa da görsel yeteneklerine katkı sağlayan unsurların dengesi değişmiş gibi görünmektedir. Birincil görsel korteksi olmayan insanlar kördür (ancak, belirtildiği gibi, bazıları dikkatli testlerde görsel yetenekler gösterir); ağaç sincapları, görsel davranışlarına üst kolikulus’un katılımı nedeniyle çok daha iyi performans gösterir.

Daha önce, korteksin nasıl katmanlı nöron tabakalarından oluştuğunu ve subkorteksin zayıf bir yapıya sahip olduğunu tartışmıştık. Biyolojide “kuralların” her zaman istisnaları vardır ve beyin sapının bir parçası olmasına rağmen, üst kolikulus güzel bir şekilde katmanlanmıştır. Hücre katmanlarının sayısı türler

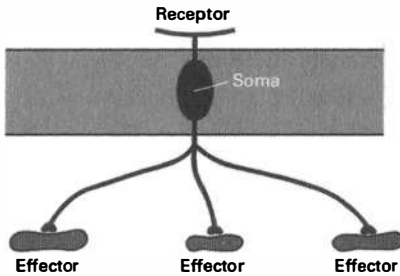
arasında önemli farklılıklar gösterir; kertenkeleler gibi bazı türlerde 14 katman bulunur (insanlar ve diğer primatlarda yedi ya da daha fazla katman vardır). Omurgalılarda, retinadan lifleri alan en üst katmanlar “görseldir” ve uyaranlara kısa gecikmeli yanıtlar verir. (Memeli olmayan omurgalılarda üst kolikulus “optik tektum” olarak adlandırılır çünkü Şekil 9.3’te gösterildiği gibi orta beynin “çatısında” [Latince *tectum*] açıkça görülebilir. Kitap boyunca, memeli olmayan türlere daha açık bir şekilde atıfta bulunurken “optik tektum” terimini kullanacağım). Retinal projeksiyonlar üst kolikulus topografiktir, yani göze çarpan (sol/sağ, yukarı/aşağı) ve retinal tepkileri tetikleyen ışığın uzamsal düzeni kolikulusta korunur. Kolikulustaki hücreler böylece dış görsel alanın bir haritasını oluşturarak kolikulusun nesnelerin dünyanın neresinde olduğunu “bilmesini” sağlar.

Omurgalıların genelinde, üst kolikulus ara ve derin katmanlar da içerir. Özellikle derin katmanlar, örneğin kurbağalarda baş hareketleri ve primatlarda göz hareketleri gibi eylemleri yönlendirir. Hareketleri üretmek için, kolikulustan gelen sinyaller omurilikteki bölgelere ulaşır ve bu bölgeler de baş ve göz kaslarını kontrol eder. Üst ve alt katmanları içeren devreler birleştiğinde, görsel girdilerin vücut, baş veya göz hareketlerini dünyadaki göze çarpan olaylara yönlendirmeye yardımcı olmasını sağlar (Şekil 3.1).

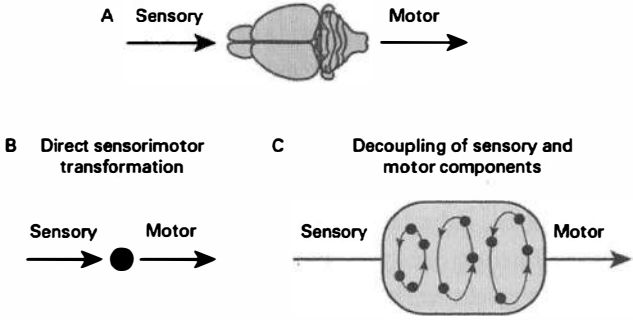


Şekil 3.1 Üst kolikulus (memeliler dışındaki omurgalılarda optik tektum olarak adlandırılır) retinadan görsel sinyalleri alır ve hareketleri kontrol eden yapılara yansıtır. Bu bölge genellikle oldukça doğrudan bir sensorimotor arayüz olarak tanımlanır.

Sonuç olarak, üst kolikulus, retinadan görsel sinyalleri alarak ve kasları çalıştırarak, dünya ile arayüz oluşturmak için gerekli olan temel sensorimotor dönüşümü (duyusal uyarıların motor tepkileri tetiklemesi) gerçekleştirir. Hayatta kalmak için oldukça gerekli olan girdi-çıkı düzenlemeleri, en basit organizmaların sinir sistemleri tarafından uygulanır ve dikkat çekici bir şekilde tek bir sensorimotor hücre tarafından bile gerçekleştirilebilir (Şekil 3.2). Bu durumda, vücudu organizmanın içine gömülü olan hücrenin dış çevreye duyarlı bir alıcı ucu ve bir tür harekete (bir tür kasılma kadar basit) neden olabilen bir efektör ucu vardır. Ancak tek hücreli çözüm elbette pek esnek değildir: Reseptör bir şeyi her algıladığında, efektör işini yapar. Çözüm, maliyetli olsa da “ortada” daha fazla hücre yetiştirmek gerekir. Ayrıca doğa, birkaç yüz milyon yıl verildiğinde tam olarak bunu yapmıştır. Gerçekten de tüm omurgalılar bir üst kolikulusa ve daha genel olarak, bir beyne sahiptir. Başka bir deyişle, beyni, tüm farklı bölümleriyle, evrimin girişleri çıkışlardan ayırma sorununa getirdiği çözüm olarak düşünebiliriz (Şekil 3.3). Bu esneklik olmadan hayvanlar yok olmaya mahkumdur.



Şekil 3.2 Sensorimotor nöron. Ortadaki eliptik kısım hücre gövdesidir (soma). Alıcı kısım yukarıdadır ve dış uyarılara duyarlıdır. Efektörler nöronun aksonal uçları tarafından aktive edilebilir ve bir tür doku hareketi oluşturabilir.



Şekil 3.3 Girdi-çıkıyı ayırıştırması. (a) Beyin, duyuusal girdileri anlık eylemlerden ayırma sorununu çözer. (b) Oldukça doğrudan bir duyuusal-motor dönüşümü sınırlı ve katı davranışları destekler. (c) Girdiyi çıktıdan ayırmak daha fazla esneklik sağlar. Elipsler giderek daha büyük devreleri göstermektedir.

KARARLAR, KARARLAR

Hayvanlar her zaman üç yönlü önemli bir kararla karşı karşıyadır: Yolda kalmak, uzaklaşmak ya da ilerlemek. Kemirgenlerde üst kolikulus, yerinde donma, uzaklaşma ve savunma benzeri davranışlara katılır.⁵ Kolikulusun uyarılması, doğal olarak meydana gelen savunma tepkileri sırasında gözlemlenen değişiklikleri üreterek, genel bir uyarılma modeli (kan basıncı ve kalp atış hızında büyük artışlar dâhil) ve analjezi (yani, ağrıyı hafifleten süreçler) oluşturabilir.

Bir uyarıcı, acil eylem gerektiren bir acil durum teşkil etmek yerine, daha fazla araştırmaya değer olabilecek veya olmayabilecek zararsız bir şey olarak nasıl sınıflandırılır? Uyarıcının görsel alandaki konumu burada önemli bir rol oynar. Dolayısıyla, üst kolikulus buna benzer bir kural uygulayabilir: Hareket başın

üzerindeyse kaç; aksi takdirde, hareket alt alandaysa daha fazla keşif yapmayı düşün. Ancak, temel uyaran özelliklerine dayanan basit kurallar kemirgen davranışının esnekliğini yakalayamaz (bir sıçanı yakalamanın ne kadar zor olduğunu düşünün!). Birincisi, Üst kolikulus, davranışa daha şekillendirilebilir bir şekilde katkıda bulunmasını sağlayan ek bilgiler alıyor mu?

Bir uyaran, daha fazla araştırılmaya değer olup olmadığına karar verilmeden önce zararsız olarak mı sınıflandırılır yoksa acil müdahale gerektiren bir durum olarak mı değerlendirilir? Bu noktada uyarıcının görsel alandaki konumu önemli bir rol oynar. Küçük kemirgenlerde, başın üstündeki beklenmedik hareket (bir avcının gibi) daha çok kaçmayı tetiklerken, alt alandaki hareket (muhtemelen bir av) daha yaygın olarak yaklaşma tepkisini ortaya çıkarır (Şekil 3.4). Dolayısıyla, üst kolikulus şu kuralı uygulayabilir: Eğer hareket yukarıdaysa, kaç; aksi takdirde, eğer hareket alt görsel alandaysa, daha fazla keşfetmeyi düşün.



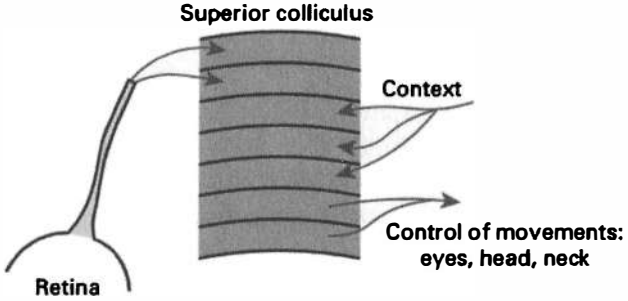
Şekil 3.4 Birçok omurgalı, üst görsel alandaki uyarıcılara kaçarak tepki verir. Görsel alanın diğer bölgelerindeki uyarıcılar ise keşif gibi başka davranışlar ortaya çıkarır.

Ancak, temel uyaran özelliklerine dayanan basit kurallar, kemirgen davranışının esnekliğini yakalayamaz (bir sıçanı yakalamanın ne kadar zor olduğunu düşünün!). Örneğin, sıçanlar açık alan gibi yabancı ortamlarda yeni uyaranlara karşı daha sık donarlar. (Donma, araştırmacılar tarafından açık bir faaliyetin olmamasıyla karakterize edilen bir davranışa verilen isimdir). Açıkçası, bir uyarının meydana geldiği bağlam çok önemlidir. Üst kolikulus, davranışa daha esnek bir şekilde katkıda bulunmasını sağlayacak ek bilgiler alır mı?

Günümüzde yaşayan en basit omurgalı gruplarının beyinlerini ele alalım: su ortamında yaşayan, uzun ve yılan benzeri vücutlara sahip olan lampriler ve bazen sümük yılanları olarak da adlandırılan miksiner. Bu hayvanlar, tüm omurgalıların ortak atasında bulunan karakterler hakkında ipuçları verdikleri için incelenmeleri önemlidir.

Lamprilerin optik tektumu beş nöron tabakasından oluşur. Diğer omurgalılarda olduğu gibi, yüzeysel tabakalar optik lifleri alır ve derin tabakalar hareketlere katkıda bulunan çıkıtları gönderir. Peki, ara tabakalar ne tür bilgiler alır? Bu tabakalar, balıklar da dâhil olmak üzere bazı suda yaşayan omurgalı gruplarının çevredeki suyun hareketini ve titreşimini algılamak için kullandıkları yan çizgi sistemi dâhil olmak üzere, çeşitli duyuusal kaynaklardan girdiler alır. Yan çizgi, vücudun yöneliminin korunmasında, sürü hâlinde hareket etme davranışında ve avlanmada önemli bir rol oynar. Özellikle miksinerde, optik tektum hipotalamustan projeksiyonlar alır. Aşağıda tartışıldığı gibi, hipotalamus besin alımı, susuzluk ve cinsel davranışlar da dâhil olmak üzere birçok bedensel işlevde rol oynar.⁶ Bu durum, üst kolikulusa yalnızca dış dünyadan gelen birçok ipucunu dinlemekle kalmayıp, aynı zamanda vücudun iç durumundan gelen sinyalleri de almasını sağlar. Örneğin, besin seviyeleri düşük mü?

Üreme zamanı mı? Bu durum, insanlar da dâhil olmak üzere tüm omurgalılarda geçerlidir. Bu şekilde, optik tektumun çıktıları, bağlantıları ve işlemleri sonucunda ortaya çıkan bağlam duyarlılığını doğal bir sonuç olarak yansıtarak, aynı anda birden fazla değişkeni yansıtma potansiyeline sahiptir (Şekil 3.5).



Şekil 3.5 Üst kolikulusun giriş ve çıkışları (katmanlar şematik olarak gösterilmiştir). Özellikle, bağlam sinyalleri- örneğin hipotalamustan gelen- bölgenin hayvanın iç durumuna bağlı tepkiler üretmesine izin verir.

Birleştirilen bilgiler nasıl tepki verileceğini düşünmek için kullanılabilir: Kalmak mı, yaklaşmak mı yoksa geri çekilmek mi? Bilindiği gibi, sıçanlar tanıdık olmayan ortamlarda, yeni uyaranlara tepki olarak tanıdık yerlerden daha fazla donup kalmaktadır. Sezgisel de olsa bu gözlem, beyin işlevinin temel bir ilkesini yansıtmaktadır- bağlam *duyarlılığı*. Beyin duyuşal uyaranlara basitçe tepki vermez; bunun yerine, gelen veriler beynin ve vücudun durumlarını kapsayan devam eden işlemlere dâhil edilir.

Bu, aynı uyarıcının neden duruma bağlı olarak çok farklı etkiler yarattığını açıklar: Bir durumda bir uyarıcı meraklı bir yaklaştırmaya yol açarken, başka bir durumda geri çekilmeye neden olabilir.

Bir acil durum sinyali n tr bir sinyalden ayırt etmeye y nelik genel sorun t m hayvanlar i in ortak olsa da neyin acil durum sayılacađına ili kin ayrıntılar t rler arasında belirgin farklılıklar g sterir. Bunun nedeni, adaptif kararların bir  eye y nelmenin (“bu ilgin ”) ve ka manın (“buradan  ıkmam gerek”) g receli maliyet ve faydalarını dikkate alması gerektiđidir. Y nelmenin  nemli bir faydası potansiyel olarak daha iyi bilgi edinmektir (g zler artık ilgilenilen nesneye y nlendirilebilir);  nemli bir maliyeti ise zaman kaybıdır. Bu t r bir hesaplama t rler arasında b y k farklılıklar g sterir. Yođun avlanmaya maruz kalan bir hayvan, panoramik g r   i in m kemmelenen ancak daha merkezi ayrıntıları g rmek i in m kemmelenen olmayan yanal yerle tirilmi  g zlere sahip olabilir. B yle bir durumda, bir uyarıcıyı merkezi g r  e getirmek i in yapılacak bir y nlendirme hareketinin kazancı nispeten az olabilirken, bir avcıyı ka ırmanın maliyeti y ksek olacaktır. Dolayısıyla, bu t r hayvanlarda dengein savunmacı tepki lehine bozulması gerekir ve bu beklenti  rneđin sı anlar, tav anlar, sincaplar ve geyiklerle ilgili deneyimlerimiz tarafından kar ılanmaktadır.

SAVUNMAYI G  LEND RMEK

Beyin, omurgada da bulunan ve beyin omurilik sıvısı adı verilen renksiz bir sıvıyla kaplıdır ve diđer  eylerin yanı sıra beyne kaldırma kuvveti ve koruma sađlar. Periaquaduktal gri madde veya PAG,  st kolikulus’un hemen biti iđinde bulunan ve beyin omurilik sıvısı i eren bir kanalı  evreleyen bir alandır, dolayısıyla adı da buradan gelmektedir (bkz.  ekil 2.2). (Kitap boyunca kısaltmalardan ka ınmama rađmen, merkezi gri olarak da adlandırılan periaquaduktal gri madde adı  ok kullanı sızdır). PAG,  st kolikulustan

(ve diğer birçok beyin bölgesinden) gelen çıktıların işlenerek daha gelişmiş savunma programlarına dönüştürülebildiği yerdir. Çeşitli şekillerde PAG, üst kolikulus'un derin katmanlarının bir uzantısı olarak görülebilir (Holstege 1991; Brandão ve ark. 1999)

Korteks ve üst kolikulusun aksine, PAG katmanlara sahip değildir. Ancak, bu bölge amorf bir hücre torbası da değildir ve beyin sapının uzun eksenine paralel olarak hizalanmış kolonlara dayalı olarak organize edilmiş gibi görünmektedir (bkz. Şekil 2.2). En az iki hücre kolonu savunma davranışlarını organize etmeye yardımcı olur (Bandler ve Shipley 1994).⁸ Sıçan veya kedi gibi bir hayvanda, “aktif” kolondaki nöronların uyarılması, yüzleşme ve geri çekilme veya tam kaçış tepkisi gibi davranışlar üretir ve bunlar, hayvanın tehdit edildiği veya saldırıya uğradığı doğal eylemlerle çok benzerdir. “Pasif” kolondaki nöronların uyarılması ise tamamen farklı bir tepki oluşturur—yani, devam eden faaliyetin durması ve derin bir hiporeaktivite, hayvanın çevresine ne yönelmesi ne de tepki vermesi şeklindedir. Bu tür donma davranışı, yaralanmış bir hayvanın veya sosyal bir karşılaşmada (örneğin, daha büyük bir hayvan tarafından kovalanma) yenilgiye uğramış bir hayvanın davranışına oldukça benzerdir. Özellikle belirtmek gerekir ki, PAG koordineli eylemler üretir—yani, sadece izole tepkiler (örneğin, diz refleksi) değil, tam kapsamlı davranışlar. Bu nedenle, üst kolikulus tarafından devreye sokulduğunda, PAG o anda faydalı olan savunma eylemlerinin üretilmesine yardımcı olabilir.

ÖDÜL ARAYIŞI

Hayatta kalmak, tehlikeden uzak durmakla ilgili olduğu kadar vücudu (yiyeceği düşünün) ve türü (seksi düşünün) devam et-

tirmekle de ilgilidir. Bir canlı bir şeye ne zaman yaklaşmalıdır? İlginç bir şekilde, PAG sadece savunmayla ilgili değildir, aynı zamanda *iştah* açıcı davranışlara da katılır- yani, belirli ihtiyaçları karşılama olasılığını artıran davranışlar. Örneğin seks, karmaşık bir iştir. Bazı türler sadece sürünün alfasının çiftleşme ayrıcalıklarına sahip olduğu hiyerarşik bir yapıya sahip olmakla kalmaz, aynı zamanda çoğu durumda dişiler sadece belirli dönemlerde çiftleşir. Bu sistemi doğru bir şekilde yönetemezseniz, ciddi şekilde yaralanabilirsiniz.

Lordoz davranışı, “sunma” olarak da adlandırılan, birçok memeli tarafından benimsenen (kemirgenler, kedigiller ve filler dâhil) ve dişinin çiftleşmeye hazır olduğunu gösteren bir vücut duruşudur. Lordoz sırasında vücudun pozisyonu, kalçaların kaldırılmasıyla penisin penetrasyonunu kolaylaştırdığı için genellikle üreme için kritik öneme sahiptir. Lordoz, dişi memelilerde genellikle östrus döneminde görülür. İlginç bir şekilde, PAG lordoz davranışına katkıda bulunur, yapı lezyona uğradığında bu tür davranışlarda bozulmalar olduğu ileri sürülmektedir.

Üst kolikulus ve PAG’ın bulunduğu orta beyin, iştahlı davranışlar için oldukça önemli olan başka yapılar da içerir. Substansiya nigra adı verilen bir bölge (kimyasal preparatlarda komşu bölgelerden daha koyu görüldüğü için bu şekilde adlandırılmıştır) büyük ilgi görmüştür. Üst kolikulus’un substantia nigra ile doğrudan bağlantıları vardır ve daha da önemlisi, buradaki nöronların hızlı görsel aktivasyonuna neden olabilir.⁹

Üst kolikulustan substantia nigraya giden yolun özellikle dikkate değer olmasının nedeni, substantia nigranın dopamin nörotransmitterini sentezlemesi ve kullanmasıdır. Dopamin, striatumun işlevlerinde önemli bir rol oynar; burada dopamin-erjik işleme (yani, nöronal sinyalizasyon ve iletişim için anahtar nörotransmitter olarak dopamin kullanan hücresel mekanizma-

lar) yeni veya belirgin uyarıcıların işlenmesi sırasında önemlidir. Dopamin, ödül işleme sırasında, beğenilen yiyeceklerle daha önce ilişkilendirilmiş nesnelere yaklaşma da dâhil olmak üzere, sergilediği rolü nedeniyle büyük ilgi görmüştür. Bu nedenle, üst kolikulustan substantia nigraya giden yol, ilki iştah artırıcı eylemlere doğrudan katılmasına olanak tanır. Bu durum, substantia nigra-dan striatuma olan geniş bağlantılar ve striatumun *motivasyonlu davranışlara* (örneğin, “zahmetli olabilir, ama istediğime ulaşmamı sağlayacaksa bu yoldan ilerlerim”) katılımı göz önüne alındığında özellikle önemlidir.

NÖROTRANSMİTTERLER: KISA BİR ARA

Nöronlar, sinaptik temas noktalarında salınan kimyasallar aracılığıyla birbirleriyle iletişim kurarlar. Birçok sınıfta nörotransmitter keşfedilmiştir ve her biri nörokimyasal karmaşıklığın bir labirentine yol açar. Bazı nörotransmitterlerin tuhaf bir özelliği, sadece birkaç bölgede sentezlenmeleridir. Ancak, ağırlıklarının çok üzerinde bir etkiye sahiptirler çünkü onları üreten bölgeler, geniş anatomik bağlantılar yoluyla beyin büyük bir kısmına ulaşır—bunlara “projeksiyon sistemleri” diyoruz. Bunun en açık örneği norepinefrindir; beyin sapındaki birkaç küçük hücre grubu içinde bulunur. Dikkat çekici bir şekilde, bu yerlerden gelen anatomik yollar neredeyse her yere, kortikal ve subkortikal bölgelere kadar gider ve bu molekülün beyindeki hücrel sinyalleşmeyi etkilemesini sağlar.

Dopamin de sadece birkaç bölgede üretilir, bunlardan biri de substantia nigradır. Buradaki dopamin içeren hücreler bazal gangliyonlara yansır ve bu sistem (substantia nigra artı bazal gangliyonlar) Parkinson hastalığının kökeninde yer aldığı için

kapsamlı bir şekilde incelenmiştir. Etkilenen kişilerde, substantia nigradaki dopaminerjik nöronlar ölür ve hastalığın semptomlarına neden olur: en önemlisi, titreme ve tekrarlayan hareketler ve ayakta durma ve yürüme gibi hareketleri başlatmada zorluktur. Neyse ki, dopaminin beyindeki konsantrasyonunu artıran ve kimyasal öncüsü olan L-DOPA'nın verilmesiyle motor bozukluklar büyük ölçüde düzeltilebilir.

1980'lerin başında, dopaminin motivasyon için önemli olduğu, ödül ve pekiştirme ile bağlantılı olduğu fikri şekillendi ve o zamandan beri muazzam bir çalışma hacmi, bu molekülün bu süreçlere dâhil olduğu yolları gösterdi. Bağımlılıkta dopaminle ilgili mekanizmaların nasıl değiştiği aktif olarak araştırılan bir sorudur. Amfetamin gibi psikostimülanlar da dâhil olmak üzere bağımlılığa yol açan ilaçların çoğu, striatumdaki dopamin seviyelerini artırır; bu durum, beyindeki belirli kimyasalları tespit etmek için az miktarda radyoaktif ilaç kullanılan pozitron emisyon tomografisi (PET) adı verilen bir görüntüleme yöntemi kullanılarak doğrulanabilir. Bu tekniği kullanan çalışmalar, uyuşturucu aldıktan sonra en fazla dopamin artışı gösteren katılımcıların aynı zamanda en yoğun “yüksek” veya coşku hissini bildirenler olduğunu göstermektedir (Volkow ve ark. 2009).

Bu nedenle, dopaminin zaman zaman neredeyse bir “ödül molekülü” gibi muamele görmesi çok şaşırtıcı değildir. Bu mantıksız yorum genel medyada ve uzmanlık dışı kitaplarda yaygındır. Ne yazık ki bazı nörobilimciler de bu şekilde konuşmaktadır. Ancak “ödül molekülü” diye bir şey yoktur- mesaj molekülü de değildir.¹⁰ Belirli bir nörotransmitter birden fazla işlevde yer alır ve etkisi, söz konusu davranışsal bağlam da dâhil olmak üzere, çalıştığı beyin bölgesine (ve devresine) bağlı olarak değişecektir. Birincisi, striatumdaki dopamin yalnızca motivasyonel olarak olumlu olaylarla ilgili değildir; olumsuz uyaranların işlenmesi

de bu molekülü içerir. Dolayısıyla, dopamin bir “ödül molekülü” değildir, aynı sebepten dolayı ona bir “hareket molekülü” de diyemeyiz (Parkinson hastalarında görülen motor bozukluklar göz önüne alındığında).

Bir nörotransmitteri tek bir işlevle ilişkilendirme eğilimi, ilerlemeyi engelleyen kavramsal bir eksikliktir. Şizofreninin yıkıcı zihinsel bozukluğunda dopaminin rolünü düşünün. 1949’da bir Fransız cerrah, on dokuzuncu yüzyılda yeni bir tür renkli boya olarak yaratılan bir kimyasalın bazı cerrahi hastalar üzerinde belirgin bir şekilde sakinleştirici etkisi olduğunu gözlemlemiştir (hastalara kimyasal boya vermeye tam olarak nasıl karar verdikleri başlı başına kafa karıştırıcıdır).¹⁴ Kısa süre sonra, ilgili bir boyanın şizofrenler üzerinde faydalı etkileri olduğu bulunmuş ve 1954’te Amerika Birleşik Devletleri’nde bu durum için bir tedavi olarak onaylanmıştır. Klorpromazin adı verilen bu kimyasal şizofreni hastalarını iyileştirmez, ancak yanlış inançlar (kişinin davranışlarının yakından izlendiği ve kaydedildiği düşüncesi gibi) ve düzensiz düşünce gibi şiddetli pozitif semptomları hafifletebilir.

Klorpromazin ve diğer daha etkili ilaçların (haloperidol gibi) başarısı, araştırmacıları şizofreninin “dopamin teorisine” götürmüştür (Crow 1980): Terapötik etkinliği olan ilaçlar (antipsikotik etkililer) dopamin etkisini *antagonize* eder. Bu çerçeveye göre, orta beyinden kortekse ve subkortikal yapılara giden dopaminerjik projeksiyonlar şizofrenide aşırı aktive olur ve alıcı bölgelere bu nörotransmitterden çok fazla atılır. Dopaminin bu zihinsel bozukluktaki rolüne ilişkin mevcut anlayış çok daha nüanslı olsa da temel dopamin teorisinden şu noktayı çıkarabiliriz: şizofreniye dopamin “neden olmaz”, ancak dopamin (ve diğer birçok molekül) içeren çoklu devrelerin oldukça karmaşık şekillerde düzensizleşmesiyle ortaya çıkar.

İÇ BAĞLAM SİNYALLERİ: YARALI MIYIM?

Üst kolikulus tarafından yapılan işlemler, organizmanın mevcut durumunu ileten sinyallerden faydalanır. Bu bilgiyi sağlayan yapılar arasında en önemlisi hipotalamustur. İsminin de ima ettiği gibi, hipotalamus talamusun hemen altında bulunur (nöroanatomi uzmanları burada çok yaratıcı olmamışlar!); ayrıca beyin sapının hemen üstündedir. 1900'lerin ilk yıllarında, hipotalamus üçüncü ventrikülü çevreleyen anatomik bir varlık olarak tanımlanmıştır (ventriküller beyin içinde beyin omurilik sıvısı ile dolu boşluklardır). 1904'te, Ramon y Cajal (2. Bölümde bahsedilmişti) hipotalamusu oluşturan birkaç "nükleer formasyon" (nöron kütleleri) tanımladı. Birçok kişi tarafından modern beyin cerrahisinin babası olarak kabul edilen Harvey Cushing, 1929'da hipotalamusun işlevlerini şu şekilde tanımladı: "Neredeyse başparmak tırnağıyla örtülebilecek kadar iyi gizlenmiş bu noktada, ilkel varoluşun—vejetatif, duygusal, üreme—ana kaynağı yatıyor" (Card, Swanson ve Moore 2003, 795 tarafından alıntılanmıştır).

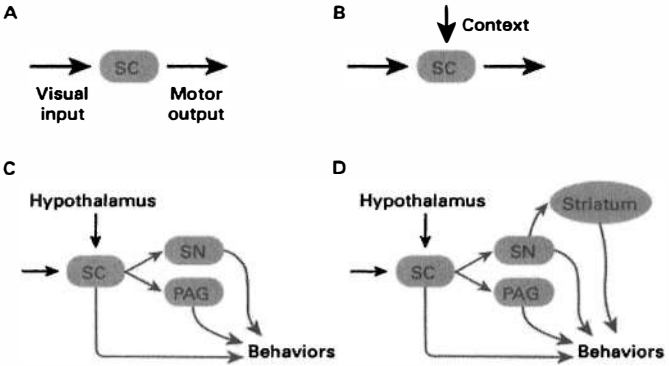
1920 ve 1930'lardan bu yana, hipotalamik işlev hakkındaki bilgilerimiz büyük ölçüde artmıştır. Mevcut anlayış, bu bölgenin nöroendokrin çıktılara (endokrin sistem, birçok vücut fonksiyonunu düzenleyen hormonları üreten ve salgılayan bir bez ağını içerir) katkıda bulunmanın yanı sıra, karmaşık homeostatik mekanizmalar da dâhil olmak üzere çok sayıda "temel" yaşamı koruma işlemine dâhil olduğu yönündeki önceki fikirle uyumludur. 5. Bölümde ele alacağımız gibi, hipotalamus, diğer işlevlerinin yanı sıra uyku/uyanıklık, açlık, susuzluk, seks ve savunma davranışlarıyla ilgili şaşırtıcı bir dizi sürece katılır.

Hipotalamustan sinyaller alan üst kolikulus böylece organizmanın iç durumu hakkında bir dizi sinyale vakıf olur. Du-

yusal girdiler daha sonra hayvanın durumuna uygun bir şekilde motor eylemlere yol açabilir. Yaralı mı, aç mı, uykulu mu?

DEVREYİ GENİŞLETME

Retinal girdileri alan ve bazı bağlantıları omuriliğe kadar uzandığından tek bir ek bağlantı ile kas hareketlerini etkileyebilen hareketleri doğrudan yönlendirebilen üst kolikulus ile bölüme başladık. Daha sonra, savunma ve iştah artırıcı davranışların üretilmesine yardımcı olan PAG'yi ekledik. Substantia nigranın, iştah artırıcı davranışlar için özellikle önemli olduğunu ve striatumu da dâhil ettiğimizde bu önemin belirgin ölçüde arttığını gördük. Hipotalamusun, sisteme önemli ölçüde bağlam bağımlılığı getirdiğini gözlemledik (Şekil 3.6).



Şekil 3.6 Genişletilmiş üst kolikulus devresi (SC). (a) Girdilerin doğrudan çıkışlara yol açtığı basit sensorimotor arayüz. (b) Bağlam sinyalleri devreyi etkileyebilir. (c) Substantia nigra (SN) ve periaqueductal gri (PAG) ile bağlantılar. (d) Substantia nigra da striatum ile sağlam bir şekilde bağlantılıdır.

Bu parçalar bir araya getirildiğinde, duyuşal girdiler, motor çıktılar ve aradaki parçalarla bir tür “minimal beyin” oluşur. “Aradaki” kısmın girdilerin ve çıktılarının nasıl ayrıştığını gösterdiğini unutmayın; kimse aynı şeyi tekrar tekrar yapmaktan hoşlanmaz ve doğa da bunu yapan her şeyi eleyecektir. Genel devre, bir hayvanın kritik soruyu yanıtlamasına yardımcı olur, “Kal, yaklaş ya da çekil?” Bir hayvanın zorlu ortamlarda gezinirken yaklaşma ve geri çekilme eylemlerini düzenlemeye yardımcı olur. Birleşik devre, genişletilmiş bir davranış repertuarını destekler ve hayvanı belirli bir girdi aldığı her seferinde aynı şekilde yanıt vermekten kurtarır.

Bu mini-beyin (ve hipotalamus ve striatum gibi komşu yapılar), merkezi sinir sistemini anlamamıza ve bazı yapıların davranışlara nasıl katkıda bulunduğunu düşünmemize olanak tanır. Bu beyin bölümünü ayırma egzersizinin ne kadar makul olduğunu sorgulamak gerek: Bu mini-beyni geri kalanından ayırabilir miyiz yoksa mini-beynin davranışsal işlevlere katkısını anlamak için ek yolları ve bölgeleri dikkate almamız mı gerekiyor? Belki de bu devrenin kilit bölgesi olan üst kolikulus/optik tectum, özellikle “basit” hayvanlarda, bu tür bir stratejinin işe yarayabileceği kadar izole edilmiştir. Bu olasılığı kısaca değerlendirelim (ayrıntılı bir tartışma için bkz. 9. Bölüm). Balıklarda, amfibilerde ve sürüngenlerde optik tectum büyüktür ve büyük bir etki alanına sahiptir (bkz. Striedter 2005). Bu omurgalılarda bilgi işleme süreci büyük ölçüde bu bölgeyi içerir ve çok sayıda giriş-çıkış yolu, işlevlerini anlamak amacıyla optik tectumu beynin “geri kalanından” izole etmeyi imkânsız kılar. Memelilerde ise, katmanlı kabuğu olan korteksi de içeren oldukça belirgin bir ön beyin bulunur. Belki bu durumda üst kolikulus daha izole ve dolayısıyla bir mini-beyin için daha iyi bir örnektir. Aksine, memelilerin üst kolikulusu merkezi sinir sisteminin geri kalanıyla fazlaca bağlan-

tılıdır, öyle ki bir yazar, bunun “benliği” destekleyebileceğini veya hatta tanımlayabileceğini bile önermiştir (Strehler 1991). Yazarın mantığına göre, “benlik” beynin anatomik olarak çok iyi bağlantılı bir yerinde bulunmalıdır!

Beyin bölgelerini izole etme ve davranışsal işlevlere nasıl katkıda bulunduklarını özetleme alıştırmaları, didaktik olarak yararlı olsa da tatmin edici değildir. Bir dereceye kadar, sadece okuma ve anlama sıralı bir şekilde ilerlediği için buna başvurmayaya devam edeceğiz. Ancak okuyucu, basitçe bir beyin yapısına işaret edip bir davranışın orada bulunduğunu söyleyemeyeceğimizi hatırlamalıdır. Bunun yerine, bu kitabın temel tezi, anatomik olarak *dağılmış devrelerin* söz konusu davranışları ortaya çıkardığıdır. Hatta bu dağınık devreler bile, daha geniş bir bağlamda, tam olarak davranan bir hayvan perspektifinden anlaşılmalıdır. Bunu akılda tutarak, beyin bölgelerinin işlevlere ve davranışlara nasıl katkıda bulunduğunu değerlendirmek için potansiyel bir strateji, ilgilenilen konumu ve bağlı olduğu alanların giderek genişleyen bir çemberini dikkate almaktır. O hâlde soru şudur: ilgilendiğimiz bu bölge, diğer bölgelerle birlikte ilgi alanındaki mekanizmaları nasıl gerçekleştirir?

Bu sorunu daha doğrudan ele almadan önce, kelime dağarcığımızı daha da geliştirmemiz ve standart bir ders kitabının “algı,” “biliş,” “duygu” vb. olarak sınıflandıracağı alanlarla ilişkilendirilen birçok kortikal ve subkortikal bölgeyle aşina olmamız gerekir. Aslında, bunu yapmadan önce bile, nörobilimcilerin öncelikli olarak karşılaştığı bir sorunu daha derinlemesine incelememiz gerekiyor: Beynin bireysel bölgelerini ve bunların davranışa katkılarını nasıl düşünmeliyiz?

BEYİN BÖLGELERİ NE İŞE YARAR?*

Geçtiğimiz bölümlerde çeşitli beyin bölgeleri ve bunların bazı işlevlerini tartıştık. Fakat bir “beyin alanı” tam olarak nedir? Beyin alanları az çok iyi tanımlanmış işlevlere sahip ayrık hesaplama birimleri midir? Bu soru beyni anlamamız için çok merkezî bir öneme sahip olduğundan, burada biraz yavaşlamamız ve konuyu daha derinlemesine tartışmamız gerekiyor. “Bir alan-bir işlev” fikrinin özünde büyük ölçüde modüler olan bir beyin organizasyonu varsayımının bulunduğunu görmekteyiz. Buna karşılık, kitap boyunca savunduğumuz üzere, belirli bir beyin alanı her zaman birden fazla işlevde yer alıyorsa, iddialarımızı nasıl gözden geçirmemiz gerekir?

TAN, TAN

Tan 21 yaşında hastaneye yatırıldığında, bir süredir konuşma yetisini kaybetmişti.¹ Artık tek bir heceden fazlasını telaffuz edemiyordu. Ne zaman bir soru sorulsa, çeşitli anlamlı jestler eşliğinde her zaman “tan, tan” diye cevap veriyordu. Bu yüzden hastanede sadece Tan lakabıyla tanınıyordu. Bu yetersizliğine rağmen, hastaneye kabul edildiği sırada gayet sağlıklı ve zeki görünüyordu ve kendisine söylenen hemen hemen her şeyi anlıyor gibi duruyordu. (Brezilya Portekizcesinde “tan-tan” halk dilinde aşağılayıcı

* Çeviri: Mustafa Bilici.

bir şekilde “deli” birini ifade etmek için kullanılır. Acaba bu kökenin Tan’ın içinde bulunduğu durumla bir ilgisi var mı?)

12 Nisan 1861’de, ilk başvurusundan yaklaşık 10 yıl sonra sağlığı hızla kötüleşirken, Tan sıradışı bir geçmişe sahip bir cerrah ve Fransa’da antropoloji alanının kurucularından olan Paul Broca tarafından muayene edildi. Beş gün sonra Tan ağır bir kangren yüzünden ölecekti. Öldükten sonra Tan’ın beyni otopsi ile çıkarıldı ve zamanla sertleşmesini sağlayan bir fiksasyon sıvısı içinde muhafaza edildi. Broca, yaptığı muayene ve otopsi bulgularına dayanarak Tan’ın konuşma bozukluğunun sol frontal lobdaki bir lezyondan kaynaklandığı sonucuna vardı. Broca, *Bulletin de la Société Anthropologique*’de yayınlanan ve sadece bir buçuk sayfa uzunluğundaki kısa vaka raporunu şu önemli sonuçla bitirmişti: “Tüm bulgular, mevcut vakada konuşma kaybının nedeninin frontal lob lezyonu olduğu inancına işaret etmektedir.” 150 yılı aşkın bir süre sonra bile Broca’nın bu vaka raporu beyin fonksiyonlarının lokalizasyonu tarihinde en önemli makale olarak kabul edilir.

BEYİN BÖLGELERİNİN İŞLEVİNİ KEŞFETMEK

Tarihsel olarak beyin lezyonları beynin alt bölümlerinin işlevini ortaya çıkarmada önemli bir rol oynamıştır. İki tür lezyon göz önünde bulundurulmuştur: bu lezyonlar insanlarda tümörler ve vasküler hastalıklardan kaynaklanan hasarlar; hayvanlarda ise cerrahi olarak oluşturulmuş keskin sınırlı lezyonlar şeklindedir. Broca’nın makalesi, birinci tür hasar şeklinden yola çıkarak zihinsel bir işlevin gerçekten de lokalize edilebileceği fikrini ortaya atmıştır. O zamanlar, kafanın içindeki gri ve beyaz maddeden oluşan kıvrımlı kütlenin zihinsel yetileri nasıl meydana getirdiği

hakkında çok az şey biliniyordu. Broca'nın gözlemlerinin, Franz Gall ve takipçileri tarafından benimsenen ve özellikle 1810-1840 yılları arasında etkili olan frenoloji akımının en parlak döneminden kısa bir süre sonra gerçekleştiğini unutmamak gerekir. Frenologlar, kafanın arka kısmının merkezinde bulunan ve şimdi görsel korteks olarak bildiğimiz yerde, "filoprogenitivite"yi yani, genel olarak yavru veya çocuk sevgisi gibi psikolojik eğilimleri belirlemek için bireylerin kafatasını gözlemler ve ellerlerdi.

Hayvanlarda lezyon çalışmalarının ilk serilerinden biri Eduard Hitzig ve Gustav Fritsch tarafından köpekler üzerinde gerçekleştirilmiştir (1870 yılında yayınlanmıştır).² Hitzig, bazı tıbbi durumları iyileştirmek için zayıf elektrik akımlarının olası faydalarıyla ilgilenen bir psikiyatristti. 1860'ların ortalarında, hastalara elektrik stimülasyonu uygulamak için bir cihaz geliştirmiş ve bir hastanın başının arkasına uygulanan akımın göz hareketlerini güvenilir bir şekilde ortaya çıkardığını gözlemlemiştir. Galvanizasyon olarak adlandırılan bu tekniğin kullanımı zamanla daha fazla araştırmanın yapılmasını teşvik etmiştir. Daha sonra Hitzig, bir anatomist olan Fritsch'i köpekler üzerinde yürütülecek çalışmalarda kendisine katılması için davet etti. En ünlü deneyleri iyi donanımlı bir üniversite laboratuvarında değil, Hitzig'in Berlin'deki evinin yatak odasındaki bir masada gerçekleştirildi. Başlangıçta köpek korteksini zayıf elektrik akımlarıyla elektriksel olarak uyardılar. Uyarılan bölgeyi sistematik olarak değiştirerek, ön pençe, arka pençe, yüz ve boyunda (her seferinde vücudun beyin uyarımının zıt tarafında ve kontralateral taraf olarak adlandırılan tarafta) kas tepkilerini ortaya çıkaran beyin alanlarını belirlediler. Daha sonra bir neşterle, ön pençe hareketine yol açan beyin alanını cerrahi olarak çıkardılar. Bu işlem kontralateral pençedeki tüm hareketi ortadan kaldırmasa da hareketi büyük ölçüde bozdu ve anormal vücut pozisyonlarının gö-

rülmesine yol açtı. Bu deneylerde hayvanların uyaranlara verdiği tepkiler değişmediği için duyuların normal olduğu düşünülmüştür. Başka bir deyişle, lezyonun neden olduğu gözlemlenen eksiklik, motor hareketler için nispeten seçici olsa da duyuşsal algı için seçici değildi ve hatta özgül bir vücut parçasıyla bağlantılıydı.

Broca'nın gözlemleri nasıl büyütülmemeliyse Hitzig ve Fritsch'in çalışmalarının önemi de abartılamamalıdır. Çünkü yazarların elektrik stimülasyonu ve lezyonların birleştirilmesine dayanan çıkarımları kadar, elde ettikleri bulgular da kendilerine özgüdür. Yazarların, "bazı psikolojik işlevler, belki de hepsi, somut bir şekilde ortaya çıkmak için korteksin sınırlandırılmış merkezlerine ihtiyaç duyar" şeklindeki abartılı ifadesi bu kendine özgülüğü ortaya koymaktadır. Yani, yazarlara göre korteks işlem çeşitli merkezleri içeriyordu. Bu nedenle Hitzig ve Fritsch araştırmacıların duyularla, hatta zekâ ile ilgili bölgeleri araştırmasının faydalı olacağını öne sürmüştür. Onlara göre zihinsel işlevlerin bulunduğu yerleri keşfetmenin zamanı gelmişti.

ZİHİNSEL İŞLEVLERİN AYRIŞTIRILMASI

Beyni en temel anlamıyla incelemek kesinlikle mümkündür. Bunun için aksonlar boyunca nöronal sinyal üretim ve yayılım mekanizmalarını, iki nöron arasındaki boşluk veya sinapstaki moleküler mekanizmaları vb. incelemek gerekir. Ancak, çoğu zaman, bir gün batımını görmek, bir çığlık duymak, bir cümle söylemek, bir çocukluk anısını hatırlamak ve gelecek hakkında belirsizlik hissetmek gibi çeşitli zihinsel işlevlerin sinirsel temelini anlamak için en temel beyin mekanizmaları bile incelenmelidir.

Zihin ve beyin bilimlerinin başlıca hedeflerinden biri zihnin işlevsel mimarisini açıkça ortaya çıkarmaktır. Bunun için

davranışın altında yatan zihinsel süreçleri tanımlamak ve karakterize etmek gerekir. Fakat ne yazık ki, zihinsel süreçler doğrudan incelemeye uygun değildir. Bu yüzden zihinsel süreçlerin varlığı dışsal tezahürlerden yani açık davranışlar dediğimiz şeylerden çıkarılır. Zihinsel işlevlere dair içgörü, Broca ile Hitzig ve Fritsch'in yaklaşımına benzer şekilde, dikkatle seçilmiş görevlerde, beyin hasarlarında ortaya çıkan tezahürlere dayanarak elde edilebilir. Geniş anlamda, zihinsel süreçlerin varlığı ve genel hatları, deneysel bir değişkenin farklı seviyelerini ve farklı beyin hasarı biçimlerini içeren görev performansının bir manipülasyondan diğerine değişme şeklinden çıkarılmaktadır. Zihinsel süreçleri tanımlamaya çalışırken dikkat edilen lezyonlar, beyinle doğrudan ilgilenmeyen bilişsel bilimciler için bile son derece değerlidir. Çünkü, beyin hasar gördüğünde davranışsal performansta ortaya çıkan bozukluklar bize zihnin organizasyonu hakkında değerli bilgiler verebilir. Örneğin, fiillerin ve isimlerin işlenmesi ne ölçüde birbirinden ayrıktır? Fiil olarak kullanılan kelimelerin (tohum ekmek ifadesindeki ekmek) işlenmesini isim olarak kullanılan aynı kelimelerden (beyaz ekmek ifadesindeki ekmek) daha fazla etkileyen bir hasar ortaya çıkarılırsa, bu, yukarıda işlevsel mimari olarak adlandırılan zihinsel süreçlerin organizasyonunu anlamak açısından son derece değerli olacaktır.

Ayrı zihinsel süreçlerin varlığını ortaya çıkarmak için araştırmacılar ayrışma mantığına güvenirler.³ İlk olarak tek bir ayrışmayı ele alalım. A ve B iki görev, mesela biri fiilleri, diğeri isimleri içersin; m de bir “manipülasyon” olsun. “Manipülasyon” bir bölgenin lezyonuna karşılık gelebilir ve hasar A'nın performansını bozup B'nin performansını bozmazsa bu durum bir ayrışma olarak düşünülür. Sonuç olarak, bir ayrışma, A için gerekli olan ancak B için gerekli olmayan temel bir zihinsel işlev olduğu çıkarımını desteklemiş kabul edilir.

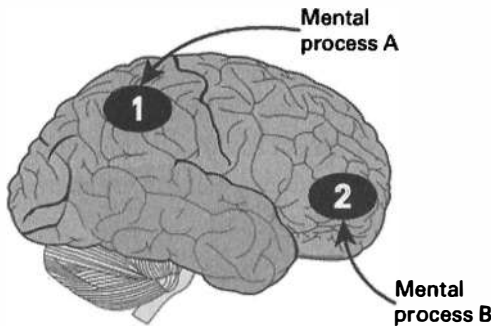
Ayrışma mantığı sinirbilimin merkezinde yer alır ve uzun zamandır zihinsel işlevleri yerelleştirmek için kullanılmaktadır. Bu mantık, insan yapımı bir cihaz üzerinde tersine mühendislik yapmak için benimsenen mantığa benzemektedir. Örneğin, standart otomobillere güç veren ve yanma sürecinde kilit bir unsur olan pistonların görevini “keşfetmek” için arabadaki pistonları çıkarmak gibi. Ancak tekli ayrışmalar çıkarım yapmak için yetersizdir ve yirminci yüzyılın ilk on yıllarında ve sonraki zamanlarda araştırmalarda sıklıkla kullanılmalarına rağmen, 1950’lerde araştırmacılar tekli ayrışmanın uygulanabilirliğini sorgulamaya başlamıştır. Örneğin, bazı durumlarda, bir lezyonu takiben ortaya çıkan genel eksiklikler sonuçların örüntüsünü açıklayabilir; belki de lezyon zor olan çoğu görevi bozmaktadır ve A görevi B görevinden daha zor olmaktadır.

A ve B görevlerinin (ve A ile B’nin eşleştirildiği boyutların) özenle seçildiği daha iyi deneysel tasarım ve metodolojinin, tahmin işleviyle ilgili sorunları iyileştirdiği açıktır. Bu basitçe, sağlam deneysel bilimin temel taşı olan iyi deneysel tasarımıdır. Sonuçta, bir deneysel koşulda değişiklik gözlenirse, soru her zaman “neye göre?” olacaktır. Kontrol koşulları, makul çıkarımlar yapmak için esastır. Bununla birlikte, zihinsel işlevlerin anatomik temellerini oluşturmaya çalışırken, tekli ayrıştırma stratejisi çok zayıf kalır. Metodolojinin yetersizliği, çift ayrışma mantığını gündeme getirmektedir (Şekil 4.1). Eğer bölge 1, A görevindeki performansı etkiler ama B görevindeki performansı etkilemezse tekli ayrışma gözlenir. Fakat bölge 2, B görevindeki performansı etkileyip A görevindeki performansı etkilemezse bu durumda çifte ayrışmadan bahsedilir. Hem tekli hem de çifte ayrışma A’nın gerekli ama B’nin gerekli olmadığı temel bir zihinsel işlev olduğunu gösterir. Çifte ayrışma mantığının gücü özgüllüğünde yatmaktadır; çünkü bölge 1. ve 2’nin lezyonları basitçe bir dizi

bozukluğa neden olmaz; bunun yerine, zihinsel işlevleri sınırlı düzeyde bozarlar.

ÇİFTE AYRIŞMA BİZE NE ANLATIYOR?

Fonksiyonel manyetik rezonans görüntüleme (fMRI) gibi modern nörogörüntüleme tekniklerinin ortaya çıkmasından önce, araştırmacılar beyin hasarlı hastalarda bozulmuş ve korunmuş yetenekleri inceleyerek beyin işlevlerini ortaya çıkarmaya çalıştılar. Nöropsikologların alet çantasındaki en güçlü araç ise az önce açıkladığımız çifte ayrışma yaklaşımıydı.



Şekil 4.1 Çifte ayrışma mantığı. Zihinsel süreç A, bölge 1'deki bir lezyondan etkileniyor ancak bölge 2'den etkilenmiyorsa ve zihinsel süreç B için bunun tam tersi söz konusuysa, bunların çift ayrılmış olduğunu söyleriz. Birçok sinirbilimciye göre (ama hepsine göre değil!) bu örüntü A ve B bölgelerinin işlevsel olarak özelleştğini göstermektedir.

İşte size spesifik bir örnek: Nörolojik olarak sağlam kişiler, somut bir anlamı (örneğin “masa”) veya soyut bir anlamı (ör-

neğin “gerçek”) olup olmadığına bakılmaksızın yazılı kelimeleri telaffuz etmekte zorluk çekmemelerine rağmen, şiddetli bir sol hemisfer inmesinden sonra PW isimli hasta, somut kelimelerin yüzde 67’sini doğru telaffuz ederken soyut kelimelerin yalnızca yüzde 13’ünü doğru telaffuz edebilmiştir.⁴

Somut ve soyut kelimelerin hasara karşı farklı şekilde duyarlı olduğu şeklindeki bulgular, sinir dokusunda bu işlevlerin ayrı ayrı temsil edildiklerini düşündürmüştür. Ancak alternatif bir görüş, PW’nin beynindeki hasarın somut ve soyut temsilleri eşit derecede etkilediği, fakat doğası gereği telaffuzu daha zor olduğu için soyut kelimelerin daha fazla bozulduğu yönündedir. Bu ikinci görüşe göre, beyin hasarının ardından soyut kelimelerin somut kelimelere kıyasla daha iyi okunması gibi ters bir ilişkinin görülmesi beklenmez. Nöropsikolog Elizabeth Warrington’ın sol hemisfer tümörü olan CAV isimli hastada gözlemlediği tam olarak buydu. Hasta Somut kelimelerin yüzde 36’sına karşılık soyut kelimelerin yüzde 55’ini doğru okumuştur. PW ve CAV isimli hastalar, somut ve soyut kelime okumada çifte ayrışma örnekleri olarak verilmektedir. Her iki lezyon da beynin sol yarım küresinde olmasına rağmen, lezyonların korteksin farklı bölümlerini tehlikeye attığı varsayılmıştır. Ayrıca, PW ve CAV’nin davranışsal bozuklukları diğer hastalarda da gözlenmiştir.

Beyin hasarlı hastaların yanı sıra fokal lezyonlu hayvanlar arasında da algı, eylem, duygu ve motivasyonu kapsayan birçok görev çifti için çifte ayrışma durumu tespit edilmiştir. Bu ilişki biçiminin tipik yorumunu örneklemek için, kendisi de son derece etkili bir bilim insanı olan Warrington’ın “soyut kelime eksikliği ile somut kelime eksikliği arasındaki çifte ayrışmanın tek makul yorumu ... kelimelerin anlamsal temsillerinin işlevsel ve yapısal organizasyonunun kategorik olduğudur” (Warrington 1981) sek-

lindeki çıkarımını düşünün. Yani, somut kelimelerin semantiği ile soyut kelimelerin semantiği ayrı ayrı uygulanmalıdır; yani farklı işlevlere dayanırlar ve beynin ayrı bölümlerinde gerçekleştirilirler. Bu yorumu destekleyen mantık, zihinsel işlevlerin, her birinin belirli bir işlevi yerine getirmeye tahsis edilmiş nispeten bağımsız işlem bileşenleri veya modüllerine dayandığı görüşüyle örtüşmektedir. Bu mantık birçok etkili araştırmacı tarafından benimsenmektedir. Aslında, çifte ayrışma ve modülerlik o kadar doğal bir şekilde bir araya geliyor ki, modülerliğin teorik perspektifi sinirbilimin çeşitli alt alanlarına hâkim hâle gelmiştir. Bir başka nöropsikolog Andrew Ellis'in de belirttiği gibi: "Modülerlik gerçeğiyle ilgili hiçbir tartışma olamaz, sadece doğası ve kapsamı hakkında tartışılabilir" (Ellis 1987, 402).⁵

MODÜLERLİK NEDİR?

Peki, beynin bölümleri ne kadar izole edilebilir? Modülerlik çeşitli şekillerde kavramsallaştırılabilir:⁶

M1: Bir sistemin iki parçası A ve B, ancak ve ancak ayrı ayrı modifiye edilebilirlerse modül olarak tanımlanır.

M2: Modifiye edilebilen alt sistemde yürütülen süreç, belirli bir tür girdi-çıkı eşlemesini işlemler.

M3: Sistemin öyle bir ayrışması vardır ki alt sistemler içindeki işlemsel etkileşimler alt sistemler arasındaki etkileşimlerden çok daha karmaşıktır.

M4: Alt sistemler diğer alt sistemlerle karmaşık ağlar oluşturur, böylece her biri çok daha karmaşık bir genel işlevin yalnızca belirli bir alt işlevini yerine getirir.

M5: Alt sistemin beyinde nispeten mekânsal olarak lokalize olması gerekir.

M1’de bahsedilen özellik modül fikrinin genel bir tanımını sunar, M2’de ise bazı girdi-çıkı ilişkilerinin söz konusu modül tarafından işlenmesi gerektiği belirtilmektedir. Peki ama modüller nelerdir? Belki de oldukça iyi sınırlandırılmış parçalar-
dır. Beynin arka kısmında birincil görsel kortekse karşılık gelen Brodmann’ın 17. Alanı örnek olarak verilebilir. Ancak modüllerin tek bir alandan daha fazlasını içerebileceğini kabul eden M3’teki özellik, daha az kısıtlayıcı bir modülerlik kavramını yakalamaya çalışır. Burada diğer alt sistemlerden nispeten sınırlandırılmış alt sistemlerin (ki bu sistemler belki de daha temel bileşenlerden oluşuyordur) var olduğu düşünülebilir. M4 özelliği, alt sistemlerin oldukça karmaşık olduğunu ve diğer alt sistemlerle etkileşime girebileceğini kabul ederek bir adım daha ileri gider. Yine de bir alt sistem olması için tanımlanabilir bir “temel” işlevi işlemlemelidir.

M1’den M4’e kadar olan özellikler geneldir ve doğal ya da insan yapımı herhangi bir sisteme uygulanabilir. M5 özelliği elbette beyne özgüdür ve kavramın sinirbilimde nasıl kavramsallaştırıldığına anahtardır. M5 özelliğinin bazı versiyonları geçerli olmadıkça, sistem modüler olarak kabul edilmeyecektir. Örneğin, işlevleri M1’den M4’e kadar olan özellikleri takip eden ancak fiziksel olarak mekânsal olarak dağıtılmış bir şekilde uygulanan bir beyin hayal etmek mümkündür (henüz üretilmemiş yapay bir beyin hayal edin; bu arada, filozoflar ve bilişsel bilimciler bu tür zorlu ihtimalleri uydurmaya bayılırlar). Böyle bir durumda sistem fiziksel bir ortamda nasıl örneklendirildiği açısından olmasa da işlevsel olarak modüler olacaktır.

Modülerliği ayrıştırılabilirlik açısından yeniden değerlendirmek faydalı olacaktır (1. Bölüm). Ayrıştırılabilir bir sistem, her bir alt sistemin kendi işini diğerlerinden bağımsız olarak yaptığı bir sistemdir. Buna karşılık, ayrıştırılamayan bir sistemde

bileşenler, onları ayırma girişimlerine meydan okuyacak kadar birbirleriyle ilişkilidir. Peki beyin ne tür bir sistemdir? Ayrıştırılabilir ve ayrıştırılamaz spektrumunun neresinde yer alır?

Bu soru boş bir teorik tartışma değildir; aksine zihin-beyin mimarisini araştırma stratejimizin merkezinde yer almaktadır. Daha da ileri gidersek şu soruyla yüzleşmek zorundayız: İndirgemeci bir analizin, yani daha basit alt bileşenler açısından bir analizin, başarısız olacağı sistem türleri var mıdır (Bechtel ve Richardson 2010)? Burada indirgemecilik, bilimin merkezinde yer alan ve daha karmaşık bir organizasyonun, bir araya getirildiğinde daha geniş sistemin davranışına yol açan alt parçalarının katkıları açısından anlaşıldığı yaklaşım türü anlamına gelmektedir.

Bileşenlerin, belki de nöronlardan farklı olmayan basit işleme unsurlarının, birbirinden (çok) ayrık işlemler gerçekleştirmediği ve sistem içindeki unsurlar arasındaki etkileşimlerin davranışını oluşturmaktan esas olarak sorumlu olduğu bir nesnenin durumunu düşünün. Zorluklara ek olarak, bileşenler arasındaki etkileşimlerin doğrusal olmadığı, örneğin daha fazla girdinin mutlaka daha fazla çıktıya dönüşmediği bir senaryo hayal edin (bkz. 8. Bölüm). Bu gibi durumlarda, nesnenin işleyişini varsayımsal alt bileşenlere indirgeyerek çözmeye çalışmanın aşılmaz güçlükler doğuracağını iddia ediyorum.

Elbette, soruyu bu şekilde sormak, bilimin temelini oluşturan mekanik analizlerin başarısına alışkın okuyuculara (ve benzer şekilde bilim insanlarına) ters gelebilir. Gerçekten de indirgemecilik, çoğu bilim insanının kabul ettiği bir felsefedir. Bu felsefe, her şeyi en küçük parçalarına indirger, özelliklerini belirler ve tüm sistemi açıklamaya çalışır. Kitap boyunca geliştirildiği üzere, açıklayıcı çalışmaların çoğunun etkileşimler düzeyinde yapılması gerektiğinden, indirgemeci yaklaşımın beyin işlevle-

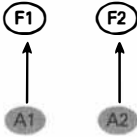
rinin, en iyi ihtimalle, kısır bir tanımını yaptığını inanıyorum. Ne yazık ki bir disiplin olarak nörobilim fazlasıyla indirgemecidir. Ancak indirgemecilik felsefesini reddetmek, bilimsel analize (yani parçalara ayırtırmaya ve bunların analizine) bir saldırı ve bu saldırıya eşlik eden ve kötü bir şekilde belirlenmiş bir bütüncüllüğün benimsenmesi anlamına gelmez. Bazen yirminci yüzyılın Darwin'i olarak selamlanan Ernst Mayr'ın belirttiği gibi, "Hiçbir karmaşık sistem dikkatli bir analiz yapılmadan anlaşılamaz; ancak, izole edilmiş bileşenlerin özellikleri kadar bileşenlerin etkileşimleri de dikkate alınmalıdır" (Mayr 2004, 34). Bu konular hakkında 8. Bölümde karmaşık sistemleri tartışırken daha çok şey söyleyeceğiz.

BİR ALAN EŞİTTİR BİR İŞLEV Mİ?

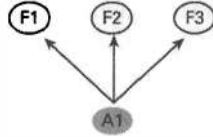
Beyin bölgelerine geri dönelim ve bir kez daha zihinsel süreçlerle ilişkilerini ele alalım. En basit formülasyonla, yani bir alan ile bir işlev arasında bire bir eşleşme olduğunu varsayarak başlayalım. Şimdilik bir alanın ne olduğunu tanımlayan bir dizi kriter bulabileceğimizi ve bunlar üzerinde anlaşılabileceğimizi varsayıyoruz. Belki Brodmann'ın yirminci yüzyılın başlarında tanımladığı gibi, belki de 1. Bölümde tartışılan son öneride tanımlandığı gibi alanlar vardır. Örneğin, birincil görme korteksinin işlevinin görsel algı olduğunu söyleyebiliriz ya da belki de görüntülerdeki keskin aydınlık-karanlık geçişleri şeklindeki kenarları tespit etmek gibi daha temel bir görsel mekanizma olduğunu belirtebiliriz. Aynı tür tanımlama beynin işitsel, kokusal vb. diğer duyuşal ve motor alanlarına da uygulanabilir. Bu tanımlama çabası, duyuşal ya da motor olmayan beyin bölgeleri için çok daha az anlaşılır hâle gelecektir, çünkü bu tür alanların işleyişini belirlemek ve tanımla-

mak çok daha zordur. Yine de teorik olarak, bu fikri beynin tüm bölümlerine genişletmeyi hayal edebiliriz. Bu çabanın sonucu, alan-işlev çiftlerinin bir listesi oluşacaktır: $L = \{(A_1, F_1), (A_2, F_2), \dots, (A_n, F_n)\}$, burada A alanları F işlevlerini uygular.

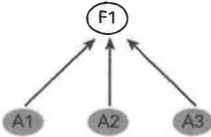
A One-to-one mapping



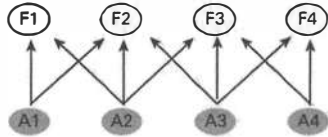
B One-to-many mapping



C Many-to-one mapping



D Many-to-many mapping



Şekil 4.2 Beyinde yapı-işlev eşlemesi. (a) Bir alan, A, tek bir işlevle, F, ilgili olabilir, örneğin insanlar amigdalanın korkuyu işlemek için özelleştğini öne sürdüklerinde olduğu gibi. (b) Ancak amigdalanın birden fazla işlevi yerine getirdiğini biliyoruz. (c) İşlevler açısından bakıldığında (tiksindirici işleme gibi), birden fazla alan bu işlevi yerine getirebilir. (d) Biyolojik sistemlerin unsurları, beynin alanları gibi, hepsinin en karmaşık eşleşmesini sergiler: çoktan çoğa.

Bugüne kadar yukardaki gibi bir liste sistematik olarak oluşturulamamıştır. Zira mevcut bilgiler bu stratejinin basit bir “alan-fonksiyon” listesi veremeyeceğini göstermektedir. Araştırmalar ilerledikçe, basit bir (A_1, F_1) çifti olarak başlayan durum, tedricen gelişir ve A_1 alanının F_1 dışında bir dizi $F_2, F_3, \dots, F_k$ fonk-

siyonuna katıldığı bir işlevler listesini içerecek şekilde büyüdüğü görülür. Başlangıçta alanın belirli bir işlevi yerine getirdiği öne sürülürken, ek çalışmalar arttıkça alanın birden fazla işleve katıldığını görmeye başlarız. Başka bir deyişle, manzara temel bire-bir $A_1 \rightarrow F_1$ eşleşmesinden bire-çok eşleşmesine doğru evrilir. Bu durum şöyle formüle edilebilir: $A_1 \rightarrow \{F_1, F_2, \dots, F_k\}$ (Şekil 4.2a ve 4.2b).

Şu örneği ele alalım: 1930'lerden itibaren maymunlarda yapılan lezyon çalışmaları, prefrontal korteksin, bir telefon numarasını çevirmeden önce birkaç saniye boyunca akılda tutma yeteneği gibi "çalışma belleğini" gerçekleştirdiğini öne sürdü. Beynin bu bölümüne odaklanan araştırmalar arttıkça, işlevler listesi birçok bilişsel işlemi içerecek şekilde büyüdü ve prefrontal korteks, "yürütücü işlevler" olarak adlandırılan şeyi anlamamızın odağı hâline geldi (bkz. 7. Bölüm). Aslında günümüzde bu liste bilişsel süreçlerle sınırlı kalmayıp duygu ve motivasyonla ilgili katkıları da içermektedir. Prefrontal korteks bu yüzden çok yönlüdür. Bu bölgenin "çok büyük" olduğu ve doğal olarak birden fazla sürece katılmasının beklendiği yönünde bir itiraz gelebilir. Bu geçerli bir itiraz olsa da tartışmalar "küçük alanlar" için de geçerlidir. Örneğin, genellikle olumsuz veya tiksindirici bilgilerin ele alınmasıyla ilişkilendirilen bir bölge olan amigdalayı ele alalım. Tiksindenmenin aksine, amigdala aynı zamanda iştah açıcı öğelerin işlenmesine de katılır. Üstelik bu çok işlevlilik amigdala alt çekirdekleri için bile geçerlidir.

Yapı-işlev ($A \rightarrow F$) eşleşmesini zihinsel işlevler açısından daha ayrıntılı olarak ele alalım: Belirli bir $\hat{I}$ işlevi beynin neresinde gerçekleştirilir? Fonksiyonel MRG ile yapılan deneylerde, bilişsel zorlanma gerektiren görevler frontal ve pariyetal korteksin birden fazla alanıyla ilişkili bulunmuştur. Örnekler, katılımcıların birçok uyarıcı arasından seçici olarak belirli uyarıcılara dikkat etmelerini ve ilgili olanlarla alakalı soruları yanıtlamalarını

gerektiren görevlerdir (Örneğin, mavi ve kırmızı nesneler içeren bir ekranda, mavi renkli olan dikdörtgen veya daire daha fazla mıdır?) Bu bölgeler dikkat etmede ve daha fazla sorgulanabilecek bilgileri seçmede önemlidir. Bu tür dikkat kontrol bölgeleri frontal ve parietal korteksin sınırlı kısımlarında gözlenir. Dolayısıyla, birden fazla bölge zihinsel bir işlevi yerine getirebilir, bu da çoktan bire eşlemenin bir örneğidir: $\{A_1 \text{ veya } A_2, \dots \text{ veya } A_j\} \rightarrow F_1$. (Bkz. Şekil 4.2c.) Burada “veya” kelimesinin açıkça kullanılması, diyelim ki A_1 ’in F_1 ’i gerçekleştirebildiğini, ancak A_2 ’nin de F_1 ’i gerçekleştirebildiğini ve bunun böyle devam ettiğini göstermektedir.⁷ Şimdi, bulgular birlikte ele alındığında, eğer beyin bölgeleri birçok işleve katılıyorsa ve işlevler birçok bölge tarafından gerçekleştirilebiliyorsa, ortaya çıkan yapı-işlev eşlemesi çoktan-çoğa şeklinde olacaktır (Şekil 4.2d). Söylemeye gerek yok ki, bu çoktan-çoğa özelliğine sahip sistemlerin incelenmesi, bire-bir organizasyona sahip sistemlerden çok daha zor olacaktır. (Benzer bir durum için, bir genin birçok özelliğe veya fizyolojik sürece katkıda bulunduğu bir durumu düşünün; oysa, özellikler veya fizyolojik süreçler büyük gen kümelerine bağlıdır).

Yapı-işlev ilişkileri, kesin olandan (örneğin, birincil görsel korteks nesne sınırlarını tespit etmekle ilgilidir) soyuta (örneğin, birincil görsel korteks görsel algıyla ilgilidir) kadar birçok düzeyde tanımlanabilir. Buna göre, yapı-işlev ilişkisi söz konusu alt parçalı yapıya bağlı olacaktır. Bazı araştırmacılar, bazı tanımlama düzeylerinde bir beyin bölgesinin birden fazla işleve sahip olmadığını, “uygun” olan düzeyin ise tek bir işleve sahip olacağını öne sürmüşlerdir (Price ve Friston 2005). Buna karşılık, bu kitapta geliştirilen ana fikir, sinirbilimciler tarafından zımnen kabul edilse ya da benimsense bile, bire-bir şeklindeki çerçevenin zihin ve beynin anlaşılmasında ilerlemeyi engelleyen bir aşırı basitleştirme olduğudur.

BEYİN ALANLARI ÇOK YÖNLÜDÜR

Eğer belirli beyin bölgeleri belirli tekil süreçleri gerçekleştirmiyorsa, bu süreçleri nasıl karakterize etmeliyiz? Tek bir “özet işleve” odaklanmak yerine, bir alanın işlevsel repertuarını tanımlamak daha iyidir: Olası geniş bir işlev yelpazesinde, bir alan bu işlevlerin her birine ne ölçüde katılıyordur? Bunun nasıl yapılacağı konusunda henüz bir fikir birliği oluşmamıştır, ancak aşağıda bazı ön bulguları tartışacağız. Yine de temel fikir basittir. Örneğin, dünyanın dört bir yanındaki kahve yetiştiricileri lezzeti aynı şekilde düşünür: bir lezzet profili veya paleti olarak. Üç özelliğinden bahsetmek gerekirse, Brezilya kahvesi popülerdir çünkü çok çikolatalımsı, cevizlimsi ve hafif asitlidir.

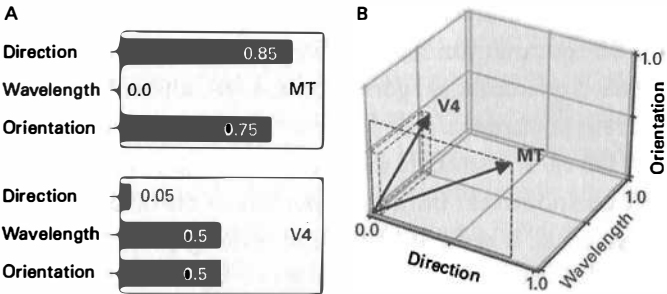
Hayvanlarla yapılan araştırmalarda, çeşitli uyaranlara verilen nöronal tepkileri ölçmek için elektrofizyolojik kayıtlar kullanılır. Bu tür çalışmalar titiz ve zahmetlidir, çünkü yakın zamana kadar çalışmaların büyük çoğunluğu tek bir beyin bölgesindeki tek (ya da çok az sayıda) elektrot(lar)dan kaydedilmiştir. Bir projeyi planlayan bir araştırmacı, amigdalada klasik koşullanmayı araştırmak gibi, hangi süreçleri hangi kesin konumda araştıracağına karar verir. Bu kararı verdikten sonra, araştırmacı, belirlenen alandaki hücrelerin uyarana yanıt özelliklerini belirlerken seçilen elektrot birden fazla komşu bölgeye yerleştirilir. Nitekim, ince aralıklı elektrot ızgaralarının bitişik nöronlardan aynı anda kayıt yapılabilmesine imkân veren daha yeni teknikler mevcuttur (bkz. 12. Bölüm). Bazı bölgeler için araştırmacılar, onlarca yıldır hücrelerin yanıt özelliklerini kataloglamışlardır; bu nedenle daha geniş yayınlanmış literatürü dikkate almak oldukça kapsamlı bir görüşe sahip olmayı sağlar. Özellikle, hücre yanıtlarını haritalama çalışması, ilgilenilen uyarıcı değişkenlerinin sistematik olarak manipüle edilebildiği göz önüne alındığında, algı

ve eylem arařtırmalarının temel dayanađı olmuřtur. Grsel bir uyarıcının fiziksel zelliklerini kesin olarak deđiřtirmenin kolay olduđu alıřmalar byledir. Bu yntemle, oksipital ve temporal kortekste bir dzineden fazla alandaki hcrelerin grsel nitelikleri incelenmiřtir. Benzer yntemle, hareketlerin hazırlanması ve ortaya ıkarılması sırasında nronal tepkileri belirlemek iin pariyetal ve frontal korteksteki eřitli alanlar da arařtırılmıřtır.

Bylece bir beyin blgesindeki iřlevsel hcre tiplerinin oranlarını zetlemek mmkn olmuřtur.⁸ rneđin, grsel kortekste V₄ (yani 4 numaralı grsel alan) ve MT (orta temporal lobda bulunur) olarak adlandırılan iki beyin blgesini ele alalım. MT alanındaki hcrelerin yaklařık yzde 85'i bir uyarının hareket ettiđi yn tercih ederken (mesel, bu nronlar sađa dođru harekete sola dođru harekete gre daha gl tepki verirler), oysa V₄ alanındaki nronların yalnızca yzde 5'i harekete tepki verir. Buna karřılık, V₄ alanındaki hcrelerin yzde 50'si grsel uyarının dalga boyuna (bir uyarının rengiyle ilgili) gl bir tepki gsterirken, MT alanındaki hibir hcrenin tepki vermediđi grlmektedir. Son olarak, MT alanındaki hcrelerin yzde 75'i grsel bir uyarının ynne, yani bir uyarının temel uzunluđu ile yatay bir izgi arasındaki grsel aıya, duyarlıdır ve V₄ alanındaki hcrelerin yzde 50'si de bu duyarlılıđa sahiptir. Bu  zelliđi UY, DB ve YN (sırasıyla uyarın yn, dalga boyu ve ynelim) olarak adlandıırırsak, bir alanın yanıtlarını bu  parametre ile zetleyebiliriz. Mesel řekil 4.3'te gsterildiđi gibi MT alanı iin UY=0.85, DB=0, ve YN=0.75. Bu deđerler V₄ alanı iin ise sırayla 0.05, 0.50 ve 0.50 ile tanımlanabilir.

Bu tr bir zet aıklama potansiyel olarak ok faydalı olabilir ve odađımızı hemen “bu blge X'i iřlemliyor” dřncesinden “bu blge birden fazla srece katılıyor” dřncesine kaydırır. Aynı zamanda, bu yaklařım bizi bazı etrefilli sorular zerinde

düşünmeye sevk etmektedir. Verilen örnekte, her biri ilgili olduğu düşünülen bir özellikle alakalı yalnızca üç boyut kullanılmıştır: Sırasıyla bir nesnenin hareketini, rengini ve şeklini hesaplamakla ilgili boyutlar. Ama neden sadece üç özellikle sınırlandırılır? Elbette yeni özellikler ekleyebiliriz, ancak yine de tüm “önemli” özellikleri kapsayacağımızın garantisi yoktur. Aslında, yapılan araştırmaların nitelikleri araştırmacıların bildiklerini ve muhtemelen ilginç bulduklarını daha çok yansıtmaktadır. Araştırmaların çerçevesinin esas olarak duyuşal veya motor olmayan beyin alanları için giderek zorlaşmasının bir nedeni de bilindik ve ilgi çekici özelliklerin araştırılmasıdır; çünkü duyuşal-motor özellikler araştırmacılar için daha sezgisel olabilirken, bilişsel, duyuşal ve motivasyonel boyutlar çok daha az sezgiseldir. Aslında bu boyutların varlığı araştırmacılar tarafından sürekli tartışılmaktadırlar! Peki, prefrontal korteksin bir dizi zihinsel sürece dâhil olan bölgeleri için hangi özellikler kümesini dikkate almalıyız?

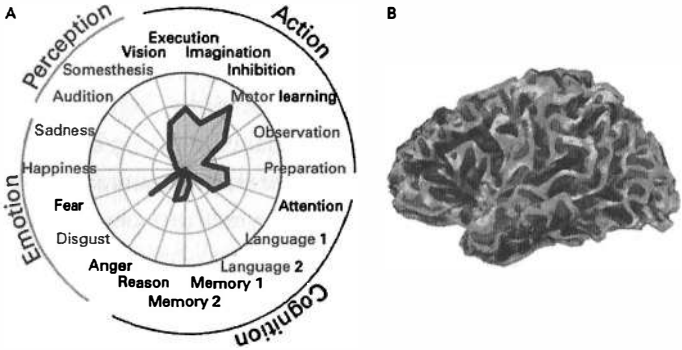


Şekil 4.3 Beyin bölgelerinin çok işlevli tanımı. (a) MT ve V4 görsel alanları üç özellik açısından tanımlanabilir: yön, dalga boyu ve oryantasyon. (b) İki alanın görsel temsili.

Daha temel olarak, uygun fonksiyon uzayını bilmemiz ya da tahmin etmenin iyi bir yoluna sahip olmamız gerekir. Tüm zihinsel işlevleri tanımlayan küçük bir işlevler kümesi var mıdır? Zihinsel işlevler bir dildeki fonemler gibi midir? İngilizcede, konuşulan kelimeleri oluşturan temel sesler olan yaklaşık 42 fonem vardır. Zihinsel süreçlerin tüm “alanını” tanımlayan 42 işlev var mıdır? Peki ya 420? Bu temel sorulara yanıtımız olmasa da bir alanın yeteneklerinin bir tür çok işlevli, çok boyutlu tanımına ihtiyaç vardır. Tek işlevli bir tanımlama, çıkarılması gereken bir deli gömleği gibidir. (Matematik geçmişi olan okuyucular için, fonemler gibi temel unsurları doğrusal cebirde olduğu gibi bir alt uzayı kapsayan bir “temel küme” veya Fourier veya dalgacık analizinde olduğu gibi keyfi sinyalleri yeniden yapılandırmak için kullanılabilen “temel işlevler”e benzetebiliriz).

Çok işlevli yaklaşım, fonksiyonel MRI dâhil olmak üzere nörogörüntüleme araştırmaları göz önünde bulundurularak gösterilebilir. Sırt üstü yatan katılımcıları incelemenin getirdiği bariz sınırlamalara rağmen (çünkü birçok insan bu esnada uykulu hissedecek ve hatta anlık olarak uyuklayabilecektir, deneklerden etrafta dolaşmalarını ve “davranışlar üretmelerini” isteyemeyeceğimizden bahsetmiyorum bile), beyni noninvaziv ve zararsız bir şekilde inceleme becerimiz, algı ve eylemden problem çözme ve ahlaka kadar şaşırtıcı bir zihinsel süreç yelpazesini inceleyebileceğimiz anlamına gelir. İlk fonksiyonel MRI çalışmalarının 1992 yılında yayınlanmasından sonra ciddi bir ivme kazanan bu literatürün büyümesiyle birlikte, binlerce çalışmanın sonuçlarını tek bir yerde birleştiren çeşitli veri havuzları oluşturulmuştur.

Laboratuvarımızda, beyindeki bölgelerin “işlevsel profilini” karakterize etmek için bu veri havuzlarından yararlandık. Algı, eylem, duygu ve biliş ile bağlantılı olanlar da dâhil olmak üzere çok çeşitli zihinsel süreçleri kapsadığı öne sürülen 20 “görev alanı” seç-



Şekil 4.4 Beyin bölgelerinin çok işlevliliği. (a) Radyal bir çizim örnek bir bölgenin işlevsel profilini göstermektedir. Dört sınıfta (algı, eylem, kavrama, duygu) 20 özellik içermektedir. Çizim, her bir özellik için bölgenin katılım derecesini göstermektedir. Örneğin, iğrenme ile ilgili resimler veya kelimeler içeren duygu çalışmaları bölgeyi güçlü bir şekilde meşgul eder, ancak diğer duygularla ilgili içerik meşgul etmez. (b) Renk eki, korteks boyunca işlevsel çeşitliliğin bir ölçüsünün dağılımını göstermektedir (daha sıcak renkler daha yüksek çeşitliliği gösterir; daha soğuk renkler, daha az çeşitlilik).

Kaynak: Panel B Anderson, Kinnison ve Pessoa'dan (2013) alınan izinle yeniden üretilmiştir.

tik. Mevcut yayınlanmış çalışmaların tüm veri tabanını göz önünde bulundurarak, her beyin konumunda, 20 alan özelliğinin her birinin göreceli katılım derecesini gösteren 20 boyutlu bir işlevsel açıklama oluşturduk (Şekil 4.4a). Esasen, söz konusu görev alanına dikkat çekerek, o beyin konumunda bir aktivasyonun kaç kez rapor edildiğini saydık. Örneğin, bir kontrol görevine kıyasla bir dil görevi sırasında daha güçlü tepkiler bildiren bir çalışma, bildirilen konumdaki “dil” alanına sayılacaktır. Beyin bölgelerinin işlevsel olarak oldukça çeşitli olduğunu ve birçok alandaki görevler tara-

findan meşgul edildiğini bulduk. Ancak bu, tek tip yanıt verdikleri anlamına gelmiyordu; zaman zaman daha belirgin olan tercihleri vardı. Çok işlevliliğin beyin genelinde nasıl değiştiğini anlamak için, işlevsel çeşitliliği özetleyen bir ölçü hesapladık. Birden fazla alandaki görevlerle meşgul olan bir beyin bölgesi yüksek çeşitliliğe sahip olurken, yalnızca birkaç alandaki görevlerle meşgul olanlar düşük çeşitliliğe sahip olacaktır. Beyin genelinde farklılık gösteren işlevsel çeşitlilik (Şekil 4.4b), bazı beyin bölgelerinde çok çeşitli deneysel koşullar tarafından desteklenmiştir.

Şekil 4.4'te özetlenen bulgular, her biri belirli bir hesaplama tarzına sahip, işlevsel olarak çeşitlilik gösteren beyin bölgelerinin bir tasvirini göstermektedir. Buradaki amaç, daha kesin bir resim ortaya koymaktan ziyade çok boyutlu yaklaşımı göstermektir. Birincisi, sonuçlar tamamen nispeten düşük uzamsal çözünürlüğe sahip tek bir tekniğe dayanmaktadır. (Fonksiyonel MRI'de, her konumdaki bir sinyal çok sayıda nöronla ilgili işlemleri bir araya getirir; "voksel" adı verilen tipik bir konum kolayca milyonlarca nöron içerebilir). Bu yaklaşım aynı zamanda literatürde mevcut olan doğrulama yanlılığını da hesaba katmaktadır. Örneğin, araştırmacılar genellikle amigdala aktivasyonunu duygularla ilişkilendirir ve dolayısıyla bu ilişkiyi yansıtan sonuçlar yayınlama olasılıkları daha yüksektir; bu da amigdala ile "duygu" alanı arasındaki ilişkiyi artıracak bir yanlılık oluşturur (araştırmacıların "duygu" derken farklı şeyler kastetmiş olabilecekleri göz ardı edilmemelidir). Son olarak, çalışma zihinsel görevlerin 20 boyutlu uzayının makul bir ayrıştırma olduğu varsayımını yapmaktadır. Elbette başka birçok ayrıştırma mümkündür ve bunların bir koleksiyonunu aynı anda ele almak daha da bilgilendirici olabilir (bu, kahveyi önce belirli bir nitelikler kümesi açısından tanımlamaya, ancak daha sonra ayrı nitelik grupları kullanarak açıklamaya benzetilebilir).

BEYİN BÖLGELERİ HAKKINDA NASIL DÜŞÜNMEİYİZ?

Sinirbilim, on dokuzuncu yüzyılın son birkaç on yılındaki modern başlangıcından bu yana şu soru üzerinde kafa yormuştur: Bu soru Paul Morgane tarafından, *kortikal ve subkortikal yapılar boyunca geniş bir alana dağılmış ve anatomik olarak ayrı bir bütünleştirici merkeze veya sisteme başvurmaksızın bir şekilde işlevsel bir birime entegre edilmiş nöron organizasyonlarını görselleştirmenin ve hatta kavramsallaştırmanın doğasında var olan zorluğu tanımlarken güçlü bir şekilde özetlendiği gibi ... ifade edilmiştir* (Morgane 1979, 14).

Başka bir deyişle, eğer işlevler mekânsal olarak sınırlandırılmış bir alanla sınırlı değilse, o zaman işin aslı nedir?

Bilim, fizik ve mühendislikteki gibi modüler sistemleri tanımlamakta son derece yetenekli olduğunu kanıtlamış olsa da çalışma nesnesi açıkça ayrıştırılabilir olmadığında o kadar ilerleme kaydedememiştir. Bu durum hem beyin bilimi hem de genetik için geçerlidir. Her ikisinin de biyoloji alanına girmesi şaşırtıcı değildir, zira biyolojinin kendine has ve onu fiziksel bilimlerden ayıran özellikleri vardır.⁹

Bu bölümde ortaya konan fikirler, kitabın geri kalanında beyin bölgelerini nasıl tanımlayacağımıza dair çıkarımlar içermektedir. İlk başta, önemli işlevlerinden bazıları vurgulanacak ve beyin bölgeleri çoğunlukla kendi başlarına tartışılacaktır; bu didaktik açıdan neredeyse kaçınılmazdır. Bu nedenle, zaman zaman, anlatılan işlevlerden ya da davranışlardan bölgelerin kendileri sorumluymuş gibi bir görünüm oluşabilecektir. Bunun yerine okuyucu, beyin bölgelerinin belirli işlemlere, işlevlere, süreçlere veya davranışlara ancak birden fazla beyin bölgesinden oluşan daha büyük devrelere katılarak gerçekleştirdiğini akılda tutmalıdır. Bu nedenle, belirli bir bölgenin rolüne ilişkin anlayışımız kademeli olarak geliştirilmelidir, böylece bir bölgenin diğer

bölgelerle nasıl etkileşime girdiğine dair içgörü kazandıkça, sonunda o bölgenin işlevsel katkıları ve repertuarı hakkında daha iyi bir anlayışa sahip olacağız.

DUYGU VE MOTİVASYON: SUBKORTİKAL OYUNCULAR

Bu bölümde, duygu işlemede merkezi rol aldığına inanılan bazı beyin bölgelerini öğreneceğiz: hipotalamus ve amigdala. Yirminci yüzyılın çoğunda, hipotalamus duyguların merkez üssü olarak kabul ediliyordu, fakat yakın zamanda, amigdala bu pozisyonu devraldı. Ayrıca striatum ve onunla yakın ilişki içinde çalışan orta beyindeki bölgeler hakkında da bilgi vereceğiz. Bu bölgeler, ödül ve motivasyonda önemli rol oynayan nörotransmitter olan dopamini üretmektedir. Ancak unutmayın ki, tüm zihinsel işlevler dağınık devrelere dayanır ve odak noktamız bunu öğrenme sürecine yardımcı olacak ve başlamamızı sağlayacak alanlardır.

Günümüzde bilimsel konferanslar on binlerce araştırmacıyı kendine çeken büyük etkinlikler olabilmektedir. Bu alanda dünyanın en büyüğü olan Sinirbilim Topluluğu'nun yıllık konferansı her sonbaharda Amerika Birleşik Devletleri'nde toplanır ve şu anda 40.000'den fazla katılımcıyı bir araya getirmektedir. Yerel haber kanalları en çok rağbet gören bilim insanlarından bazıları ile röportajlar yaparlar ve bu buluşma camia için oldukça büyük bir olaydır. Fakat, on dokuzuncu yüzyılın sonlarında, araştırma toplantıları çok daha büyük olaylardı (Finger 1994, 54). Londra'da düzenlenen 120.000'den fazla katılımcının yer aldığı 1881 Uluslararası Tıp Kongresi'ne Avrupa'nın tüm kraliyet ailesi davet edilmişti. Kongredeki sunumlardan biri Strasburg Üniver-

* Çeviri: Özge Yılmaz.

sitesi'nde fizyoloji profesörü olan Friedrich Goltz'a aitti. Birçok dönemdaşı gibi Goltz da işlevlerin beyindeki lokalizasyonları ile ilgileniyordu. Yazar bu konuda çok sayıda itibarlı makale yayımlamakla kalmadı, aynı zamanda Avrupa'daki toplantılarda beyin lezyonları olan köpekleri sergileyerek geniş çapta dikkat çekti. Sunumları tam bir gösteri gibiydi. Kürsüye çıkar, beyin lezyonu olan bir köpeği bozulmuş veya korunmuş davranışını göstermek için yanında getirir ve bu davranışı kürsüde tartışır. Bazen çantasını açar ve bir köpeğin kafatasını çantasından çıkardığı beyin kalıntılarını kullanarak tekrar oluştururdu. Hatta bazı durumlarda, uluslararası üne sahip bilim insanlarından oluşan ayrı bir panelde lezyon değerlendirilir ve bilim camiasına rapor edilirdi.

Bazı çalışmalarında, Goltz, bir köpeğin beyninin tüm kortikal yüzeyini çıkarır ve hayvanın iyileşmesini beklerdi. Artık korteksi olmayan bu hayvan hayatta kalıyordu ama genellikle bir hareketi başlatamıyor ve olduğu yerde donakalıyordu. Goltz, korteksi çıkarılmış bu hayvanların hâlâ kontrolsüz "öfke" tepkileri oluşturabileceğini de gösterdi ve kortikal bölgelerin duygusal ifadelerin üretimi için gerekli olmadığı sonucuna vardı. Ancak, eğer kortekse ihtiyaç yoksa, beynin diğer bölümleri işin içinde olmalıydı. Duyguların "korteksin altında" bir yerde olması da ondokuzuncu yüzyıl düşünce yapısıyla tamamen tutarlıydı.

VİKTORYA DÖNEMİ İNGİLTERE'Sİ VE İÇİNDEKİ CANAVAR

Charles Darwin, 1871'de yazdığı *The Descent of Man* (İnsanın Türeyişi) adlı kitabın sonuç bölümünde, insanın "ilkel kökeninin silinmez izinin" insan zihninde hâlâ görülebildiğini ve bunun sonucu olarak da "içindeki canavarı" bastırmanın gerekli olduğunu

yazmıştı -en azından bazı zamanlarda. Aslında bu görüş pek de orijinal değildi ve izi, batı dünyasında en az Antik Yunan'a kadar sürülebilirdi. Darwin'in zamanında duygu ilkel, akıl ise daha gelişmiş bir meleke olarak kabul edilirdi. "Gerçek zekânın" kortikal bölgelerden, özellikle ön lobdan kaynaklandığı, duygunun ise beynin alt kısmında, beyin sapının aşağı bölgelerinde bulunduğu düşünülüyordu.

Darwin'in Türlerin Kökeni'nin (1859) yayınlanmasını takip eden yıllar, sadece biyolojide değil, sosyal bilimlerde de pek çok kuramlaştırmamanın olduğu bir dönem olmuştu. Herbert Spencer ve diğerleri, biyolojik evrim teorisinin temel kavramlarını, kültür ve etik de dâhil olmak üzere sosyal konulara uygulamışlardı. *Hiyerarşi* bu düşünce tarzının merkezinde yer almıştı. Evrimleşmiş toplumların hayatta kalabilmesi için hiyerarşik bir yönetim yapısının yanı sıra birey düzeyinde özdenetim duygusunun da meşrulaştırılması gerektiğini savunmuşlardı¹. Dolayısıyla, bu fikirler beyin hasarlarının sağ kalma ve davranış üzerindeki sonuçlarını niteleyen bir tıbbi uzmanlık olan nöroloji üzerinde de derin bir etki yaratmıştı. Bugün bile en nüfuzlu İngiliz nörolog sayılan John Hughlings Jackson, karmaşık yapıların daha ilkel olanlar üzerinde kademeli olarak büyüdüğü bir evrim mantığına dayanan hiyerarşik bir beyin organizasyonu görüşünü benimsemişti. Dahası, kortekste ki "daha yüksek" merkezler alttaki "daha düşük" merkezlere baskı yapar ve bu kontrolün ortadan kalktığı herhangi bir durum, en medeni insanın bile ilkel ataları gibi davranmasına neden olabilirdi. Bu katmanlı şema Sigmund Freud'un id (alt seviye) ve süperegö (üst seviye) yapılarında da yer almıştı. (Freud ayrıca egonun diğer ikisi arasında aracı bir rol oynadığını düşünmüştü). İlginçtir ki, Freud başlangıçta klinik nörolog olarak eğitim almış ve Jackson'ın çalışmalarının büyük bir hayranı olmuştur.

Bu çerçevede, beyin bilimciler “rasyonel düşünceyi” serebral korteksin, özellikle de frontal lobun bir bölgesi olarak görürlerken, duygunun nöral temelini korteksin altındaki bölgelerde aramaları şaşırtıcı değildir. Şimdi, talamusun altındaki bir hücre grubu olan hipotalamustan başlayarak, tarihsel olarak duygularla bağlantılı olduğu düşünülen bazı beyin bölgelerini tanıyalım.

HİPOTALAMUS VE OLMAYAN ÖFKE

Araştırmacılar hipotalamusu (bkz. Şekil 2.2) ancak yirminci yüzyılın ilk yıllarında net bir anatomik oluşum olarak tanımlayabilmişlerdi. Bunun ardından, hipotalamus duygusal işlemlemeye katkıları yoğun bir araştırma ve tartışma konusu olacaktı.

On dokuzuncu yüzyılın son yıllarında, beynin dış dünyayla nasıl etkileşime girdiğini, örneğin görsel girdilerle veya hareketin üretimiyle ilgili alanları tanımlamak suretiyle incelemek için güçlü bir baskı vardı. Fakat, daha küçük bir grup bilim insanı farklı bir amacı hedef aldı. Bu hedef doğrultusunda, sinir sisteminin iç dünyamızı nasıl işlemlediği, yaşamın sürdürülmesi için gerekli olan solunum ve dolaşımın nasıl kontrol edildiği, vejetatif (otonomik olarak da adlandırılır) işlevler -beslenme, metabolik ve endokrin işlevler- dâhil olmak üzere diğer işlevleri nasıl organize ettiği keşfedildi. Periferik otonom sinir sistemini ikili bir organizasyon içinde, sempatik ve parasempatik olarak tanımlamadaki ilerleme göz önüne alındığında, merkezi sinir sisteminin vejetatif işlevleri anlama çabası, daha yerinde bir zamanlamaya dayanıyordu.

Periferik sinir sistemi, sinir sisteminin beyin ve omurilik dışında kalan kısımlarını ihtiva eder. Otonom sinir sistemi, bilhassa iç organları, kan damarlarını ve salgı bezlerini innerve eden

uyarıcı nöronlardan oluşur. Otonom sinir sisteminin sempatik alt bölümü, bir kriz durumunda en aktif olma eğilimindedir. Bu kriz durumları genellikle savaş, kaç, şok/donma, ve seks (Amerikan tıp öğrencilerinin “dört F” olarak ezberlediği) yanıtları olarak gösterilebilir. Parasempatik alt bölüm ise sindirime, büyümeye, bağışıklık yanıtlarına ve enerji depolamaya olanak tanır. Çoğu zaman, iki bölümün aktivitesi karşılıklı olarak ilişkilidir; biri yükselirken, diğeri düşüştedir. Sempatik sinir sistemi, kısa süreli bir acil durumda, aslında parasempatik bir bileşen olan uzun vadede sağlıklı kalma karşılığında vücudu çılgınca harekete geçirir. Bütün olarak bakıldığında, iki sistem de aynı anda güçlü bir şekilde uyarılamaz; genel rolleri uyuşmaz.

1909 ile 1928 yılları arasında gerçekleştirilen bir dizi çalışmada, Johann Paul Karplus ve Alois Kreidl, bir kedinin hipotalamusunu elektriksel olarak uyararak, otonom fonksiyonlardaki rolünü göstermişlerdi. Bu işlevler gözyaşı salgısı, tükürük salgısı, ayak tabanlarından ölçülen ter salgısı, kan basıncında artış ve mesane kasılmasıdır (Pribram 1960; Wang 1965). Fakat, Hipotalamusu duygu araştırmaları sahnesine taşıyan Walter Cannon ve öğrencileri olacaktı.² Sindirim işlevlerini çalışmak için X-ışınının ilk versiyonlarını kullanan Cannon, o zamanlar bir tıp öğrencisiydi (1900), ve bir kedi heyecanlandığında, gıdanın yemek borusundan, mideye ve bağırsaklara ilerlemesini sağlayan peristaltik kasılmaların hemen durduğunu fark etti. Kendisi dikkatli bir deneyci idi ve bunu kedide defalarca test etti. Kedi sakinleştikten yaklaşık 30 saniye sonra sindirim hareketlerinin tekrar başladığını tespit etti. Cannon’a göre, bir duygusal durum ile sindirim arasındaki bağlantı, sinir sisteminin sindirim sistemini kontrol etmede doğrudan bir rol oynadığına dair bir ipucuydu.

Yirminci yüzyılın ilk yıllarında Cannon’un araştırmalarının büyük bir kısmı, otonom sinir sisteminin işleyişini ortaya

çıkarmaya çalıştı. “Duygusal uyarılmanın” ve sempatik sistemin yaygın aktivitesinin sanki hayvanı dövüşmeye ya da bir yırtıcıdan kaçmaya hazırlıyormuş gibi arttığını fark etti. Onun görüşüne göre, bu yanıtlar zorlayıcı ve stresli koşullar altında hayatta kalmak amacıyla vücutta bulunan kaynakları harekete geçirirdi. Eğer bu fikirler size tanıdık geliyorsa, aslında Cannon’un kendisinin adını koyduğu “savaş-kaç” ifadesiyle popüler hâle gelmiş olmalarındandır.

Cannon ve arkadaşları beyin sapının duygular üzerindeki rolünü tanımlamak için bir dizi deney gerçekleştirmişlerdi. Serebral korteksleri beyin sapından ayrılmış olan kedilerin anesteziyenin çıkarken öfke yanıtları oluşturdıklarını bulmuşlardı (Cannon and Britton 1925). Bu “öfke” yanıtı, genellikle tıslama, hırlama, kabarma ve pati atma gibi tepkilerin karışımından oluşmaktaydı. Bu yanıtlar, koordineli bir şekilde ortaya çıkmasına rağmen, asla etkin bir savunma ifade etmiyordu. Çünkü, gerçek öfkeyi yansıtmıyordu ve tetikleyici uyarana düzgünce yöneltilmemişlerdi. Bu sebeple, bu tepkilere “sahte öfke” adı verilmişti.

Cannon’un laboratuvarında doktora öğrencisi olan Philip Bard’ın doktora tezi için bir konuya ihtiyacı olduğunda, Cannon ona merkezi sinir sisteminin otonomik sinir sistemi ile ilişkisini çalışmasını önermişti.³ Bard, araştırmasını yürütürken Cannon’dan bağımsız hareket edebiliyordu ve sahte öfkenin sorumlusu olan beyin bölgesini araştırmaya karar verdi. Bu bölge, o dönemde çoğu araştırmacının inandığı üzere beyin sapındaki herhangi bir bölge miydi, yoksa ön beyindeki muhtemel subkortikal alanlar mıydı? Bard, öncelikle kedileri sahte öfkenin oluşacağı şekilde dekortike etti. Sonrasında kritik subkortikal beyin bölgesini tespit etmek için çeşitli hasarlar oluşturdu ve hipotalamusu (posterior) zedeleyene kadar tepkinin etkilenmediğini gördü. Hem

Bard hem Cannon bu sonucu sahte öfke için kritik bölge olarak hipotalamusun keşfedilmesi şeklinde yorumladılar.

Bard'ın yaptığı bir dizi araştırmanın geniş kapsamlı sonuçları, hipotalamusu duygudan sorumlu devrenin merkezi bir parçası hâline getirdi. Öyle ki, takip eden yıllarda, “duygusal beyin” olarak sıklıkla hipotalamus anıldı: eğer bir beyin bölgesi hipotalamus ile bağlantılı ise, duygu süreçlerinde önemli bir rol oynama konusunda güçlü bir adaydı.

Cannon ve Bard, dekortike edilmiş hayvanlarda gözlemlenen duygusal davranışlara “sahte öfke” adını vermişlerdi. Peki neden “sahte”? Daha derin bir seviyede, duygunun iki anahtar bileşeni içerdiği düşünülmüştü: eylem şekli ve deneyimleme şekli (Bard 1934). Aslında, eylemleri tanımlamak oldukça düz bir işlemdi (gereken sadece dikkatli bir gözlemdir). Öznel deneyimler ise tariflenmesi daha zor bir kavramdı ve ancak bir duygunun nasıl “hissedildiğinden” bahsederdi. Korteks bir kere çıkarıldığında öfkenin öznel boyutlarını da içeren bilinç hâlinin değiştiğine ve yok olduğuna inanılırdı -kişi eyleme geçebilirdi ama bir robot gibi, “içeride kimsenin olmadığı” tarzda bir eylem olabilirdi bu⁴. Pek çok araştırmacı, Bard ve Cannon'un bulgularını, duyguların hipotalamusa bağımlı olduğu şeklide yorumlamış olsalar da Bard'ın kendisi dekortike hayvanlarda “olgunlaşmış duygu” ile kendisinin “yarı-duygu” adını verdiği durumu ayırt etmeye dikkat etmişti. Ona göre, belirgin bir his (öznel bileşen) olmadan, gözlemlenen durum önemli bir anlamda bir duygu olarak etiketlenmemeliydi.

Duyguların nasıl “hissettirdiği” yukarıda üstü kapalı bir şekilde ifade edilmiştir. Yine de dünyamızın bize nasıl hissettirdiği -gün batımının multikrom renkleri, olgunlaşmamış bir misket limonunun hoş tadı, bir şarkının tetiklediği özlem- sinirbilimcilerin bilincin beyindeki temelini açıklama girişimlerinin en çetin

yönlerinden biri olarak kabul edilir. Felsefi yönelimli literatür, bu tür zihinsel eylemleri açıklarken “*prensip olarak bile* açıklanması imkânsız”dan, diğer araştırma sorularından “doğası gereği farklı değil”e kadar tüm spektrumu kapsar.

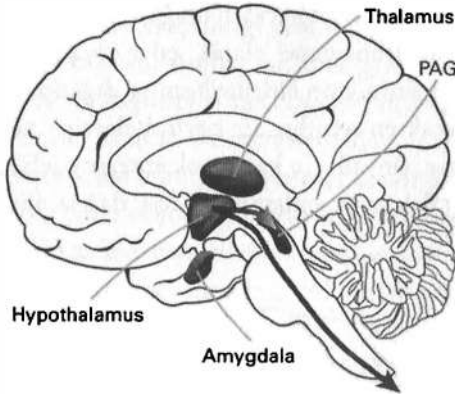
HİPOTALAMUS “ANA KONTROLÖR” DEĞİLDİR

Cannon ve Bard’ın zamanından bu yana, hipotalamus hakkındaki bilgiler büyük bir hızla artmış ve bu bölgenin inanılmaz derecede karmaşık olduğunu ortaya koymuştur. Karmaşık homeostatik mekanizmalara katılmaktadır. Beyni ve salgı bezlerini etkileyen nöroendokrin çıktılara katkıda bulunur. Pek çok sürece geniş etkisi vardır: sirkadiyen ritimler, uyanıklık ve uyku, stres yanıtları, vücut ısısı düzenlemesi, gıda alımı, susuzluk, cinsel davranışlar ve savunma davranışları gibi.

Nöro cerrahinin babası Harvey Cushing’in haklı olarak sezdiği gibi, bu, küçük bir yapı için şaşırtıcı bir kritik işlevler listesidir (3. Bölüm); hipotalamusun bir başparmak tırnağından daha küçük olduğunu vurguladığını hatırlamak lazım. Bu süreçlerin tümünde bu bölge, birçoğu beyin sapı ve omurilikte bulunan çok sayıda başka bölgeyle ittifak içinde çalışır; bu konuya daha sonra tekrar döneceğiz.

Ders kitapları hipotalamusu “otonom sinir sisteminin ana gangliyonu” (büyük hücre kütesine gangliyon denir) olarak resmederler. Bu unvan “yukarıdan aşağı” bir kontrol mekanizmasını zorunlu kılan, hiyerarşik teorik bir bakış açısını kapsar. Bu bölge beyin sapı boyunca uzanan yapıları yönetir. Gerçekten de hipotalamus, periaquaduktal gri madde veya PAG (3. Bölüm) ve hatta omuriliğin bazı kısımları dâhil olmak üzere birçok beyin sapı bölgesiyle temas eden güçlü bağlantılara sahiptir; bu bölge-

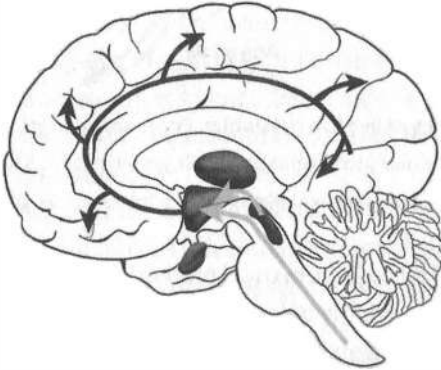
lerden bazılarının vücut üzerinde oldukça doğrudan somatik ve visseral etkileri vardır (Şekil 5.1) (Burada somatik cilt ve iskelet kasları, visseral ise iç organlar anlamına gelmektedir). Bu düzende, hipotalamus bir ana kumanda merkezi gibi beyin sapıyla ve omurilikle iletişim kurarak ne yapmaları gerektiğini söylemektedir. Bu da iki ayak üzerinde dik duran insanlarda nöroaksis (beyin ve omurilik) boyunca üst bölgelerin alt bölgeleri kontrol ettiği, beyin fonksiyonlarını sınıflandırma temelli bir bakış açısı ile aynı çizgidedir.



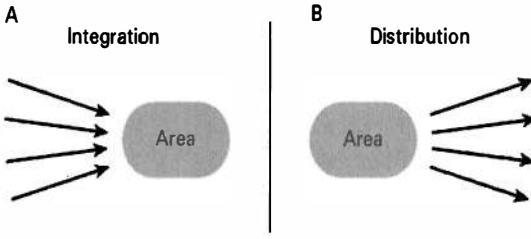
Şekil 5.1 Hipotalamustan çıkan bağlantılar. Periaquaduktal gri maddeye (PAG) ve beyin sapın boyunca inen bağlantılar ok ile gösterilmiştir. Kitapta tartışılan, talamus ve amigdalayı içeren diğer yapılar referans olarak gösterilmiştir.

Fakat, “bir ana kumanda merkezi fikri” biraz köhne bir kavramı yansıtır. Hiçbir bölge aslında bir dışarıya akış sağlayan bir çıkış bölgesi (ve dolayısıyla bir “merkez”) değildir; çünkü tüm alanlar girdi de alır. Mevcut durumda, hipotalamustan projeksiyon alan beyin sapı bölgeleri hipotalamusa geri projeksiyon yaparak beyindeki çift yönlü bağlantıların genel eğilimini gösterir (tek

yönlü projeksiyonlar da tabii ki mevcuttur). Çarpıcı bir şekilde, hipotalamus aynı zamanda korteksin büyük bölümüyle de çift yönlü olarak bağlantılıdır (Şekil 5.2)⁵ -hipotalamustan kortekse ve tersi yönde- birçok ders kitabında ihmal edilmiş ve sinirbilimciler tarafından unutulmuş bir özelliktir. Yani, hipotalamusun kendisi kortekste ve beyin sapında neler olup bittiğini dinlemek-ten, bölgeden çıkan sinyaller, korteks boyunca neredeyse her yere gider (3. Bölümde hipotalamusu, davranışsal kararlar esnasında superior kollikulusa kavramsal girdi sağlayan “minik-beyin”in bir parçası olarak tartışmıştık). Neden bütün bu malumatı görmezden gelip, sadece yukarıdan aşağı inen kontrolün üzerinde durmalıyız ki? Daha genel olarak, çıkış veya giriş nitelemesi yerine, bölgeleri sinyallerin *birleştirilmesi* ve *dağıtılması* açısından karakterize etmek en iyisidir. Bir beyin bölgesine ne kadar çok giren yolak varsa, sinyalleri o kadar çok entegre edebilir ve ne kadar çok çıkan yolak varsa, onları da o kadar dağıtabilir (Şekil 5.3).

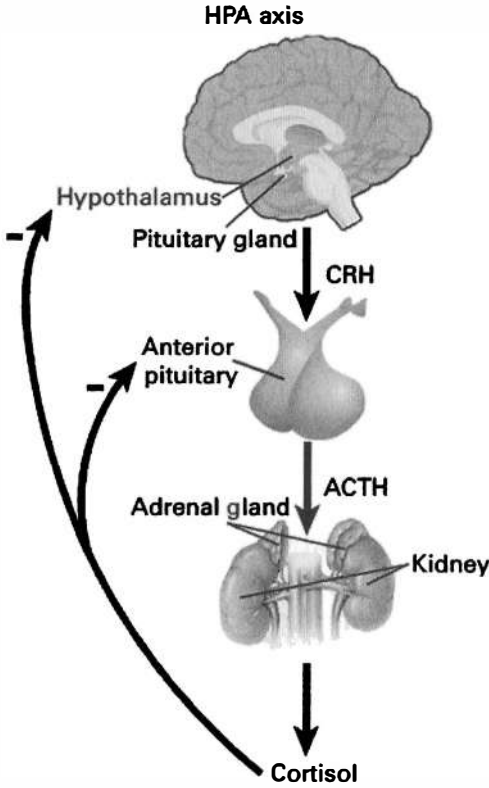


Şekil 5.2 Hipotalamusa dönen yolaklar (açık gri), ve bu alandan neredeyse korteksin tamamına gidenler.



Şekil 5.3 Bir alanın sinyallerin birleştirilmesi (A) ve dağıtımı (B), sırasıyla, giren ve çıkan bağlantıların sayısına bağlıdır.

Daha önce de belirtildiği gibi, hipotalamus şaşırtıcı bir dizi sürece katkı verir. Bunlardan birkaçını kısaca tartışalım. Bard, Cannon ve çağdaşları tarafından tanımlandığı gibi, bu bölge otonomik yanıtlar ve savunma davranışlarıyla ilişkilidir. Örneğin, kedide otonomik yanıtlar arasında gözbebeğinin genişlemesi, piloereksiyon (tüylerin kabarması), kalp atışının hızlanması ve kan basıncının yükselmesi ve savunma davranışları arasında ise tıslama, hırlama, kulakların geri çekilmesi ve hayvanın ön patisiyle vurması yer alır. Hipotalamus, hem beyni hem de vücudu kapsayan hipotalamik-hipofiz-adrenal (HPA) devresinin karmaşık düzenine muhtaç olan “stres yanıtı” için de önemlidir (Şekil 5.4). Beynin içinde yer almasına rağmen, hipofiz bezi büyüme, kan basıncı, cinsellik, metabolizma ve ağrı gibi bedensel süreçleri etkileyen hormonları üreten bir bezdir. İlginç bir şekilde, hipotalamus, hipofizin ön kısmına (daha glandüler kısmına) fiziksel olarak da küçük bir tüp benzeri yapı ile bağlanır. Bu devrenin geri kalan bileşeni böbreklerin üzerinde yer alan adrenal bezlerdedir.



Şekil 5.4. Hipotalamik-hipofiz-adrenal (HPA) devresini içeren “stres yanıtı”, hem nöronal hem de hormonal bileşenleri içeren bir beyin-vücut döngüsünü devreye sokar. ACTH, adrenokortikotropik hormon; CRH, kortikotropin salgılatıcı hormon.

Hipotalamusun bir parçası olan nöronlar aslında, kortikotropin-serbestleştirici (CRH) hormon da dâhil olmak üzere hormon sentezi yaparlar. Aynı nöronlar farklı beyin bölgelerin-

den gelen strese baęlı sinyalleri birleřtirirler ve stresin tetikledięi nöroendokrin yanıtı bařlatırlar. Ardından CRH, hipofiz bezinin bir dięer hormonu olan adenokortikotropik hormonun (ACTH) salınımını uyarır ki bu da adrenal bezlerden glukokortikoidlerin salgılanmasını saęlar. Kortikosteron ve kortizol gibi ge “stres hormonları”, kan basıncını ve glikoz seviyelerini artırmanın yanı sıra enflamatuar ve baęıřıklık tepkilerini bastırmak da dâhil olmak üzere ok geniř etkilere sahiptir.

Hem fiziksel (örneęin, yaralanma), hem duygusal (örneęin, tehdit altında olmak) stresörler HPA devresinin önemli bir parasını oluřturduęu bir dizi homeostatik mekanizmayı tetikler. Bu baęlamda, “stres”, beynin ve vücudun enerjiyi merkezi sinir sistemine, kaslara ve etkilenen vücut bölgelerin yönlendirmesine sebep olur. Bu tepki, uaktaki tüm deęiřkenleri uygun bir aralıkta tutan bir oto-pilot gibi homeostazisi destekler -yani, vücudu yeterli iřlev gösterebilir bir durumda tutar.

Genel stres yanıtının zorluklarla bařa ıkması amalanmıştıř, ancak sınırlı süreli olması ve böylece vücuttaki sekelleri en aza indirmesi gerekir. Artan kardiyovasküler, endokrin, baęıřıklık ve visseral aktivite vücudun fizyolojisine zarar vererek saęlığı etkiler⁶. Stres yanıtı, sıklıkla geici olarak tetiklenmesine raęmen, bu sistem bazen “evrimii” bir řekilde takılı kalabilir. İlgin bir řekilde, uzun süreli depresyona da stres yanıtı gibi abartılı ve uzun süreli bir tepki eřlik ediyor gibi görünmektedir. Aslında, depresyon tanısı almıř hastalar, hipotalamus tarafından üretilen hormon, CRH’nin verildięi sıanlarda gözlenenleri andıran davranıřsal desenler gösterirler (řekil 5.4). Daha genel olarak, aslında stresin saęlık üzerindeki etkisini abartmak zordur. Geleneksel kardiyovasküler risk faktörleri arasında elbette sigara ve obezite bulunur. Fakat, stresle iliřkili faktörlerin buna benzer ya da daha büyük tehlikelerle iliřkili olması řaşıřtıřıcı gelebilir. Örneęin, yük-

sek iş stresi kişinin kardiyovasküler hastalık geliştirme ihtimalini dört katına çıkarmakta, sorunlu evlilikler kalp sorunları riskini üçe katlamakta ve Alzheimer hastası bir eşe bakmak kardiyak tehlikeyi iki katına çıkarmaktadır.

NEFES DARLIĞI VE AMİGDALA

SM isimli hasta CO₂ solumasının ardından hızlı hızlı nefes almaya başlamıştı ve nefes darlığı baş göstermişti⁷. Solumayı takiben ortalama 8 saniye sonra, sağ eli, havayı veren maskenin yanında çılgınca sallanmaya başlamıştı. 14. saniyede SM “yardım edin” diye bağırarak sağ eliyle maskeye doğru hamle yapmıştı. Tüm bunlar olurken, vücudu katılaşmış, ayak parmakları bükülmüş ve elleri tavana doğru kasılmıştı. Deneyci, hemen maskeyi SM’nin yüzünden çıkarmıştı. Maske çıkarılır çıkarılmaz, SM deneycinin kolunu yakalamış ve rahatlamış bir tonda “teşekkür ederim” demişti. Yüzünün derisi kızarmış, burun delikleri genişlemiş, gözleri fal taşı gibi açılmıştı. 15 saniye sonra, SM’nin solunumu normale dönmüştü; deneycinin kolunu bırakmış ve sonra “iyiyim” demişti.

SM isimli hasta yaşı 40’larının ortasında olmasına rağmen hayatında ilk defa korkuyu tecrübe etmişti. Evet, doğru okudunuz -ilk defa. SM hayatı boyunca testlere tabi tutulmaya alışmıştı. 10 yıldan fazla süre amigdala çalışan araştırmacılar tarafından yapılan bol miktarda deneye gönüllü olmuştu. Onu bu kadar özel yapan, doğal ve neredeyse bütün bir amigdala lezyonuna sahip, dünyadaki bir avuç insandan biri olmasıydı (hasar, dokunun doğal kireçlenme sürecinden kaynaklanıyordu.).

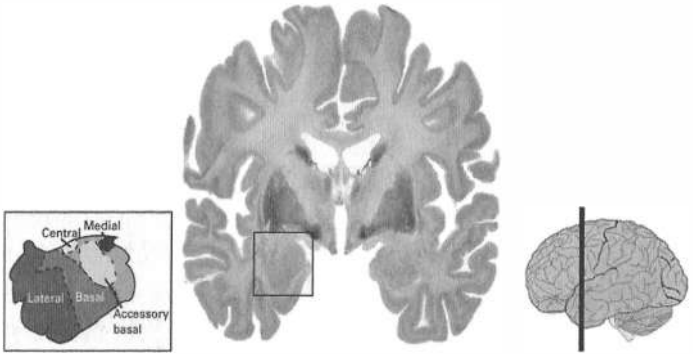
Şüphesiz, medyanın da gösterdiği üzere, amigdala beynin yıldızlarından biridir. Görünen o ki, ana akım medyanın bu

konuyu tartışmadığı birkaç ay bile geçmemektedir: “Bunu Bana Amigdala Yaptırdı!”, “İyi Bir Çığlığın Sırrı”, “İnsanlar da Hayvanlar Gibi, Amigdalasız Korku Duymuyorlar.”, “Politik Beyin”, “Beynin Derinliklerinden Gelen Korku ve Öfke”, “Beyin, Irkları Nasıl, Ama Neden Değil, Ayırt Eder”. Bunlar gibi başlıkların olması beklenmedik değildir (Bu başlıklar *New York Times*’da “amigdala” kelimesi aratıldığında çıkanlardır.).

1819’da Alman anatomist Karl Burdach, temporal lobun içinde dilimler şeklinde bir gri madde kütlesi tarifledi. Bu badem şekilli yapıya Yunanca badem anlamına gelen kelimeden esinlenerek amigdala adını verdi. 1950’lerin başında yapılan elektriksel uyarılım çalışmaları bu alanın, kardiyovasküler, solunum, pupiller ve mesane işlevleri gibi otonomik yanıtlara katkısı olduğunu gösterdi (Kaada 1960, 1972). Bölgenin “saldırganlık” ve “korku” üzerindeki rolüne de değinildi. Fakat, bu bölgeye şöhret basamaklarını hızla tırmandıran korku ile olan bağlantısı oldu. 1979 yılında araştırmacılar bir uyarının duygusal anlamını öğrenmede önemli olduğunu raporladılar (Kapp ve diğerleri 1979) ve sonraki yıllarda yapılan çalışmalar da bu işlev için ne kadar gerekli olduğunu güçlü bir şekilde vurgulamıştı.

Amigdala, başlangıçta nötr gibi görünen olayların rahatsız edici, olumsuz anlamlarını kavramada kritik bir pozisyonundadır. Bu işlev, Pavlovyan koşullanma da denen (Ivan Pavlov’un bu öğrenme mekanizmalarını aydınlatmadaki katkılarından dolayı) klasik koşullanma ya da korku koşullanması teknikleri kullanılarak çalışılabilir. Kaçınmalı klasik koşullanmada, denek bir ses ya da ışık gibi nötr bir uyarana maruz bırakılır (NU). Bu uyarın, ayağa verilen şok tarzı rahatsız edici başka bir uyarının (KU-kosullu uyarın) gelmesi ile son bulur. KU geldiğinde herhangi bir koşullanmaya gerek yoktur, çünkü uyarının kendisi zaten olumsuz duygulanım yaratmaktadır. Bu iki uyarınlı denemeler üst

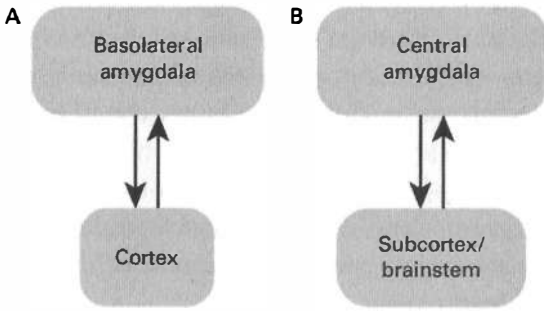
üste tekrar edildiğinde, NU da olumsuz özellikler kazanmaya başlar ve ardından tek başına sunulsa bile bir “koşullanma yanıtı”nın oluşmasına neden olur. Kemirgenlerde bu yanıt donma davranışını (hayvan hareketsiz, kalakalır.), otonom sinir sistemi aktivitesinde değişiklikleri, stres hormonlarının salınımını (stres yanıtı bağlamında tartışıldığı gibi), analjeziyi ve reflekslerin kolaylaştırılmasını (oldukça kolay irkilirler) içerir. Daha sonra, eğer NU tekrar tekrar tek başına sunulursa, bu koşullanmış yanıtlar bastırılabilir ya da en azından büyük ölçüde azaltılabilir, buna “sönme” adı verilir. Başka bir deyişle, hayvan NU’nun artık korkutucu olmadığını öğrenir.



Şekil 5.5 İnsan amigdalası. Bu koronal kesitte, sol hemisferin amigdalası (dikdörtgenle gösterilmiştir), alt bölümlerini şematik olarak ortaya çıkarmak için solda genişletilmiştir. Sağdaki beyin, yüksek çözünürlüklü kesitin yaklaşık olarak yerini göstermektedir.

Pek çok subkortikal alan gibi, amigdala da yüksek oranda heterojendir (şekil 5.5) ve hatta “korteksvari” denebilecek bütün bir sektöre bile sahiptir. Bu durum, sahip olduğu farklı hücre tabakalarından dolayı değil, bağlantısallık deseni yüzünden

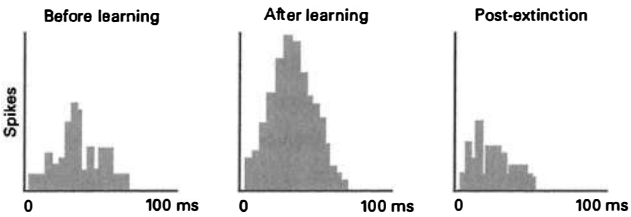
böyledir. Lateralinden ve *bazolateral amigdala* denen daha inferior sektörlerden çıkan yollar neredeyse kortekse kadar ulaşırlar ve bağlantıların çoğu çift yönlüdür (Şekil 5.6a). Burada tartışacağımız bir diğer bileşen daha merkezi bir konumda olan ve basitçe *merkez amigdala* dediğimiz yerdir. Merkez amigdala, kalitatif olarak farklı bir çıktı yolağı (ing. output pathway) grubuna sahiptir (Şekil 5.6b). Tahmin edilebileceği üzere bu iki amigdala bölgesi işlevsel olarak da birbirlerinden oldukça farklıdır.



Şekil 5.6 Amigdalanın anatomik bağlantı desenleri. (A) Bazolateral amigdala korteksin çoğu ile güçlü bir şekilde bağlantılıdır, ancak bazı bağlantılar nispeten zayıftır (lateral prefrontal korteks ile olanlar gibi). Bazolateral amigdala ayrıca subkortikal alanlarla da bağlantılıdır (gösterilmemiştir). (B) Merkez amigdala, alt-korteks ve beyin sapı ile yoğun bir şekilde birbirine bağlı olan çok farklı bir bağlantı modeline sahiptir. Bazolateral amigdala, singulat korteks gibi korteksten de bazı bağlantılar alır (gösterilmemiştir).

Bazolateral amigdala duyuşsal uyarılar için bir kapı görevi görür. Hem koşullu hem koşulsuz uyarının girişine izin vererek, işitsel, görsel ve somatosensoriyel bilgilere ait sinyalleri alır. Aslında bu iki tip uyarının çıkışması bu bölgenin bu ikisi

arasında -örneğin ışık ve ayağa verilen şok-, bağlantılar oluşturmalarını sağlar. Yani, bazolateral amigdala kaçınma davranışının öğrenilmesinde kritik bir alandır. Peki, biz bunu nasıl biliyoruz? Öncelikle, lezyon oluşturulması ya da genel olarak bu alt alanın etkisizleştirilmesi bu bağlantıların kurulmasını engellemektedir. Fakat, bu tarz çalışmalarla kritik lokasyonu haritalandırmak kolay değildir. Çünkü, dokunun çıkarılması genellikle çevredeki gri maddeyi de hasarlar ve hasarın miktarını bilmek de zordur. İkinci olarak, bazolateral amigdalada KU'nun sebep olduğu hücresel yanıtlar, NU ile eşlendikten sonra değişmektedir. Önceleri, hücrelerin KU'ya oluşturduğu ufak yanıt koşullanma ile artmıştır. Bu durum, KU-NU eşlemesinin öğrenilmesinin nöral karşılığı olarak yorumlanmıştır (Şekil 5.7). Üçüncü olarak, modern genetik teknikleri kullanan güncel çalışmalar, bazolateral amigdala-daki plastisitenin kaçınmanın öğrenilmesi için gerekli olduğunu göstermiştir. Son olarak da lateral amigdalaya giren duyuşal uyarılar tamamen bloke edildiğinde kaçınma koşullanması engellenebilmektedir.



Şekil 5.7. Öğrenme öncesi, öğrenme sonrası ve sönme sonrası kaçınma koşullanması ve amigdala hücre yanıtları. Koşullanmanın ardından, koşullu uyarı (örneğin bir ses) tarafından ortaya çıkarılan tepkiler güçlenir (ani yükselişlerle gösterilmiştir). Ses ve şok arasındaki ilişki kesildikten sonra (sönme adı verilen bir süreç; bkz. 10. Bölüm), hücre yanıtları tekrar azalır.

Şimdi merkez amigdala'yı ele alalım. Bu bölge, vücudu etkileyen ve “duygusal tepkiler” olarak adlandırılan koşullu yanıtların oluşturulmasında kilit bir rol oynar. Merkez amigdala bunu nasıl başarır? Vücut üzerindeki etkisi, otonomik ve iskeleto-motor yanıtlar üzerinde daha doğrudan etkisi olan bölgelerle yaptığı anatomik projeksiyonlara bağlıdır (Şekil 5.6b). Örneğin, merkez amigdala, 3. Bölümde gördüğümüz gibi, hayvanın hem pasif (olduğu yerde donma gibi) hem de aktif (uzaklaşmak gibi) savunma davranışlarına katkıda bulunan PAG ile bağlantı yapar. Ayrıca otonom sistem aktivasyonuna katkıda bulunduğunu gördüğümüz hipotalamusla da bağlantısı vardır. Beyin sapının diğer kısımlarına yapılan projeksiyonlar ise, irkilme refleksine yol açan motor yanıtları güçlendirir.

Merkez amigdala beynin büyük bölümünde nörotransmitterlerin miktarlarını ve dağılımlarını değiştirerek aynı zamanda koşullanma yanıtlarına katkı sağlar ve bunu da nörotransmitter fabrikası gibi olan beyin sapı çekirdeklerine doğru olan projeksiyonlar aracılığıyla yapar (2. ve 3. Bölüm). Küçük olmalarına rağmen, bu kimyasal ürünler beyinde oldukça geniş ve yaygın bir şekilde dağılır, böylece yürümekte olan işlevler üzerinde büyük bir etkisi vardır.

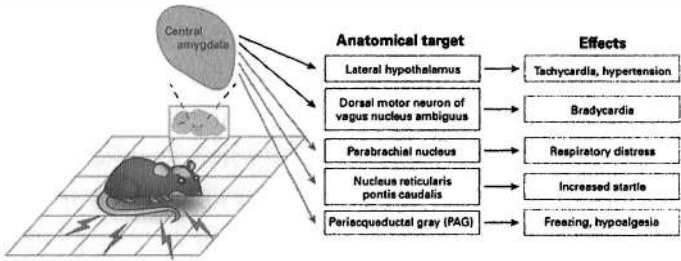
Beyindeki nöronların tüm nörotransmitterlere eşit derecede duyarlı olmadığını, bunun yerine üzerlerindeki reseptörlere bağlı olarak bazılarını tercih ettiklerini akılda tutmak gerekir (reseptörler, nörotransmitterlerin bağlanabildiği ve böylece nöronlar arasındaki iletişimi kurdukları kapılardır.). Bu nedenle, beyinde nörotransmitterlerin kimyasal salınımı, nöronal işlevler üzerinde, yaygın lif ağlarının bağlantılarından daha seçici bir etkiye sahip olabilir.

Merkez amigdalanın beyin sapındaki hedef noktalarından biri güzel bir örnektir. Bu bölgeye “loкус koruleus” denir

(tam anlamı ile “mavi nokta”, insan dokularında bulunan melanin pigmentinin renginden dolayı) ve bir nörotransmitter olan norepinefrini sentezler. Amigdaladan başka bağlantıları da olan lokus koruleus, görece küçüktür, 50.000’den az nörona sahiptir (beyindeki 85 milyar fazla nöronun sadece minik bir parçası). Küçük boyutlarına rağmen, lifleri hem subkorteks hem de korteks boyunca geniş bir alana yayıldığı için büyük bir etki yaratır. Diğer nörotransmitterler gibi norepinefrin de düzenleyici bir madde olarak önemlidir. Eksitator ya da inhibitör direkt etkiler yaratmaktan ziyade, diğer hücrelerel iletişimler (nörotransmitterin tipine bağlı olarak) tarafından oluşturulmuş etkileri yukarı ya da aşağı çeker. Yüksek ses gibi, dikkat çeken ve yükseltici uyaranlar, pek çok kortikal ve subkortikal hedef alanda norepinefrinin salınımını sağlayarak, kolus koruleusta bir dizi aktivasyon oluşturmada oldukça etkilidir. Bu yüzden araştırmacılar, lokus koruleusun, adrenal bezin beyin analogu gibi işlev gösterdiğini, motivasyonla ilgili uyaranların işlenmesini artırdığını ve beyni potansiyel tehditle başa çıkmaya hazırladığını öne sürmüşlerdir.

Dikkat çekici bir şekilde, merkez amigdala sadece lokus koruleusu değil, dopamin, serotonin ve asetilkolin nörotransmitterlerini üreten diğer bazı beyin sapı bölgelerini de hedef alır.⁸ Bu yüzden, merkez amigdalayı harekete geçiren koşullu uyaranlar, birden fazla beyin sapı bölgesi üzerindeki etkileri sebebiyle sinyal işlemeyi beyin genelinde etkiler.

Koşulsuz bir uyaranla eşleştirilerek ve duygusal bir anlam kazanarak, bir zamanlar nötr olan bir uyaran, -ideal durumda-, vücuda ve beyne yaşanan zorlukla başa çıkabilmek için harekete geçme yeteneği kazandırır (Şekil 5.8). Aynı zamanda, bu sistemdeki işlev bozukluklarının anksiyete gibi ruhsal bozukluklara katkısı olduğunun düşünülmesi şaşırtıcı değildir.



Şekil 5.8 Merkez amigdala hedefleri ve ilişkili bazı fizyolojik değişiklikler.

Kaynak: Pessoa (2018a) ve Davis'ten (1992) esinlenilmiştir.

SM isimli hastaya dönersek, korku duygusunu hayatında ilk defa 40'lı yaşlarında yaşamıştı. CO₂ soluması deneyinden önce, onun gibi hastaların korkuyu ya hiç ya da çok az hissettikleri düşünülüyordu. Aslında, SM gibi vakalar ve kaçınma koşullanmasına amigdalanın katkısını araştıran geniş bilimsel literatür, amigdalanın korku merkezi olduğuna dair oldukça sağlam bir bakış açısı oluşturmuştu. Peki, SM CO₂ soluduğunda korku duygusunu nasıl hissetmişti? Korkunun pek çok çeşidi vardır, sadece bir tane değil. Karbondioksitin varlığına duyarlı olan kemo-reseptörlerin beyin sapına bağlı olan duyusal yolları devreye sokması karbondioksit gazını benzersiz kılar. Başka bir deyişle, CO₂'ye bağlı korku duygusu amigdala dışındaki devrelere bağlıdır. Şu anda en olası senaryo, üst beyin sapındaki PAG'ı işaret etmektedir (aşırı CO₂'nin korkuya neden olması belki de çok şaşırtıcı değildir. Sonuçta, CO₂'nin yükselmesi akciğer yetersizliği ya da ortamdaki oksijenin azalması nedeniyle oksijen seviyelerinin düştüğünü gösterir).

Daha genel olarak, amigdala korku ile ilgili öğrenmelerde önemli olduğu kadar, bunu için kritik olan tek bölge de değildir.⁹ Gerçekten de korku koşullanmasının başta düşünüldüğünden

daha geniş ve daha karmaşık bir devreyi içerdiği görüşü giderek daha fazla takdir görmektedir. Örneğin, talamus ve korteks gibi bölgeler kaçınma koşullanması sırasında değişikliklere (plastisite olarak da adlandırılır) uğrar ve koşullu uyaranlara oluşan yanıtların artmasına katkıda bulunur. Bu bölgelerin katılımı olmadan -örneğin, deneysel olarak etkisiz hâle getirilirlerse- öğrenme süreci tehlikeye girer.

HER ŞEYİN OTOMASYONU

1990'lara kadar amigdala fizyolojisi üzerine yapılan çalışmalar hayvanlarda yapılan invazif kayıtlamalara dayanıyordu. Fonksiyonel manyetik rezonans görüntülemenin (fMRG) gelişimi devrim niteliğindediydi ve tüm insan beyninin aktivitesinin güvenli bir şekilde kaydedilmesine olanak sağlıyordu- katılımcılar, sıkışık ve gürültülü bir tüpün içinde kafalarını oynatmadan 30-60 dakika, ya da daha fazla, durabildikleri sürece! MRG cihazlarının araştırma ya da klinik olmayan amaçlar için sağladığı olanaklar, araştırmacılara, temel algı mekanizmalarından ahlaki yargılara kadar her türlü zihinsel fenomeni irdeleyebilmenin kapılarını açtı.

Bu bağlamda, araştırmacılar amigdalayı araştırmaya hevesliydi. MRG tarayıcısının içi çok kısıtlı bir ortam olmasına rağmen, katılımcılara görüntüler göstermek ve bir düğmeye basarak basit yanıtlar toplamak kolaydır. Sinirbilimciler, insanlar duygusal içerikli bir görüntü izlediklerinde amigdalanın yanıt oluşturacağını ön görmüşlerdi. "Duygu algılamayı" çalışabilmek için, sakatlanma, kazalar ve tiksinti uyandıran kustumuk ya da dışkı görüntüleri kullanmak hızlıca benimsendi. Diğer bölgelerle birlikte amigdalanın nötr görüntülere oranla duygu-yüklü uya-

ranlara daha güçlü yanıtlar ürettiği gösterilmişti. Araştırmacılar, ayrıca deneklerin korku, öfke, şaşkınlık, iğrenme ve mutluluk ifadeleri de dâhil olmak üzere yüz ifadelerinin resimlerini gördüklerinde verdikleri yanıtları da incelediler. Örneğin, araştırmacılar korkmuş yüzlere verilen tepkilerin, bu görüntüler açıkça duygu uyandırıcı olmasa bile nötr olanlardan daha güçlü olduğunu buldular. Bir kez daha amigdalanın korkuya “ayarlı” olduğunu belirttiler (amigdala, nötr yüzlerin yanı sıra mutlu bir ifadeye sahip olanlar da dâhil olmak üzere her türlü yüz görüntüsüne güçlü bir şekilde yanıt oluşturur).

Çarpıcı bir şekilde, ürkütücü yüzler saliselerle yanıp söndüğünde bile güçlü yanıtların oluştuğu izlenmişti (saniyenin yaklaşık 1/30’u kadar süreyle sunulmuştur). Aslında, korku dolu bir yüzü kısaca gösterip ardından nötr bir yüzün resmini gösterirseniz, katılımcılar aslında ilkinin kaçırıyor ve sadece nötr yüzü gördüklerini bildiriyorlardı. Bunun gibi durumlarda ikinci uyarın ilkinin “maskeliyor” deniyordu. Peki beyinde o esnada neler oluyordu? Katılımcının fiziksel olarak öncelikle korkmuş yüz görüntüsü ile uyarıldığını yansıtacak şekilde bir yanıt oluşturuyor mu? Başka bir deyişle, kişi birinci yüzün gösterildiğinin açıkça farkında olmasa bile beyin uyarını kaydediyor muydu? Bu durum, her türlü “önceleme etkisi” (ing. priming effect) ile çalışan psikologlar için oldukça harika olacaktır (Hazırlama etkileri her türlü şekil ve boyutta olabilir. Örneğin, “hemşire” kelimesi ile öncelenmiş (ing. primed), hazırlanmış bir katılımcı, “doktor” gibi anlamsal olarak bununla ilişkili başka bir kelimeye daha hızlı tepki verecektir). Araştırmacıların, katılımcıların farkında olmadığı durumlarda bile amigdalanın verdiği yanıtları görmesi heyecan yaratmıştı.

Bu tarz çalışmalar amigdalanın yanıtlarının otomatik süreçler olduğu görüşünü doğurmuştur: bir kişi bir uyarana dikkat

etse de etmese de ve hatta kiři bunun farkında olmasa da üretilir. Dikkatin bu noktadaki rolünü belirlemek için, arařtırmacılar görme bilimcilerin dikkatin tahsis edilmesini ve kullanılmasını manipüle etmek için tertip ettikleri prosedürlerden yararlandılar. Örneğin, bir katılımcıya ekranın solunda ve sağında harf sıraları gösterildiğı esnada ortadaki bir artıya odaklanması istenir. Eğer ödev sadece sol tarafta X harfinin belirip belirmediğini tespit etmekse, kişiler doğal olarak mümkün olduğı kadar bu akıřa odaklanır. Bu durumda arařtırmacılar, soldaki akıřı “dikkat edilen” ve sağıdakini de “dikkat edilmeyen” olarak adlandırırılar. Sinirbilimciler, korku ifadesi taşıyan yüzlerin bilerek dikkat edilmese bile daha güçlü işlemlendiğini bulmuşlardır (Kişinin gözlerini açıkça hareket ettirmeden dikkat odağını değıştirmesinin mümkün olduğunu unutmayın. On dokuzuncu yüzyıl fizikçisi ve fizyolog Hermann von Helmholtz, bir kişinin birini izlediğini belli etmemek için dikkat etmek ile bakıř yönü arasındaki ayrımı kullandığını tanımlamıştır. Helmholtz, sadece termodinamiğin temelleri ile değıl, aynı zaman da gözün ve görme teorilerinin matematiğı ile de ilgilenmiştir.)

Maskeleme ve dikkat manipölasyonu sonuçları, meslektaşım Ralph Adolphs ve benim “standart hipotez” olarak adlandırdığımız şeyi ortaya çıkardı: Duygusal uyaranlar öncelikle bu iş için tahsis edilmiş amigdala merkezli, otomatik, süratli ve büyük oranda bilinçli farkındalıktan bağımsız çalışan modüler bir sistem tarafından işlenir. Dahası, bu sistemdeki herhangi bir bozukluğun fobilerin, duygudurum bozukluklarının ve travma sonrası stres bozukluğunun altında yattığı önerilmektedir. Genel olarak, bu, zihin sağılığına odaklanmış temel arařtırmaları ve de uygulamalı çalışmaları etkileyen çok etkili bir teorik çerçeve olmuřtu.

2000’lerin başlarında, kendi nörogörüntüleme çalışmalarım “otomatikliğin” ne anlama geldiğini anlamaya odaklandı.

Psikoloji alanında, bu terminolojinin kullanımı sıklıkla zahmet-siz, bilinçdışı, istemsiz ya da muhtemelen zorunlu olarak nitelenen işlevler için kullanılmaktadır. Bu genel tanımlama farklı işlemleri içeren olayları tek bir teorik çerçeve içinde görmemize olanak sağladı. Bu çeşitli olaylar arasında, dikkat çeken görsel uyarının tespit edilmesi, iyi öğrenilmiş bilişsel ya da algısal motor yetiler ve hatta sosyal bilgi işleminin bazı formları (“Bu kişi beyaz mı, siyahi mi?”) sayılabilir. Fakat, otomatikliğin ispatının oldukça kaygan bir zemin olduğu kanıtlandı. Sezgisel bir fikir olan görsel “onset”lerin (bir harfin ekranda belirmesi gibi) dikkati otomatik olarak yakalaması buna iyi bir örnektir. İlk çalışmalar, ani ve göze çarpan görsel uyarıların istemsiz olarak kaydedildiğini öne sürmesine rağmen, sonraki deneyler bunun böyle olmadığını ortaya koyarak, bir fenomenin başlangıçta otomatik olduğunu bildiren ve daha sonra daha derinlemesine deneysel incelemelerde aksini keşfeden yaygın bir modeli gösterdi. Peki neden? Eğer bir deney, bir koşulu çok zorlayıcı hâle getirerek dikkati etkili bir şekilde “çekerse”, kişinin diğer şeyleri (ani bir görsel “onset” olsa bile) işleme yeteneği hemen hemen yok olur- tıpkı bir sürücünün telefonuyla meşgulken görüş alanından geçen bir yayayı kaçırması gibi.

Aynı durumu duygu yüklü uyarıların algılanmasında da keşfettik. Benim laboratuvarımda ve sonrasında da Brown Üniversitesi’nde gerçekleşen bir dizi çalışmada, dikkat onu tüketen, gerçekten uğraştırıcı bir ödev tarafından zorlandığında, dikkatin verilmediği diğer uyarılar duygusal içeriğe dayalı, tespit edilebilir bir fark yaratmıyor (korku dolu bir yüzün daha güçlü bir yanıt üretmesi gibi). Dünya çapında başka laboratuvarlar da benzer sonuçlar buldular. Böylece, duygu yüklü uyarının nötr olanlara oranla daha fazla tesiri olmasına rağmen, “her ne olursa olsun” işlemlenmek için o kadar da güçlü olmadığı anlaşıldı.

Görsel farkındalığa geri dönelim. Araştırmacılar uzun süre belleği incelemenin çeşitli yolları üzerinde kafa yormuş ve katılımcıları sorgulamak için kullanılan soruların verdikleri yanıtları nasıl etkilediğini merak etmişlerdir. Örneğin, bir kişi daha önce gösterilen bir kartı “hatırlayıp hatırlamadığını”, bu kart hakkında ne kadar emin hissettiklerine ve deneycinin niyetini nasıl değerlendirdiklerine bağlı olarak söyleyebilir. Belki deney-ciler bizim sadece tamamen emin olduğumuzda “evet” yanıtını vermemizi istiyorlardır, ya da belki de birisi kararsız ya da âşinalık hissettiğinde de sorun yoktur. Araştırmacılar, bu yanıt kriteri problemi ile karşı karşıya kaldıklarında (hangi noktada katılımcı “evet” diyor?), bu etkeni de hesaba katarak, bellek yetilerini ölçcek bir yöntem arayışına girdiler. Aynı durum görsel farkındalık çalışmalarında da söz konusudur. Daha önce bahsedilen maskeleme prosedüründe katılımcılara tarayıcıdan çıktıklarında, örneğin, korku dolu bir yüz görüp görmedikleri sorulmuştu. Fakat katılımcılar “evet ya da hayır” dedikleri noktayı tayin etmeliler? Kendim pek çok maskeleme çalışması yürüttüğüm için, söyleyebilirim ki, arka arkaya iki uyaran gösterildiğinde, biraz uyumsuz, gürültülü bir durum ortaya çıkıyor (önce gelen nötr bir yüz, bir diğer nötr yüz ile maskelense bile). Laboratuvarımda maskeleme paradigması kullanarak fonksiyonel MRG çalışmaları gerçekleştirdiğimizde, bellek araştırmalarında kullanılan, katılımcının doğal bir eğilimi sonucu “evet” demesi ya da dememesini (yanıt kriteri) hesaba katan yaklaşımın aynısını benimsedik. Bu metodoloji ile duygu yüklü uyaranların bilinçdışı işlemlendiğine dair bir kanıt bulamadık.¹⁰ Sonuç olarak, alanyazının derinlemesine bir analizine dayanarak, Ralph Adolphs ve ben, gayet çekici olmasına rağmen “standart hipotezin” makul olmadığını önerdik.

Otomatik olmamasına rağmen, duygu yüklü uyaranların görsel olarak işlenmesi oldukça ilgi çekiciydi. Görsel nitelik-

leri işleyen temporal ve oksipital kortekste ki bölgeler duygusal uyaranlarla güçlü bir şekilde bağlantılıydı. Yani, beyin duygusal olarak anlam taşıyan görsel içeriği işlemlediğinde görme korteksi daha aktif yanıt oluşturuyor. Bu durum, duygusal içerik taşıdığında uyaranın “sesinin açılması” gibi görme korteksinin pek çok alanı buna tepki verir. Benim laboratuvarımda yapılan bir çalışmada, MRG cihazının içindeki insanlara kısa, hızlı, yanıp sönen görsellerden oluşan klipler izletilmişti (Lim, Padmala, and Pessoa 2009). Bu kliplerde insan yüzlerinin arkasından gösterilen ya bir ev ya da bir gökdelen resmi vardı. Katılımcılardan bu ikisinden hangisini gördüğünü tayin etmeleri istendi -bu ödev çok zordu çünkü hem gösterilen yüze hem de arkasından gelen bina resmi ne dikkat etmeleri gerekiyordu. Fakat bizim bu deneyimizde bir kilit nokta vardı. Klipleri izlemeden önce, katılımcıların yarısına gökdelen resimleri gösterilirken ufak elektro şoklar verildi, ama ev resimleri gösterildiğinde bu şoklar gelmedi. Tam tersi şekilde de katılımcıların diğer yarısı aynı ufak elektro şoklarla eşlenmiş ev resimlerine baktılar, ama gökdelen resimleri geldiği esnada bunu tecrübe etmediler. Bu bir klasik koşullanma örneğiydi ve tabii ki, öncesinde nötr olan bir uyaran, can sıkıcı olan uyaranın (şok) taşıdığı duygusal anlam ile bağdaştırılmıştı. Çıktılar: Öncesinde gökdelenlerle koşullanmış olan katılımcılar, deneyde onları daha iyi tespit ettiler ve tersi şekilde evler ile koşullanan katılımcılar da evleri gökdelenlerden daha iyi tespit ettiler. Her durumda, görme korteksinin yanıtları koşullanmış uyaran (ev ya da gökdelen) için daha güçlü olmuştu. Bu çalışma algının hiç de pasif olmadığını göstermektedir. Daha ziyade, nesnelerin önemini kavramayı ve nasıl işlendiklerini belirlemeyi içerir. Görme asla nötr değildir -her zaman bir anlama gebe dir.¹¹

Geçmiş yıllarda, amigdala üzerine yapılan araştırmalar o kadar çok korku, korku ve korku üzerineydi ki, araştırmacılar, bu durumu, klasik korku koşullanması çalışmalarının büyük başarısı tarafından üretilmiş geniş bir kapsama at gözlüğü ile bakmak olarak adlandırmaya başladılar. Yine de korku-merkezli amigdala görüşünün bir güncellemeye ihtiyacı var. Kaçınma öğrenmesine katkı veren aynı nöronlar ve devreler, aynı zamanda, ödüllere de yanıt oluşturur ve yiyecek ve seks ile ilgili uyaranları içeren olumlu öğelerle oluşturulan koşullanmayı destekler. Daha genel olarak, bölge birçok işleve katkı sağladığından, savunma davranışlarının organize edilmesi uğrunda sadece tehditlerin işaret edilmesine odaklanmak son derece dar görüşlü bir bakış açısıdır.¹²

Derinlemesine analiz için *bilginin seçilmesi*, etkin bir öğrenme ve muhtemelen birçok diğer davranışın için çözümlenmesi gereken ana problemdir. Sinir sistemi gibi sürekli farklı girdiler alan, sınırlı kapasiteli bir bilgi işleme sistemi, sistemin hedefleri açısından en önemli girdileri seçerek işlemek üzere nasıl tasarlanabilir? Amigdala bu sorunun çözümüne yakından katkı sağlamakta gibi görünmektedir. Başka bir deyişle, bu bölge *seçici bilgi işleme* işiyle ilgilenmektedir. Bu geniş bakış açısına göre, amigdala bir “duygusal yapı” değildir. Bu bölgenin bazı işlevleri bu görüş kullanılarak açıklanabilse de sağladığı katkılar bunun çok daha ötesine uzanır ve dikkat işlevlerini, hatta karar verme mekanizmalarını bile içerir (bkz. 7. Bölüm).¹³

Rhesus maymunlarının sıvı bir ödülü “biriktirmek” ile zaten birikmiş olan ödülü hemen “harcamak” arasında seçim yaptığı bir çalışmayı ele alalım. Bir denemede, maymunlar ya ödülü gelecek için saklayabilir, bu durumda bir miktar faiz de eklenir

ya da maymunlar biriken sıvıyı tüketebilir. Davranışsal olarak maymunlar, arka arkaya gelen biriktirme ödevleri boyunca biriken ödülleri takip etmiş ve seçimlerini bu bilgiye dayandırarak yapmışlardı. Dikkat çekici bir şekilde, bazolateral amigdala-ki nöronların aktivitesi, maymunların davranışsal eylemlerini -tasarruf etmek veya harcamak- öngörmüştü. Bu ve başka çalışmalar, amigdalanın en azından bazı basit “ekonomik seçimleri” kodladığına ve aslında daha genel olarak karar vermeye katkıda bulunduğuna dair ikna edici kanıtlar sunmaktadır. Örneğin, insanlarda yapılan bir fonksiyonel MRG çalışması, amigdalada ölçülen aktivitenin katılımcının tasarruf planlarının değerini, bu tasarruf hedefi gerçekleşmeden iki dakika öncesine kadar tahmin etmek için kullanılabiliyordu. Amigdalanın ileriye yönelik ekonomik tasarruf stratejilerinin oluşturulması ve yürütülmesi de dâhil olmak üzere planlara nasıl katkıda bulunduğunu ortaya çıkaran ve giderek büyüyen bir literatür bulunmaktadır.

İlkel bir “korku modülü” olarak amigdala kavramı buraya kadarmış.

MOTİVASYONU DEVREYE SOKMAK

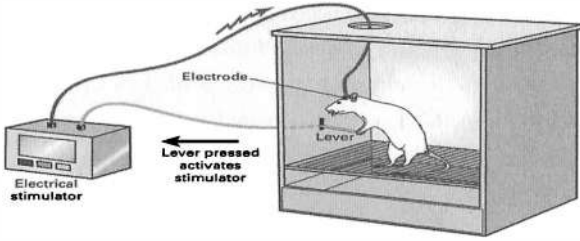
James Olds bir pazar sabahı, öğrencisi ile ertesi gün uygulayacakları deney için her şey hazır mı diye bakmak üzere laboratuvara gitti.⁴⁴ Bir sıçanı açık alan testine koydu, uyarıcı elektrodu taktı ve elinde tuttuğu bir düğmeye basarak saniyenin dörtte biri kadar süren 60-hertz (Hz) sinüs dalgaları şeklinde elektriksel uyarımlar verdi. Sıçan, sanki uyarılmayı sevmiş gibi, açık alanda son şokun verildiği alana geri dönmeye devam ediyordu. Olds’un daha sonra onu insan yerine koyarak yaptığı tasvirde, sıçan “Az önce ne yaptığımı bilmiyorum, ama her neyse, bunu tekrar yapmak isti-

yorum' der gibiydi" demişti. Olds az önce, "ödül sistemini" -sınır-bilimcilerin bu sonuçları tanımladığı üzere- keşfetmişti.

Olds "ödül" çalışmayı planlamamıştı ve bulgular tamamen şans eseri ortaya çıkmıştı. O dönemlerde, pek çok araştırmacı birkaç yıl önce keşfedilen, uyanıklık hâli için kritik olan, beyin sapındaki "aktive edici sistem" ile ilgileniyorlardı. Sonradan anlatıldığı üzere, aslında Olds'u bu beklenmeyen keşfe götüren amaçsız yaklaşımdı (elektriksel uyarımı hedeften saptı.). Ancak, elektriksel uyarımın etkilerinin, potansiyel karışıklıklardan ziyade ödül mekanizmaları ile kesin olarak ilişkilendirilmesinde kendisinin büyük payı olmasına rağmen öğrencisi Peter Milner'in katkısı da azımsanmayacak derecedeydi. Olds ve Milner tarafından 1954'te yayımlanan çalışma, motivasyon alanındaki çalışmaların patlamasına yol açtı. Bu alan, hayvanların nasıl ödül arayışında olduklarını anlamaya odaklanmıştı. Hayvanların tercihleri neler, belirli ürünlere ne kadar değer atfediyorlar ve bir ödülü elde edebilmek adına ne kadar çaba sarfetmeye niyetliler?

Olds ve Milner tarafından uygulanan en akıllıca manipülasyon hayvanın "kendini uyarmasına" izin vermektir (Şekil 5.9).¹⁴ Sıçan bir kutunun içine konuluyordu. Kutunun içindeki bir pedala bastığında beynindeki bir yapıyı uyarması için yerleştirilen bir elektrot ile serbestçe dolaşmasına izin veriliyordu. İlk elektriksel uyarımın arkasından, sıçan hevesle aranmaya başlıyordu. Kutunun her köşesini kokluyordu ve içerideki nesneleri ittiriyordu, ta ki kazara pedala ikinci kez basana kadar... İkinci ya da üçüncü basmadan sonra, dolaşmayı bırakıyor; ardından saniyede bir veya iki kez pedala basıyordu. Yani, hayvanlar uyarım veren kola basarak kendilerini uyarmayı hızlıca öğreniyorlardı. Elektrotlar, bu davranışa yol açacak en güvenilir bölgelerden biri olan hipotalamusa yerleştirildiğinde, sıçanlar saatte ortalama 2000 kez pedala basarak kendilerini uyarmışlardı ve eğer orta beynin

bazı kısımları uyarılırsa bu kez sıçanlar pedala saatte 7000 kez basmışlardı! Pedale basma hızı, uyarım yerine bağlı olarak büyük ölçüde değişiklik gösterirken, aslında pek çok alan hayvanların davranışını etkiliyordu. Daha önce yapılan bir deneyde orta ve ön beyinde rastgele lokasyonlara 76 elektrot yerleştirilmişti. 36 tanesinde sıçanlar pedale basmıştı. Diğer beyin bölgeleri etkisiz değildi fakat 11 tanesinde hayvan, açıkça, uyarımın caydırıcı olduğunu gösterir şekilde pedala basmaktan kaçınıyordu.



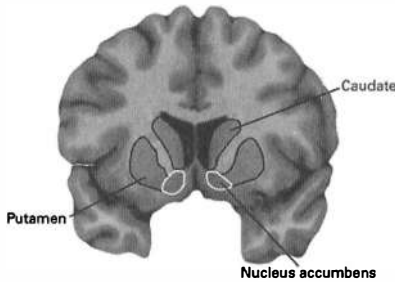
Şekil 5.9 Belirli beyin bölgelerinin elektriksel uyarımı (kendi kendine uyarım) hayvanın davranışından da anlaşılacağı üzere, son derece ödüllendiricidir.

*ÇN: Açık alan testi (open field test), hayvan çalışmalarında kullanılan basit bir sensorimotor testtir. Test büyükçe, beyaz bir pleksiglas kabın içinde yapılır.

ORTA BEYİNDEKİ DOPAMİN ÇEŞMESİ

Bazı maddeler, belli yiyecekler gibi doğası gereği iştah açıcıdır. Bazıları başlangıçta nötrdür ve olumlu bir çıktı ile ilişkilendirildiğinde anlam kazanır. Örneğin, bu durum, daha önce rahatsız edici uyaranların olduğu vakada tartışıldığı gibi klasik koşullanma esnasında ve şimdi de iştah temelinde ortaya çıkabilir. Şu anda anlamlı olan uyaran ya da koşullu uyaran gelecekteki davranışları etkiler. Koşullu uyaran dikkat çekicidir, ki bu durum po-

tansiyel olarak avantajlıdır, çünkü hayvanı en sevdiği meyve gibi doğal ödül kaynaklarına yakınlaştırabilir. Hayvanlar koşullu uyarı elde etmek için çalışacaklardır; pedallara basacaklar ya da bir tekerleğin içinde koşacaklar. Peki bu durum neden şaşırtıcı? Koşullu uyarının kendisinin aslında doğası gereği ödüllendirici olmadığını hatırlayın -olan başka bir madde ile ilişkilendiriliyor. (İlgili sebeplerden dolayı, koşullandırılmış uyarılar insanları maddelerin kötüye kullanımına, aynı zamanda sigara gibi yasal maddelere de yöneltme konusunda olumsuz etkilere sahiptir. Bu tür durumlarda, görsel veya koku ipuçları güçlü koşullandırılmış uyarılar hâline gelebilir.



Şekil 5.10 Akumbens çekirdeğinin insan beynindeki yaklaşık konumu. Akumbens striatumun ventral kısmında yer alır; striatum kaudat ve putameni içerir.

Güdülenmiş davranışlar için beyin bölgelerinin hangileri önemlidir? Striatumun aşağı bölümündeki bir kısım araştırmaların büyük oranda ilgi odağı olmuştur. Bu kısma akumbens çekirdeği (basitçe akumbens) denmektedir. Bu çekirdekteki nöronların dendritleri dopaminin bağlanmasını tercih eden reseptörlerle kaplı olduğu için dopamin nörotransmitterine oldukça duyarlı olan nöronlardan oluşur (Şekil 5.10). Amigdala gibi akumbens

de medyanın ilgi odağıdır: “Bağımlılığınızın üstesinden gelebilir misiniz?”; “Madde etkisindeki beyniniz”; “Uyuşturucudan vazgeç, kekleri seç”; “Egzersizden keyif almaya programlı mıyız?”; “Karbonhidratlar yeme isteğini nasıl tetikleyebilir?”; “Risk alan sıçanlar, şansını denemenin arkasındaki beyin devreleri hakkında ipucu veriyor.” -bütün bu makale başlıkları “akumbens” sözcüğü *The New York Times*’ta aratıldığında listelenmiştir.

1980’lerin başında dopaminin motivasyon için önemli olduğu, ödül ve pekiştireçlerle bağlantılı olduğu fikri şekillenmeye başladı. Bu durum dopaminin bu tür işlemleri nasıl desteklediğini incelemek için muazzam miktarda çalışmayı teşvik etti. Hayvan yeni, farklı ve ödülle alakalı uyaranlarla karşılaşırse akumbensteki dopamin önem kazanıyordu. 3. Bölümde gördüğümüz üzere, dopamini ödülle ilişkilendirmeye yönelik girişimlere rağmen, nörotransmitterler birden fazla işlevde yer alır ve etkileri, tesir ettikleri beyin bölgesi ya da devresinin yanı sıra hayvanın davranışsal bağlamına (Aç mı? Tehdit altında mı?) göre de değişir. Sonuç olarak “ödül molekülü” diye bir şey yoktur -bunu ne kadar vurgulasak azdır.

Akumbens nöronları dopaminden kuvvetli bir şekilde etkilense de bu kimyasal bu bölgede üretilmemektedir. Substantia nigradan (3. Bölüm) gelen bağlantılar dopamini buraya boşaltır. Substantia nigradaki dopamin içeren nöronlar, orta beynin ‘bu molekülü sentezleyen yan kısımlarına (ventral tegmental alana) uzanan kesintisiz bir yol oluşturur. Toparlayacak olursak, bu “dopaminerjik orta beyin”, güdülenmiş davranışlarda anahtar rol oynayan anatomik yolların kaynağıdır.

Akumbense ulaşan orta beyin sinir lifleri, aynı zamanda dopamin reseptörleri bakımından zengin striatuma yönlendirilen sınırları keskin bir yolak aracılığıyla striatumun süperiyor kısmını da (kaudat ve putameni de kapsayan) hedef almaktadır.

Farklı bir lif demeti de kortekse ulaşmaktadır, fakat bu demet bölgesel bir organizasyon içinde değildir. Bunun yerine, bağlantılar tüm kortikal kabuk boyunca ilerler, özellikle frontal kortekste çok belirginleşir ancak aynı zamanda parietal ve temporal kortekse de (ve seyrek olarak sadece oksipital kortekse) uzanır. Bu orta beyinden kortekse beyaz madde projeksiyon sistemi beynin işlemesi üzerinde geniş kapsamlı bir etkiye sahiptir.¹⁶

YETERİ KADAR ÖDÜL VAR MI?

Dopamin ve ödülün işlenmesi arasındaki bağlantı 1980'lerde çözülmeye başladı, ancak 1997'de Wolfram Schultz ve meslektaşları tarafından Science dergisinde yayımlanan bir makale, sinirbilimde motivasyon araştırmalarında ikinci altın çağı başlattı (ilki 1954'te Olds ve Milner tarafından yapılan kendi kendini uyarma çalışmasıyla ateşlenmişti.). Hâlâ devam etmekte olan bu ikinci dalga, *ödül beklenti hatası* olarak bilinen zarif bir kavram tarafından yönlendirilmektedir: beklenen ve gerçekte olan ödüller arasındaki uyumsuzluk ve bu uyumsuzluk ile öğrenme arasındaki bağlantı.

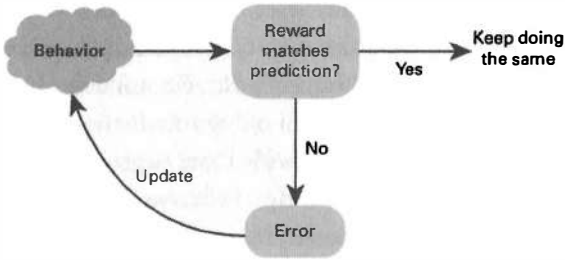
Ödüller öğrenmeyi üretir.¹⁷ Pavlov'un köpeği zili duyar, sosisi görür ve tükürük salgılar. Eğer zil-sosis eşlemesi yeteri kadar tekrar edilirse, köpek yalnızca zili duyunca da tükürük salgılar. Zil, sosisi öngörmektedir diyebiliriz ve bu yüzden köpek tükürük salgılar. Bu tip bir öğrenme oldukça pasif bir şekilde ortaya çıkar. Sadece köpeğin olay esnasında orada bulunması yeterlidir. Tam tersine, öğrenmenin bir başka temel formu olan edimsel (operant) öğrenmede hayvanın katılımı gerekir.

Thorndike'ın kedisi bir kafesin içinde bir mandala basana kadar koşar ve bastığında aniden dışarı çıkıp yemek yiyebilir.

(Öğrenme çalışmalarında öncü bir isim olan Edward Thorndike, 1911 yılında bu tür bir öğrenmeyi tanımlamıştır.). Yiyeceğe ulaşmak harikadır ve kedi tekrar tekrar mandala basar. Edimsel öğrenme katılımcının kendi hareketini gerektirmektedir. Aksi takdirde ödül gelmemektedir ve öğrenme gelişmez, tıpkı Olds ve Milner'ın sıçanlarının elektriksel uyarımı almak için pedale basmalarının gerekmesi gibi. Gördüğümüz üzere hem Pavlovyan, hem de edimsel öğrenme “beklenti hataları” ile ilişkilidir.

Hangi tip bilgi öğrenme için faydalıdır? Beklenen bir ödül ile gerçek bir ödül arasındaki karşılaştırma mekanizması hayal edin; diyelim ki, bir fare en sevdiği yiyecek parçasını bekler ve çok daha az hoş bir şey alır (Şekil 5.11). Mantıken şu 3 olaydan biri doğru olmalıdır: Ödül beklentiden iyidir, beklenti ile ödül eşittir, ya da ödül beklentiden kötüdür. Bu noktada, karşılaştırmanın, bir öğenin değeriyle ilgili olduğunu düşünebiliriz, tercih edilen lokmanın lezzeti gibi; “beklentisel değer” önceki deneyime dayanır. Eğer ödül beklentiden farklıysa, beklenti hatasının oluştuğunu söyleriz. Bu durumun öğrenme ile ne alakası var? Eğer ödül tam anlamıyla beklendiği gibi gelirse, yeni bir şey öğrenmeyiz, böylece gelecekle ilgili beklentileri güncellemeye gerek yoktur. Ancak eğer bir uyumsuzluk ortaya çıkarsa, beklentilerimizi güncellememiz icap eder. Bir yandan, eğer ödül öngörülerimizden daha iyiye, beklentilerimizi güncelleriz ve gelecek için “çıtayı daha yukarı” taşırız. Daha önemlisi, bu sefer bu ödülü elde etmek için o davranışa daha çok yöneliriz. Öte yandan, ödül öngörülenden daha kötü çıkarsa, bir sonraki sefer için beklentilerimize tam tersi şekilde “daha düşük değer” atfederek güncelleriz ve bu davranışı tekrar etme ihtimalimiz düşer. Bu durumda, beklenti hatalarını, birinin yaptığı yanlışlar sayesinde geliştirdiği bir öğrenme çeşidi olduğunu düşünebiliriz. Uyumsuzluklar öğrenme sürecinin doğru yönde ilerlemesine yardımcı olur. Eğer

bir beklenti uyumsuzluğu ortaya çıkmazsa, davranışta değişiklik olmaz ve güncellenmez; aksi takdirde, uygun yönde güncellenir -ödül ulaşmak için daha fazlasını yapmanın iyi bir fikir olduğunu varsaydığımızda! Aynı mantık diğer öğrenme çeşitlerine de uygulanabilir. Bir şan öğrencisi olduğunuzu hayal edin ve sizinizin akortsuz olduğu söylensin -diyelim ki, yarım nota daha yüksek. Egzersizleri tekrar ettiğiniz takdirde, alt notadan söylemeyi başarmalısınız. Tabii ki, eğer istenen notayı bulmuşsanız, bir şeyi değiştirmenize gerek kalmaz.



Şekil 5.11 Ödül beklentisi ve öğrenme. Yalnızca bir beklenti sonuçtan farklı olduğunda beklenen sonuçların güncellenmesi gerekir. Aksi takdirde, davranışta herhangi bir değişiklik gerekmez.

Schultz ve meslektaşları tarafından yapılan çalışmanın ortaya koyduğu şey, striatumdaki dopamin içeren nöronların yanıtının kendi başına bir ödül için değil, bir ödül beklenti hatası durumunda oluştuğuydu. Nöronlar bir ödül elde edildiğinde daha güçlü bir şekilde ateşlenmez, bunun yerine gerçek ödül ile hayvanın önceki denemelere dayanarak beklediği ödül arasında bir uyumsuzluk varsa yanıt verirler. Gerçek ödül, öngörülen ödül-den daha büyükse ateşleme artar ya da beklenenden daha küçük-

se azalır. Bir anlamda bu bulgu şaşırtıcıydı, çünkü bu alandaki pek çok araştırmacı dopaminin ödölün kendisini işaret ettiğini düşünüyordu (okuyucunun artık pek mantıklı olmadığını bildiği bir durum!). Fakat, bir taraftan, keşfedilen sinyal türü -beklenti hatası- tam da 1970'lerde geliştirilen matematiksel öğrenme modellerinin ciddi olarak öngördüğü bir şeydi. Sinirbilimin oldukça basit denklemler kullansa bile matematiksel olarak tanımlanabilecek deneysel bulgulara ulaşması başlı başına oldukça dikkat çekiciydi, zira bu tarz başarı öyküleri daha çok fiziğin ya da diğer daha niceliksel bilimlerinin olmuştur.

Dopaminin ve ödöl beklenti hatalarının rolü hâlen bilfiil araştırılmaktadır. Bağımlılık ve diğer motivasyon bozukluklarının anlaşılmasında önemli etkileri vardır; yukarıda da belirtildiği gibi, ödölü en üst düzeye çıkarmaya çalışmak muhtemelen her zaman iyi bir fikir değildir. Şu anda, birbiriyle rekabet eden birden fazla fikir vardır ve bu fikirler, sinirbilimciler için gelişmiş teknikler kullanıma girdikçe, her zamankinden daha güçlü bir şekilde revize ve rafine edilmeye devam edilecektir.

Beyin hakkında bilmediğimiz pek çok şey olmasına rağmen, mevcut birikimin büyüklüğünün sıradanlıktan uzak olduğu çok açıktır. Bu bölümde, duygu ve motivasyon için önemli beyin bölgelerini öğrenmeye başlarken hatırı sayılır bir temel oluşturduk. 6. Bölümde korteksin bölümlerine odaklanacağız. Yedinci bölümde biliş döneceğiz. Bu noktada, beyindeki nöral ağların bilişsel-duygusal davranışları nasıl ortaya çıkardığını daha iyi anlamak için nihayet bir şeyleri bir araya getirmeye başlayabileceğiz. Özellikle 11. Bölümde, amigdalanın olumsuz anıları “unutmayı öğrenmede” büyük ölçekli devrelerin bir parçası olarak diğer alanlarla nasıl yakın bir şekilde çalıştığını tartışacağız.

DUYGU VE MOTİVASYON: KORTEKS PARTİYE KATILIYOR

Bu bölümde, duygulara katkı veren pek çok kortikal beyin bölgesini ziyaret edeceğiz: singulat, insula, orbitofrontal korteks. Beyin cerrahisi ameliyatına giren hastalara uygulanan ilk elektriksel beyin stimülasyonu çalışmaları, bu alanların içinden zayıf elektriksel akımlar geçirildiğinde, duygusal olaylara doğal olarak eşlik eden kalp atımı, kan basıncı, göz bebeği büyümesi ve solunum gibi fizyolojik yanıtlarda değişiklik olduğunu, bu sırada duygulara gebe hisler ve duyumlar oluştuğunu göstermiştir. Bu bölgelerin hem hisseden hem de vücudu etkileyen amigdala, hipotalamus ve diğer beyin sapı alanları ile karşılıklı bağlantıları olduğunu göreceğiz.

Boston'daki Warren Anatomi Müzesi, Birleşik Devletler'de son ayakta kalmış anatomi ve patoloji müze koleksiyonlarından biridir. Bu müze 1860 yılında ölen Phineas Gage'in kafatasına ev sahipliği yapar. Gage'in hayatının dönüm noktası olan olay 25 yaşında iken olmuştu: bir sıkıştırma demiri beyninin içinden geçmiş, ama o "tüm zamanların en ilginç tıbbi vakalarından" biri olmak üzere hayatta kalmıştı (Macmillan 2004).¹ Gage'in vakası, sadece psikoloji ve sinirbilim ders kitaplarının demirbaşı olmakla kalmadı, aynı zamanda kazadan sonra yaşadığı "kişilik değişimi" ile popüler kültürde de tanındı. Detaylar muğlak olmasına rağmen, Gage, kazadan önce oldukça çalışkan ve so-

* Çeviri: Özge Yılmaz.

rumluluk sahibi biri olarak tarif edilirdi. Fakat, kazadan sonra tetkiklerini yapan kasaba doktoru John Harlow'un raporunda "tutarsız, saygısız...kapisli ve kararsız" deniyordu. Harlow'un Gage'in "artık eski Gage olmadığını" ilan etmesi, tıp doktorlarının ve bilim insanlarının hayal gücünü etkilemiştir.

On dokuzuncu yüzyılda, subkortikal ("primitif") ve kortikal ("gelişmiş") beyin parçaları arasındaki güçlü ayrım, duyguların çoğunluğunun subkortekse atfedilmesine neden olmuştur. Yine de Gage vakasında gösterildiği üzere bu tamamen böyle değildir. Demir çubuğun 1,1 metrelik kısmı, Gage'i aşağıdan vurmuştu ve yüzünün sol tarafından, muhtemelen elmacık kemiğini kırarak yukarı doğru saplanmıştı. Demir çubuk sol gözünün arkasından, beynin sol tarafından geçmiş ve frontal kemiğin içinden kafatasının tepesinden dışarı çıkmıştı.² 1990'ların başında, Gage'in kafatası kullanılarak, saplanmanın muhtemel yörüngesini tahmin etmek için modern görüntüleme teknikleri ile hasar araştırıldı. Lezyonun beynin her iki tarafını mı yoksa sadece sol hemisferi mi etkilediği konusunda tartışmalar olsa da prefrontal korteksin zedelendiğine dair hiçbir şüphe yoktu. Kazanın olduğu zaman, belli bir dereceye kadar davranış değişiklikleri, dil veya problem çözmede olduğu gibi, bilişsel olarak yorumlanmadığından, bunların özünde duygusal olduğu kabul edildi ve böylece korteksin bu tür işlemlere güçlü bir şekilde dâhil olduğu düşünüldü. Gage'in lezyonunun beynin zihni nasıl ortaya çıkardığına dair sonuçları on dokuzuncu yüzyıl düşüncesi üzerinde önemli bir etkiye sahiptir.

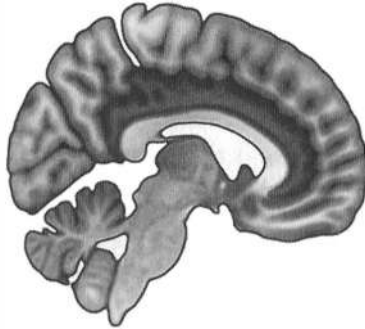
On dokuzuncu yüzyılda duyguların korteksle ilişkisi olduğunun düşünülmesinin bir sebebi daha vardı: bilinç. 5. Bölümde gördüğümüz gibi, duygular *bir şeyler hissettirir* -öfkeli ya da aşırı mutlu hissetmek gibi- ve aslında, birçok araştırmacı bu özelliği tanımlayıcı özelliklerden biri olarak görmektedir. Bu ne-

denle, duygu, sıklıkla zihnin “en yüksek” bileşenlerinden birine bağlı olarak kavramsallaştırılır: bilinçli farkındalık. Bilinç ve duygu birbiriyle bağlantılı olduğuna göre, duyguların da serebral korteksi içerdiğini düşünmek doğaldı.

Birleşik devletlerde, William James, ünlü roman yazarı Henry James’in kardeşi, bağımsız bir bilimsel disiplin olarak psikolojinin önemli temsilcilerinden biriydi.³ 1884’te yayımlanan bir makalede, James, duygunun korteksin duygusal ve motor alanlarına bağlı olduğunu önermişti. James’e göre duygu bu zihinsel yetiye özel olarak tahsis edilen ayrı süreçlere bağlı değildi. Bunun yerine, onun ünlü “ormanda bir ayıyla karşılaşma” örneğinde olduğu gibi tetikleyici bir olay sırasında vücutta meydana gelen değişikliklere bağlıydı. O zaman, James’e göre, “harekete geçirci bir gerçeği” takip eden vücuttaki değişikliklerin hissedilmesi, duyguydu. Eşzamanlı olarak, Danimarkalı tıp araştırmacısı Carl Lange, duygusal olayların “kortekste tat ve görme merkezlerine getirilerek bilince taşındığı” şeklinde çok benzer bir fikri vurgulamıştı.

Duyguların nörolojik temelini anlamaya yönelik erken dönem girişimlerin açıkça korteksi içine aldığını görüyoruz. Buna rağmen, bu fikirler çok genel tanımlarla formüle edilmişti; tabii ki beyin hakkında ne kadar az şey bilindiği hesaba katılırsa bu şaşırtıcı değildir. Korteksin duygulara olan katkısının açıklığa kavuşturulması yıllar alacaktı. Bu bölümde beyin bölgelerinin -singulat, insula ve orbitofrontal korteks- derinine inmeden önce bir hatırlatma yapmak isterim. 5. Bölümde olduğu gibi, metinde açıklayabilme amacıyla alanlar/bölgeler büyük ölçüde birbirinden ayrı tutulacaktır. Yine de bu bölgelerin birlikte çalıştıklarını aklınızda bulundurun. 8. Bölümden 11’e kadar, bu bölgelerin daha ilkesel bir şekilde nasıl bir araya getirildiği anlatılacaktır.

“Korkmuştum ve kalbim çarpmaya başladı” demişti ameliyat masasında olan hasta (Vogt 2009, 12).⁴ Beyin cerrahları singulat korteksin anterior kısmından hafif bir elektriksel akım geçirmişlerdi (Şekil 6.1). Benzer beyin bölgelerinde de uyarılmayı takiben, hastalar yoğun ve bunaltıcı korku duyguları ifade etmişti. Hatta bu hastalardan biri ölümü an meselesiymiş gibi bir yoğun korku duygusunu yaşadığını bildirmiştir. Peki hastalar ameliyatın ortasında kendi deneyimlerini nasıl tarif edebilmekteydiler? Beyin ağrı sensörleri içermediğinden, ameliyat sırasında işlem sıklıkla lokal anestezi altında gerçekleştirilir ve hastanın bu esnada verdiği geri bildirimlerine paha biçilemez.

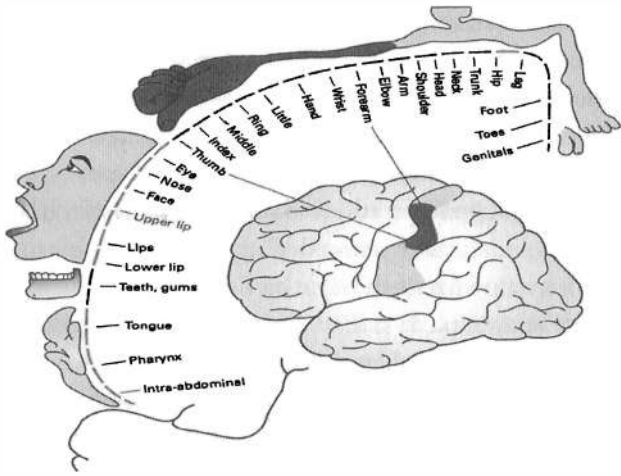


Şekil 6.1 Singulat korteks beynin orta yüzeyi boyunca olan koyu kısımda gösterilmiştir.

İnsan korteksinin elektriksel olarak uyarılabilir olduğu ilk kez 1874 yılında Roberts Bartholow tarafından, Fritsch ve Hitzig’in köpekleri kullanarak yaptığı deneylerden kısa süre sonra ortaya konmuştu (bkz. 4. Bölüm).⁵ Bartholow, zekâ geriliği yaşa-

yan ve ölmekte olan bir kızın korteksini uyarılmıştı. Kızın beyni o kadar kötü zedelenmişti ki beyninin titremesi görülebiliyordu (kesiklerle biriken iltihabın dışarı akması sağlanıyordu.). Uyarımların verilmesinin ardından, kızın uzuvlarını hareket ettirdiği ve her ikisi de vücudunun karşı tarafında olmak üzere karınca- lanma hissi duyduğu tespit edildi. Bartholow'un hastanın beyni- ne iğneleri "dokulara zarar vermeden" uyguladığını bildirmesine rağmen, bir insanın üzerinde böyle bir deney yaptığı için Birleşik Devletler'de ve Avrupa'da şiddetli bir şekilde eleştirilmişti.

3. Bölümde hipotalamus bağlamında bahsedilen Harvey Cushing, yirminci yüzyılın başında beyin cerrahisi sırasında uy- gulanan elektriksel uyarım çalışmalarının öncülerinden biriydi. Bu tarz bir çalışma sadece bilimsel meraktan yapılmıyordu; tü- mörlerin ya da epileptik nöbetlere yol açan bölgelerin çıkarılması operasyonunun planlanmasında da yardımcı oluyordu. Bu böl- geler çıkartılırken cerrahlar mümkün olduğu kadar, dil üreten ya da bedensel hareketleri kontrol eden kortikal dokuyu çıkarmak- tan kaçınmaya çalışıyorlardı. Bu tip dokuların sınırları kişiden kişiye mekânsal olarak biraz kayabildiği için cerrahlar operasyon esnasında, bu fonksiyonlara dokuların potansiyel katılımlarını test etmek için beyni uyarıyorlardı. O dönemde teknik gelişme- lerin yaşanmasına rağmen, etik standartlar henüz mütevazı bir ilerleme kaydetmişti. Örneğin, bu alanın öncülerinden biri olan Otfried Foerster (1931, 310); "Güçlü faradik [elektriksel] uyarım bir konvülsiyona neden olur, bu durum göz kaslarıyla sınırlı ola- bilir, ancak diğer durumlarda başka hareketler de meydana ge- lebilir" demişti. Bariz bir şekilde, hastalar için bu etik kaygılar oldukça yetersiz kaldı. Tabii ki, özellikle on dokuzuncu yüzyılda hayvanlara yönelik korkunç muamele de hiçbir şekilde kabul edi- lemezdi. Hayvan deneylerinin etiği, gelişmeye devam eden kar- maşık bir konudur.



Şekil 6.2 Parietal korteksteki somatoduyusal korteksin lateral yüzeyi boyunca yer alan homunculus. Ayak, parmaklar ve genital bölgelerle ilgili kısımlar beyin orta bölümünde yer almakta olup, bu yan görünümünden görünmemektedir.

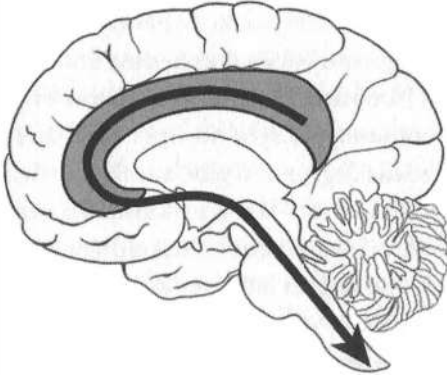
Elektriksel beyin uyarımı tekniğini bir üst seviyeye taşıyan beyin cerrahı Wilder Penfield ve arkadaşları oldu. Kariyerinin ilk dönemlerinde, Penfield cerrahi uzmanlığını Harvey Cushing'in yanında yapmıştı. Daha önce belirtildiği gibi, beyin ameliyatları lokal anestezi altında yapılabildiği için hastalar farklı bölgeler uyarıldığında hissettikleri duyuları ve duyguları bildirebilirlerdi. Penfield ve arkadaşları, bu şekilde elde edilen bilgilerden yararlanarak, yüzlerce hastada korteksin ayrıntılı “işlevsel haritalarını” oluşturdular ve her uyarım bölgesi için tarif edilen deneyim türünü özetlediler. En ünlü buluşları olan “homunculus” (Latince “küçük insan” anlamına gelir.) ilk kez 1937’de tanımlanmıştı ve 1950’de geliştirilmişti. Homunculus haritası, beynin üst kısmının bir çizimi üzerine yerleştirilmiş, elektriksel uyarımın duyu ya da motor etkiler ürettiği yerleri tasvir eden, acayip bir

şekilde çarpıtılmış bir vücudun dış hatlarını gösterir (Şekil 6.2). Vücut bölümlerinin (el, ayak, vb.) çizimdeki büyüklük oranları, ilgili beyin bölgeleri elektrikle uyarıldığında o vücut kısımlarının ne büyüklükte etkilendiğini gösterir. Örneğin, Homunkulus'un elleri omuzlarından daha geniştir, çünkü ilgili beyin dokusundaki uyarımın ellerde ürettiği yanıt, omuzlarda oluşan yanıtın çok daha büyüktür. Ve Homunkular genitaler, kortikal gri maddedeki karşılaştırmalı pozisyonunu göstermek için ayakların yanına çizilmişti.

Daha önce de belirttiğimiz gibi, singulat korteksin elektiriksel uyarımına bazı zamanlarda duygusal deneyimler eşlik ediyordu. Fakat beyin cerrahisi sırasında ortaya çıkarılan bu bulgudan önce, daha çok önseziye dayanan bir iddia olarak, singulat korteks zaten duygu işleme süreçlerinde rol oynadığı önerilen ilk bölgelerdendi. 1937'de dönüm noktası niteliği taşıyan makalelerden birinde nöroanatomist James Papez, duygulara özel kortikal-subkortikal bir devre olan "duygusal beynin" kortikal merkezinin singulat girus olduğunu söyleme cesareti göstermişti. O zamanlar bu ikisi arasındaki bağlantıyı kurmak için çok az kanıt olmasına rağmen, Papez önermesine arka çıkmak için, bu bölgede oluşan tümörlerin "kişilik ya da karakterde değişim" ve "duygularda spontanlığın kaybı" ile ilgili olduğunu yazmıştı (aslında, Gage'in sözde değişimleri gibi, ancak onun lezyonu önemli ölçüde daha önde, gözlerin hemen arkasındaki kemiklerin arkasındaydı). Klinik vakaların nadiren net olduğu düşünüldüğünde de bu neredeyse hiç sağlam bir kanıt değildi; çoğu zaman beyindeki lezyonlar geniş ve yaygın olduğu için birden fazla bölgeye zarar verir. Peki neden Papez duygu devresinin kortikal kaynağı olarak singulat korteksi seçmişti?

1878'de Paul Broca "Tan" hastasını inceleyen ve sol frontal kortekste dil işlevlerinin olduğu söylenen kişinin ta kendisi (bkz.

4. Bölüm)-, oldukça etki bırakan, başlığı da ağdalı bir taslak metin yayımlamıştı: *Beyin kıvrımlarının karşılaştırmalı anatomisi: Memeli türlerinde büyük limbik lob ve limbik yarık.*⁶ Broca hemisferlerin limbusununu (ya da kenarlarını) çevreleyen bir “büyük serebral kortikal sistemin” varlığını önermişti. En genel açıdan, korteksi iki bileşene bölmüştü: büyük limbik lob, korteksin medial yüzünün büyük kısmını oluşturuyordu (temel olarak Şekil 6.3’te gösterildiği gibi singulat korteks), ve korteksin geri kalanı -kalanı derken dışarıdan görünür olan tüm korteks yüzeyi (frontal, pariyetal, oksipital), ayrıca insulanın korteksi (bir sonraki bölümde tartışılacak). Broca, kendisinin de vurguladığı gibi, primatların beyninin “frontal lobun hakimiyeti” sebebi ile diğer hayvanlardan kalitatif olarak farklı olduğuna inanıyordu. Bu frontal baskınlığa bir diğer anlamlı değişim eşlik ediyordu: koku sisteminin atrofi (ç.n: zayıflaması, küçülmesi). Dahası, bu iki değişim kazara değildi ve “gerçek bir korelasyonu” yansıtıyorlardı: frontal lobun genişlemesi ve limbik lobun gerilemesi.



Şekil 6.3 Singulat korteksten inen bağlantılar birçok seviyede dallanarak ön beyin, orta beyin, pons ve medulla tabanındaki subkortikal yapılara ulaşır.

Broca'nın gözlemleri, doğası gereği anatomik olmasına rağmen zihinsel fonksiyonlarla ilgili görüşleri ile yakından bağlantılıydı. Ona göre, koku duyusu çok az “entelektüel katkı” isteyen yabani bir duyuydu ve serebral hiyerarşide alt sıralarda bir kortikal bölge olan limbik loba bağlıydı. Entelektüel zekâ, yabani duyulara karşı üstünlüğünü frontal lobun gelişimi ve buna bağlı olarak limbik bölgenin atrofiye uğraması ile kazandı. Broca'nın fikirlerinin etkisi muazzamdı ve “limbik beyin” kavramının tüm sinirbilim alanındaki en etkili kavramlardan biri olduğu cesurca iddia edilebilirdi. Bu, Broca'nın ikinci büyük bilimsel başarısıydı; birincisi bir zihinsel yeti olarak dilin lokalizasyonu hakkındaki makalesidir. Peki sonuç? Broca'dan sonra beynin orta yüzeyi boyunca uzanan korteks alanını duygularla (sıklıkla yabani ya da irrasyonel taraf olarak görüldü) ve bunun “dışındaki” alanlar, özellikle ön bölge, bilişlerle (rasyonel taraf) ilişkilendirmek olağan hâle geldi.

Şimdi, Papez'e ve onun duygu devresi taslağına geri dönelim. Papez'in önermesi, “duygusal beyin” hakkındaki düşünceleri bugüne kadar gelen Paul MacLean tarafından daha ileri taşındı. 1949'da MacLean, birkaç yıl sonra adını “limbik sistem” olarak düzenleyeceği, “iç güdüsel beyin” kavramını tanıtan bir makale yazdı. Sistem, Broca'nın büyük limbik lobundan (yani, beynin medial yüzeyindeki singulat giristan) ve bazı seçilmiş subkortikal bölgelerden oluşuyordu. Bu subkortikal bölgelerden hipotalamusa Bard, Cannon ve çağdaşlarının çalışmaları nedeniyle farklı bir önem verilmişti (bkz. 5. Bölüm). MacLean'in limbik sistemi, Batılı düşüncede uzun bir geçmişi olan ikilemi yansıtır şekilde, rasyonelliği desteklediğine inanılan bölgelerden büyük ölçüde ayrılmış bir duygusal beyin oluşturdu.

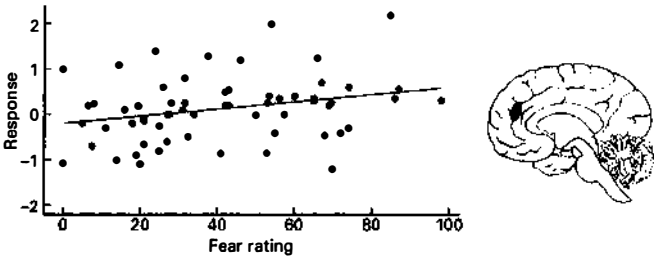
SİNGULAT KORTEKSİN BAZI İŞLEVLERİ

1940'larda hem primatlarda hem insanlarda yapılan elektriksel uyarım çalışmaları korteksin pek çok bölgesinin uyarılmasının -sadece subkorteks değil- otonomik sistemde değişimlere neden olduğunu ortaya çıkarmıştı. Singulat girus uyarılırken solunumda, kan basıncında, kalp atım hızında ve göz bebeği reflekslerinde çarpıcı değişimler izlenmişti. Vokalizasyonda da değişimler görülmüştü -bu tarz değişimler duygusal ve motivasyonel durumlarda özellikle görüldüğü için dikkate değerdir. Bir gorilin saldırgan bağırıışlarını ya da bir şempanzenin sosyal uyum göstermek için çıkardığı yatıştırıcı seslerini düşünün; insanlar da duygusal olarak uyarıldığında vokalizasyonlar kaçınılmaz olarak değişir.⁷ Otonomik süreçlere katılan pek çok korteks dışı yapıyla bağlantısı olduğu düşünülürse, singulat korteksin müdahilliğinde ortaya çıkan otonomik değişimler anatomik bağlantıları ile tamamen tutarlıdır. Bu yollar önbeynin tabanında yer alan hipotalamusu, periaquaduktal gri maddeyi (PAG) ve diğer üst beyin sapı alanlarını, ayrıca medulladaki yapılarla da bağlantı kurar. Yani, singulat korteks nöroaksis boyunca pek çok seviyede etki eder.

Gerçekten de singulat korteksin vücudun koşullarını değiştirme potansiyeli dikkate değerdir. Bu kortikal bölge, diğer kortikal alanlara kıyasla en yoğun "aşağı inen" bağlantılara sahiptir (bu bağlantılar kortikal olmayan yapılara yönlendirilenler).⁸ Bu sebeple, korteksin bir itici güç, motor ya da merkez olarak görülmesi şaşırtıcı değildir. Fakat, singulat korteks de beyin sapından "yukarı çıkan" girdiler alır. Bunlardan en çarpıcı olanı, beyindeki ana içduyusal (viserosensitif) hücre grubu olan medullanın bir çekirdeğinden gelen girdilerdir. Bu gölgenin adı soliter çekirdektir ve solunumsal, kardiyovasküler ve gastrointestinal sistemden girdiler alır. Ayrıca, acıya duyarlı devreden gelen sinyaller de ta-

lamus üzerinden singulata ulaşır. Genel olarak, singulat korteks iki yönlü sinyal iletişimine katılır: sadece vücudu etkileyen motor otonom fonksiyonlara katılmakla kalmaz, aynı zamanda vücudun içinde bulunduğu durumu ileten sinyallere de duyarlıdır.

Değerlendirme, içsel veya dışsal bir uyarının değerlendirilmesi anlamına gelir ve önemli olanlar duygusal bir tepkiyi tetikler; bu tepkinin büyüklüğü, süresi ve niteliği değerlendirme sürecinin bir sonucudur. Fonksiyonel manyetik rezonans görüntüleme (fMRG) araştırmaları singulat korteksteeki yanıtların değerlendirme sürecini yansıttığını göstermektedir.⁹ Örneğin, hafif bir elektriksel şokla eşleştirilmiş nesnelerin yarattığı kaçınma davranışının şiddetini sınıflamaları istenen katılımcılarla yapılan çalışmalarda, singulat girustan elde edilen yanıtlar katılımcıların sınıflandırmaları ile pozitif korelasyon içindeydi; yani, nesneden daha çok kaçındıklarını belirten katılımcıların fMRG sinyalleri de daha güçlü çıkıyordu (Şekil 6.4).



Şekil 6.4 Kaçınma puanlamaları, singulat korteks beyin bölgesindeki yanıtlarla ilişkilidir (beynin çiziminde gösterilmiştir). Deneyde, katılımcılar önceden hafif şokla eşleştirilen nesnelerin kaçınma puanlarını değerlendirmişlerdi.

Hafif elektriksel şok deyince psikologlar tarafından geçmişte uygulanan ürkütücü deneyler ve hatta korku filmlerinden sahne-

ler bile akla geliyor olabilir. Fakat, fonksiyonel MRG taramalarında modern deneylerde kullanılan hafif elektriksel uyarımlar katılımcıların büyük çoğunluğu tarafından kolayca tolere edilebilen uyarılardır. Örneğin benim laboratuvarımdaki çalışmalarda, katılımcılar verilecek uyarının gücünü, acıtmayacak ama rahatsız hissettirecek bir seviyeye kadar arttırıp ya da azaltarak kendileri belirlerler. Uyarın açıkça can sıkıcı olsa da katılımcılar can sıkıcı bir şeyi tecrübe etmeden olumsuz duygulanımları çalışmak için başka bir yol yoktur. Fakat tabii ki, bu etik kurallar çerçevesinde yetişkinlerin onayı alınarak yapılmak zorundadır. Katılımcılar deneyden herhangi bir zamanda çekilmekte özgürdür. 10 yıldan fazla bir süredir bu tarz deneyler yapmaktayım ve çok az katılımcı deneyden çekilmiştir.

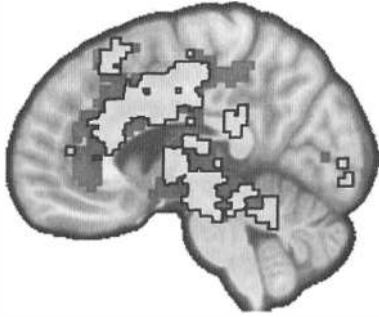
5. Bölümde amigdalanın korku koşullanmasında önemli bir rolü olduğunu gördük: Başlangıçta nötr olan bir uyarınla içgüdüsel olarak olumsuz bir uyarının eşleştirilmesi, bir zamanlar nötr olan uyarının olumsuz özellikler kazanmasına yol açar. Peki, koşullanmış bu uyarın artık olumsuz uyarınla eşleştirilmediğinde ne olur? Örneğin, bir ses bir şok ile eşleştirildikten sonra tek başına verilir. Eğer bu böyle devam ederse de koşullanmış uyarın (ses) artık koşulsuz uyarının yarattığı etkiyi yaratmaz. Doğal olarak, hayvanın uyarının tekrar nötr olduğunu öğrenmesi gerekir; bu süreç *sönme öğrenmesi* olarak adlandırılır. İlginç bir şekilde, *sönme öğrenmesi* koşullu bir uyarıcının artık tiksindirici bir olayı öngörmediğini öğrenmek, önceki korku hafızasını unutmak gibi pasif, çürüme benzeri bir süreç değildir. Aksin, kendi içinde aktif bir öğrenme sürecidir ve hayvanın nötr uyarıcıya tepki vermeyi bırakması için yeterince çabalamış olması gerekir. Sonuçta uyarıcı artık zararsız olduğu için açıkça uyumsuz olacaktır. Anksiyete gibi klinik durumların anlaşılmasında önemli etkileri olduğu sezilen *sönme öğrenimi* kapsamlı bir şekilde incelenmiş-

tir. Bu sürece, singulat korteks başta olmak üzere çeşitli beyin yapıları katılmaktadır. Sönme öğrenmesine detaylı bir şekilde 11. bölümde döneceğiz.

Singulat korteksin ön bölümü ayrıca acı/ağrı ile de ilişkilidir. İnatçı ağrıların derecesi kişinin kendi ifadeleri üzerinden ölçülür. Mesela bir hasta sırtının ağrıdığını ve bu durumun alışık olduğu gibi tenis oynamasına müsaade etmediğini söyleyebilir. Geniş popülasyonlardaki ağrı-ilişkili vakaların sıklığı göz önüne alındığında, araştırmacılar bu hastalıkların “nesnel işaretlerini” aramışlardır -şeker hastalığı gibi bir hastalık için yapılan kan testine benzer bir şey. Bir dizi nörogörüntüleme çalışması geniş sayılarda katılımcıyı incelemiştir. Tor Wager ve arkadaşları (2013) sinyalleri öznel rahatsızlık seviyesi ile ilişkili olan ön singulat korteks dâhil olmak üzere pek çok beyin bölgesi bulmuştur: bu bölgedeki yanıt ne kadar güçlü ise kişinin öznel ağrı düzeyi algısı da o kadar yüksekti.

Bu araştırmacılar, makine öğrenmesi alanındaki hesaplama tekniklerini kullanarak ağrının nesnel bir ölçüsünü geliştirmeye çalıştılar. Bir şeye benzetmek gerekirse, görüntü tanıma amacı olan bir sistemi düşünün. Algoritma hazırlandıktan sonra, gelişigüzel bir resim girdi olarak verilir ve resmi kategorize eden tanımlayıcı bir etiket çıktı olarak üretilir -örneğin, “leopar” bir uyaran kategorisi olabilir. Bu algoritmalarda denek başlangıçta çok sayıda örnek resimle eğitilir ve sonra yenileri verilerek test edilir. “Denetimli öğrenme” (*supervised training*) denen durumda, resimler zaten bilinen, hazır etiketleri ile birlikte verilerek makine öğrenmesi algoritması kalibre edilir; yani, aslında “denetleyici” (süpervizör) bu resimlerin kimliklerini biliyor olmalıdır.

Wager ve arkadaşları da ellerindeki fonksiyonel MRG verileri için benzer bir yaklaşımı benimsemişlerdir.¹⁰ Bu araştırmacılar, yaptıkları deneyde, bir katılımcıyı ağırlı koşul için



Şekil 6.5 Beyin bölgelerinin ağrıyı öngörmeye katkıları. Singulat korteksin büyük bir kısmını da içeren açık gri bölgelerdeki güçlü yanıtlar, ağrı yoğunluklarını tahmin eder. Ayrıca bu yanıtlar katılımcıların ağrıya ilişkin verdikleri puanları da öngörmektedir. Koyu gri bölgelerdeki güçlü yanıtlar az ağrı olduğunu öngörmüştür.

Kaynak: Görsel nazik Tor Wager tarafından sağlanmıştır.

rahatsız edici bir sıcaklığa, diğer koşul için de önemsiz bir sıcaklık düzeyine maruz bırakmışlardı. Algoritmalarını, o anki koşul hangisi ise, beyin bölgelerinin buna verdiği yanıtlarla ilişkilendirecek şekilde eğitmişlerdi. Makine öğrenmesi yöntemi, belirli bir deneysel koşulda ortaya çıkan beyin yanıtlarına bakarak kendi tahminini yürütüyordu (ağrılı ya da ağrısız koşul). Oluşturdukları teknik, o kadar doğru tahminler yapıyordu ki, yeni bir hasta gösterildiğinde tahminlerin duyarlılık ve özgüllük düzeyi yüzde 94'ün üzerine çıkıyordu. Bilindiği gibi, duyarlılık, “gerçek pozitif” oranından bahseder —yani, koşul ağrılı olduğunda “ağrılı” olarak karar verme; özgüllük ise “gerçek negatif” oranına, yani koşul ağrısız olduğunda “ağrısız” olarak karar verme anlamına gelir. Başka bir deyişle, makine öğrenmesi algoritması daha önce hiç görmediği bir veri ile test edildiğinde,

deneyssel koşulu beyin yanıtlarına bakarak doğru tahmin edebiliyordu, yani bir çeşit “zihin okuma” gerçekleştiriyordu (Şekil 6.5). Daha da çarpıcı olanı, araştırmacılar ağrının şiddetini de doğru öngörebiliyorlardı; bu durumda, algoritmalarını süregelen ağrı şiddetini o’ndan 8’e kadar bir ölçeğe tahmin edecek şekilde eğitmişlerdi. Gerçek ve tahmin edilen ağrı seviyeleri güçlü bir uyum göstermişti. Bir katılımcı ağrının şiddetini yüksek puanladığında (8’e yakın), algoritma da aynısını söylüyordu; katılımcı düşük puanladığında ise (o’a yakın), yöntem, ortalama olarak aynısını belirtiyordu.

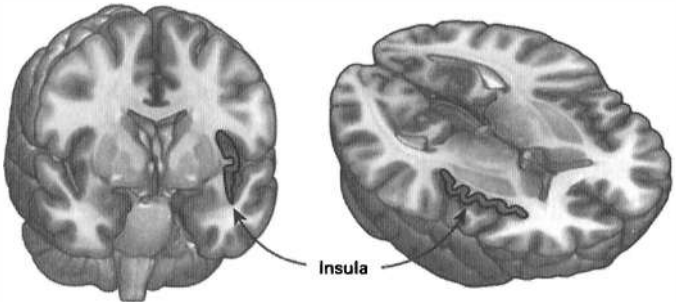
Genel olarak, Wager ve arkadaşlarının yaklaşımı araştırmalara heyecan verici bir yön vermişti. Büyük ölçüde niteliksel olan bir alanda böylesine niceliksel bir bakış açısı nadirdir, özellikle ağrının nasıl hissettirdiği gibi öznel bir konuda. Bu küçüm-senecek bir başarı değildi.

Bir sonraki bölüme geçmeden önce, Papez’in beyinde duyguların nasıl organize edildiğini açıklamaya çalışan limbik sistem ve devresi fikrinin kalıcı mirasını anlatmak isterim. Nörobilimde muhtemelen en yaygın kullanılan terimlerden birinin “limbik sistem” olmasına rağmen, bu kavram bilimsel olarak kullanışlı olmak için fazla hantal ve tutarsızdır. Bu kavram ana akım medyada da fazlasıyla popüler olmuştur; mesela bu terim *New York Times*’da aratıldığında 200’den fazla sonuç çıkmaktadır. Limbik sisteme ait bölgelerle ilgili olarak asla bir uzlaşmaya varılamadığı için, bu terim sirküler bir şekilde “duygusal beyni” tarif etmek için kullanılmıştı. Bazılarının dediği gibi, “limbik sistem” terimi, adlandırmak yerine anlamlandırmaktadır.” Maalesef bu terim araştırmacılar tarafından çok sıklıkla kullanılır hâle gelmiştir, özellikle klinik veya tıp alanında olanlar bu kavramı sık kullanmaktadır. Gerçekten de duyguların beyindeki temelini açıklayan tıbbi metinlerin, her ikisi de mevcut bilgileri oldukça zayıf bir

şekilde yansıtmamasına rağmen, limbik sistemi hâlâ MacLean'ın orijinal önerisine, hatta Papez'in devresine kadar giden şekillerde tartışması biraz şaşırtıcıdır.

KORTEKS ADASI

Dış dünya, görsel, işitsel, taktil (dokunsal), olfaktör (koku ile ilgili) ve gustatör (tat ile ilgili) uyaranlara yanıt veren korteks alanlarını etkiler. Dış dünya, uyarandan ne kadar zenginse, iç organlar ve vücudun dış katmanı yani en büyük organımız olan derinin de dâhil olduğu içsel sistemler de aynı oranda hareketlenir. Geniş bir sinyal gamı, ısı, ağrı, kaşınma, gıdıklanma, tensel dokunuş, kaslardan ve iç organlardan gelen hisler, vazomotor hararet (ani kızarma ve terleme hissi), susama, açlık ve hatta “nefes açlığı” ilgili duyumları destekler. İnsulanın korteksi, vücudun durumunu kesin ve sinyale-özgü bir şekilde kaydeder. Bu bölge gelişmiş bir duyuusal kortekstir (Şekil 6.6).



Şekil 6.6 Beyin kesitinde insulanın korteksi, dolayısıyla “korteksin iç adasını” ortaya çıkarır.

Vücutun iç duyuşal (iç organlardan gelen) sinyalleri son olarak korteksin bu ayrıcalıklı kısmına ulaşmadan önce alt beyinsapına uğrarlar. Bir ada gibi, kortikal dokunun kendisiyle kaplı olan insula, beyne yandan ve dışarıdan bakıldığında görülemez. Sanki kortikal yüzey, içteki kortikal kıvrımın (insula) üzerine ikinci bir kıvrım oluşturarak genişlemeye karar vermiş gibidir. Bu yüzden insulayı örten kortekse Latince “kapak” anlamına gelen “operkulum” denir.

İç organlardan gelen sinyallerin kortekse ulaştığı ile ilgili ilk ipuçları 1950’lere kadar dayanır. Araştırmacılar bu ipuçlarını, beyinden çıkıp kalbe, mideye ve bağırsaklara giden geniş bir sinir olan vagusu uyardıklarında bulmuşlardı. Maymunlarda ve diğer hayvanlarda vagus siniri uyarıldığında insular kortekse karşılık gelen bir “vagal alıcı korteksin” aktive olduğu not edilmişti. Penfield ve arkadaşları, insulanın içsel duyumların bilinçli olarak algılanmasındaki rolünü, beyin cerrahisi operasyonundaki hastaların kortekslerini elektriksel olarak uyarak belirgin bir şekilde göstermişlerdi.¹² Penfield, elektrodu primer duyuşal korteks boyunca hareket ettirdikçe, homunculusun dilinin hemen ilerisi boyunca uzanan ve elektriksel uyarılmanın tat duyuşu ürettiği bir bölgeyi tanımlamıştı. Elektrodu daha ileri insulaya doğru ilerlettiğinde ise hastalar ağız-yutak bölgesi, yemek borusu ve hatta gastrointestinal duyum tanımlamışlardı.

Hastalar deneyimlerine dair çeşitli tanımlamalar yapıyor olsalar da hiçbir duyuşal bir yanıt bildirmemişti; yani yanıtlar daha çok duyuşal nitelikteydi. Şimdi biliyoruz ki hem sempatik hem parasempatik vücut sinyalleri insulaya iletilir. Aslında, ön insula yanıtları oldukça gerçekçi bir duyguyla, “vücuttan gelen hisler” haritası oluşturarak daha önce bahsedilen tüm boyutlarda vücutun içsel durumunu yansıtır.¹³

Bizler çevremizle sürekli bir sinerji içindeyiz ve bu etkileşimlerin önemli ama sıklıkla ihmal edilmiş bir bileşeni dokunmadır. Dokunma duyusu, materyallerin özellikleri ve nesne tanıma hakkında sonuçlar çıkarmamıza yardımcı olarak dokular ve şekiller hakkında bilgi toplamamıza yardımcı olur. Dokunmanın ayrıca afektif bir bileşeni de vardır; bazı deneyimler keyifli (yumuşak fırça dokunuşları gibi) iken diğerleri de keyifsizdir (zımparaya dokunmak gibi). Dokunma ayrıca yakınlık hissi, birliktelik ve cinsel davranışları da teşvik eder. Dokunsal sosyal etkileşimler zihinsel ve fiziksel sağlık için de yararlıdır. Lezyon araştırmaları, insulanın uyarılmasının duyusal keyif ve duygularla ilgili boyutları da dâhil olmak üzere, dokunma duyularının farklı formları için önemli olduğunu göstermiştir. Örneğin, yumuşak fırça dokunuşları somato-duyusal korteksle birlikte insular kortekste fonksiyonel MRG yanıtları oluşturmuştur (Şekil 6.2). Genel olarak araştırmacılar, singulat korteks için önerileni otonom “motor” rolünün aksine, insulayı otonomik bir duyusal girdi istasyonu olarak ele almaktadır. Ancak, gördüğümüz üzere, singulat iç organlardan gelen duyumsal sinyalleri de alır, böylece önemli dış işlevlerine ek olarak duyusal işlemlere de katılmış olur. Ayrıca, insula vücudu kontrol etmek için inen yollara da sahiptir.¹⁴ Dolayısıyla hem singulat kortekste hem de insulada, asimetrik olsa bile, *çift-yönlü* iletişim vardır.

İlk yıllarda yaptığımız MRG çalışmalarından birinde, zorlayıcı bir bilişsel görevde yüksek performansı destekleyen mekanizmaları anlamaya çalışmıştık (Pessoa ve ark. 2002). Bu çalışmada katılımcılar anlık olarak gösterilmiş bir görsel deseni nasıl birkaç saniye akıllarında tutar sorusuna cevap aradık. Bağlam oldukça farklı olsa da yaklaşımımız Wager ve arkadaşlarının ağırlı çalışmak için kullandığına benziyordu. Hatırlarsanız araştırmacılar beyin bölgelerinden aldıkları yanıtları kullanarak

deneklerin ağırlı mı yoksa ağrısız koşulda mı olduğunu tahmin etmeye çalışıyorlardı. Bizim çalışmamızda ise, amaç, katılımcının verilen görevi doğru yapıp yapmadığını öngörmek için beyin sinyallerini kullanmaktı. Bizim kullandığımız uyarının, doğası gereği görsel olduğunu ve çaba gerektirdiğini de düşünürsek, görme korteksinden ve bilişsel olarak zahmetli işler için önemli olan bölgelerden alınan sinyallerin performansı öngörmek için kullanılabilir olmasına çok şaşırmamıştık. Bu bölgelere ek olarak, ön insulada görevin gerektirdiği davranışlarla bağlantılı sinyaller gördük. Arkadaşlarımla bulguları tartışırken, bu bölgenin bilişsel bir göreve katılımının kafamızı karıştırdığını hatırlıyorum. Gerçekten de yıllar boyunca insular korteksin işlevleri ile ilgili çığır açan çalışmaların ardından, bu kortikal lob büyük ölçüde beynin iç duyuşsal kısmı olarak kabul edilmiştir.

1990'ların sonlarına doğru MRG makineleri dünya çapında daha ulaşılabilir olduğunda, araştırmacılar ağır yaralı bir kişinin fotoğrafı gibi duygusal olarak tetikleyici uyarıları içeren deneysel koşullarda insulanın verdiği yanıtları incelemeye başladılar. Bu tarz uyarılara maruz kalmak bedensel hisler de ürettiğinden, bunlar beklenen yanıtlardı. Bu uyarılar, örneğin bir tıp kitabında, bir mutilasyon (bir vücut parçasının kesilmesi) resmine bakma ile elde edilebilir. Fakat, benim görev performansını incelediğim çalışmadaki gibi algısal ve bilişsel koşullar içeren deneyler esnasında insuladaki yanıtlar tutarlı bir şekilde incelendiğinde, MRG çalışmaları, zamanla başka bir tablo ortaya çıkarmaya başladı.

Pek çok MRG çalışmasında tüm beyin taranır. Yani, bir araştırmacının belirli koşulların belirli beyin bölgelerinde yanıt oluşturduğuna dair sevdiği bir teorisi varsa bile, beyin-çapında veri toplandığında beklenmedik bulgular daha kolay elde edilmektedir. Zamanla çalışmalar birbiriyle tutarlı sonuçlar göster-

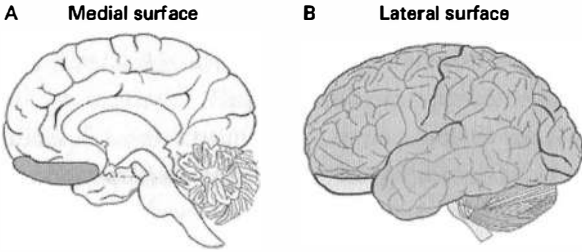
dikçe, kanıtların gücü de buna bağlı olarak büyümektedir. Gerçekten de ben ve arkadaşlarım nörogörüntüleme çalışmalarının binlerce büyük ölçekli analizini yaptığımızda (4. Bölümde tartışılmıştı), ön insulanın beyindeki işlevsel olarak en çeşitli bölgelerden biri olduğunu ortaya koyduk (Anderson, Kinnison, ve Pessoa 2013). Gerçekten de insulanın özel bir iç duyumsal merkez olmaktan daha fazlası olduğunu iddia eden görüşler, bu alanın hareket, motivasyon, duygular, biliş ve algı ile ilişkisini gösteren araştırmaların bulgularına dayandırılmaktadır. Günümüzde bile, insulanın çeşitli zihinsel süreçlere nasıl katkı sağladığı hakkında çok az şey biliyoruz.

GÖZLERİN ÜSTÜNDEKİ KORTEKS

35 yaşındaki hasta EVR, beyni saran zarlarda oluşan ve yavaş büyüyen bir beyin zarı tümörü ameliyatına girmişti.¹⁵ İyileştikten sonra EVR yoğun kişilik değişimleri göstermişti. Stabil ve başarılı bir evliliği vardı, ameliyattan sonra uzun yıllardır birlikte olduğu karısından boşanmış ve aylar içinde tekrar evlenmişti, ki bu evlilik de kısa sürmüştü. Önceden hevesli bir iş anlayışı olan EVR'nin hatırı sayılır bir finansal başarısı vardı, ameliyattan sonra hakikatli ama felaketle sonuçlanan bir dizi iş girişiminde bulundu ve bunlardan biri onu iflasa sürükledi. İyi performansı sayesinde terfileri garantileyen başarılı bir profesyoneldi, sonrasında iş hayatında tutunamadı ve nihayetinde her şeyden uzak bir ortamda yaşamak zorunda kaldı. Basitçe EVR, artık profesyonel hayatta başarılı olmak için “yeteri kadar zeki” olmadığından bu durum onun kişisel yaşamını bile etkiledi diye düşünebilirsiniz. Fakat, bu açıklama onun yaşadığı zorlukları açıklamaya yetmiyor. Ameliyattan sonra, zeki, çekici ve nüktedan olarak algılanan

hırslı bir konuşmacıydı. Standardize edilmiş testlerde ortalamanın iki standart sapma üzerinde puanlar elde ediyordu (IQ = 135, ortalamanın 100 olduğu bir testte). Kısacası bir işte tutunabilmek için donanımlı ve “yeteri kadar zeki”di”.

Hasta EVR’ye yapılan ameliyatta frontal lobun orbitofrontal korteks adı verilen, gözlerin hemen üzerinde yer alan, birkaç santimetre geriye doğru uzanan ve beynin ön tabanını oluşturan bir parçası çıkarılmıştı (Şekil 6.7). Tecrübe ettiği kişilik değişimleri bu bölümün başında bahsedilen Phineas Gage’e atfedilenlere benziyordu. Şimdi dönüp baktığımızda Gage’in karakter değişimleri bir şekilde geçici ve abartılmış gibi görünüyor olmasına rağmen (çünkü Gage bir noktada Şili’de başarılı bir uzun mesafe posta memuru olmuştu.), EVR gibi hastalar karşılaştırılabilir “kişilik naklinin” ortaya çıkabileceğini göstermiştir. EVR gibi hastalarda duygusal davranışlarda şiddetli değişimler görülmez. Örneğin, öncekinden daha çok öfke patlamaları yaşasalar da ciddi depresyon belirtileri göstermezler. Bunun yerine, hastalar duygulanımlarında genel bir azalma tecrübe ederek duygusal olarak daha “sığ” bir hâle gelirler. Hatta bazı durumlarda “yalancı-psikopati” denen durumu sergileyecek kadar duygusuzlaşırlar. Bu durum beyin hasarı yüzünden ortaya çıktığı için, bir yaralanmadan kaynaklandığını vurgulamak ve geleneksel psikopatiden ayırt etmek için “edinilmiş sosyopati” olarak adlandırılır.¹⁶ Geleneksel psikopatide, *kan-donduran* özellikler çocukluk ve ergenlik döneminde ortaya çıkmaktadır. Bu hastalardaki psikopatiyi tarif etmenin çok farklı yolları vardır ama, genel anlamda belirtiler, inatçı antisosyal davranışlar, bozuk empati ve pişmanlık duyguları, cüretkârlık, bastırılamayan bencil davranışlarla karakterize bir kişilik bozukluğu şeklindedir.



Şekil 6.7 Beynin orta hattından (a) veya yan taraftan (b) orbitofrontal korteksin görüntüsü. Bu korteks orbital kemiğin ve gözlerin hemen üzerinde yer alır ve beynin içine doğru uzanır.

Bu bölümün başında singulat korteks ve insulanın otonom işlemlere nasıl katkı sağladığını tartışmıştık. Aynı erken dönem kortikal alanların elektrikle uyarılması araştırmaları, orbitofrontal korteksin de bu otonom işlevlere katıldığını göstermiştir. Örneğin, solunumdaki değişimler, kan basıncı ve kalp atım hızı ve göz bebeği refleksi gibi otonom belirtiler orbitofrontal korteksle ilişkilidir. Bugün, orbitofrontal korteks üzerine yapılan araştırmaların çoğu, ödülün, yani daha genel olarak bir değerın hesaplanmasına nasıl katkı verdiğini anlamayı amaçlar. Örnek olarak, benim için şu anda iyi olan nedir -bu kitabı okumaya devam etmek mi ya da arkadaşlarla dışarı çıkmak mı? Bu sorulara 10. Bölümde geri döneceğiz.

SONUÇ

Nörobilimdeki erken dönem düşünce sistemi Viktoryan İngiltere'sinin sosyal ve biyolojik kavramlarından yoğun bir şekilde etki-

lenmişti. O dönem, ilerleme, hiyerarşi ve kontrol gibi kavramlar, toplumun bir alt kümesinin zenginleşmesini meşrulaştırmak için çok revaçtaydı. Bu bağlamda, beyin “ilkel” ve “gelişmiş” kısımlardan oluşmuş olarak görülmüş, subkorteks ve korteks bu iki tür bölgenin tipik temsilcileri olarak var olmuştur. Yine de 1950’lerle birlikte, prefrontal korteksin otonom işlemlere katılımı kesin olarak kanıtlanmıştı. “Rasyonel” işlemlerin baş tacı olan bu bölge, iki yönlü olarak solunum, kardiyovasküler ve hatta sindirim mekanizmalarına, yani en alt seviye de dâhil olmak üzere tüm bu “aşağı düzey işlevlere,” dâhil olmuştu. Beyinle ilgili her nörobilimsel ders kitabı ya da popüler kitap korteksin parçalarının dış dünyayla baş etmekte ne kadar önemli olduğunu tarif eder, mesela görme oksipital kortekste, işitme temporal lobda, somatoduyusal işlemler parietal lobda gerçekleşir gibi. Ancak, korteks, bedenin iç dünyasıyla ilgilenilmesinde aynı derecede önemlidir. Modern araştırmalar prefrontal korteksin “en yüksek işlevlere” katılımını, (yani plan yapma, bilginin manipülasyonu, davranışların öncelenmesi ve dahası gibi) öyle vurgular ki, vücudun kontrolü ve gözlemlenmesine verdiği katkıları sıklıkla unuttur. Bu dar bir bakış açısidir, zira karmaşık davranışlar, iç ve dış gerçeklik arasındaki yakın ilişkiyi içerir.

BİLİŞ VE PREFRONTAL KORTEKS

Bu bölümde biliş için merkezi önemi olan şu iki işlevi tartışacağız: çalışma belleği ve dikkat. Çalışma belleği, gerçekleştirdiğimiz eylemler ve düşünceler için faydalı olduğu sürece bilgiyi nasıl aktif tuttuğumuzla ilgilidir. Dikkat, terimin yaygın kullanımından da anlaşılacağı gibi, dünyada neyi gözlemlediğimizi, gerçekten neyin önemli olduğunu ifade eder. Daha sonra, bu çok yönlü işlevlerin prefrontal korteksle nasıl etkileşime girdiğini tartışacağız. Sinirbilimciler prefrontal korteksi, soyut düşünmeyi de kapsayacak şekilde bilişin baskın olduğu, beynin en tepe noktası olarak tanımlamayı severler. Bu bölümde, bu fikri, bu düşüncenin kökenlerinin izini sürerek ve beynin dağıtılmış bir sistem olarak nasıl düşünülmesi gerektiğini tartışarak iki parçada ele alınacaktır. Böylece, etkileşim hâlindeki parçalar açısından beynin dolanık bir görünümüne yönelik durumu inşa etmeye başlamış olacağız.

Araştırmacılar her zaman beynin, muhtemelen insana özgü olan veya en azından türe “üstün” zihinsel yetenekler kazandıran özelliklerini ortaya çıkarmaya çalıştılar. Franz Gall ve takipçilerinin önderlik ettiği ve şu anda itibarını yitirmiş olan sahte bilimsel frenoloji hareketi, zihinsel işlevleri beyin bölgelerine lokalize etme arayışını başlattı. Frenoloji özellikle 1810’lardan 1840’lara kadar aktifti ve frenologlar kafatası yapısını ince-

* Çeviri: Erol Yıldırım.

leyerek beyindeki işlevleri bulmaya çalışıyordu; savunucuları, şişkinlik veya çöküntü-girinti gibi farklı desenleri hissetmek için parmak uçlarını ve avuçlarını bir kişinin kafatasının üzerinde gezdirirdi. Belki de beynin ön ve üst kısmındaki konumundan dolayı Gall, insanların “üst düzey işlevlerini” frontal (ön) lobun bazı bölümlerine yerleştirdi.¹ On dokuzuncu yüzyılın ikinci yarısında sinirbilim aktif bir araştırma alanı olarak şekillenirken, lokalizasyon sorunu büyük ilgi gördü ve Paul Broca’nın 1861’de dil ile prefrontal korteksi birbirine bağlayan raporu (4. Bölüm) sayesinde ciddi derecede canlandı. Paris’te Soci  t   d’Anatomie (Anatomi Topluluğu) ön  nde Tan’la ilgili klinik ve n  rolojik araştırma sonu  larını a  ıkladıđı sunum hem klinisyenler hem de deneyciler   zerinde muazzam bir etki yarattı. Broca, frontal lobun konuşma i  in ve aynı zamanda muhakeme, d  ş  nme ve soyutlama d  hil daha y  ksek entelekt  el i  levler i  in   nemli olduđunu   ne s  rd  . Beynin bu kısmına olan ilgi   nemli   l   de arttı.

On yedi yıl sonra Broca, prefrontal korteksin entelekt  el i  levler a  ısından   neminin   ne   ıkarılmasında yeniden b  y  k bir etkiye sahip olacaktı. Broca, 1878’de yazdıđı tarihi   neme sahip teorik makalesinde (6. B  l  mde de tartı  ılmaktadır) bu temayı g    l   bir   ekilde geli  tirdi ve primat beyninin diđer memelilerin beyninden “  ok sayıda ve   ok   arpıcı   zellikler” ile ayırt edilebileceđi sonucuna vardı. Ancak bunların arasında en   nemlisi frontal lobun baskınlıđıydı. Bu g  r    ten etkil  nerek t  m ihtiya  ı elden bıraktı:²

Bu sayısız   zelliđin aynı anda ortaya   ıkması b  y  k dı   deđi  ikliklere yol a  ar ve t  m serebral morfolojiyi   ylesine alt  st eder ki, sanki zincir kırılmı  , dođa eski kalıpları par  alamı   ve proje tamamen farklı bir planlar dizisi kullanılarak yeniden ba  latılmı   gibi, ki  i kendini yepyeni bir d  zen g  rd  đ ne inanabilir.

9. Bölümde beyin evrimini daha ayrıntılı olarak tartışacağız. Ayrıca, Broca'nın modern sinirbilim araçlarına sahip olmadığını dikkate alarak, memeli beyninin organizasyonunun nasıl yanlış bir portresini çizdiğini de açıklayacağız. Yine de zekâ ve frontal korteks önümüzdeki 100 yıl boyunca eşleştirilecekti ve hâlâ da öyle.

KORTİKAL NÖRONLARDAN ELEKTRİKSEL AKTİVİTENİN ÖLÇÜLMESİ

Korteks ile vücut arasındaki bağlantıları açığa çıkaran elektriksel stimülasyon çalışmalarıyla (6. Bölüm) benzer türden çalışmalar korteksin tepki özelliklerini de ortaya çıkarmayı amaçlamıştır. Ancak bazı beyin bölümlerinin işlevlerinin keşfi, ancak 1950'lerin sonlarında ve 1960'ların başlarında elektrofizyolojik kayıt tekniğinin geliştirilmesiyle büyük ölçüde ilerleme kaydetti. Bu yöntemle, hücrelerin ya hep ya hiç ateşlenmesi de dâhil olmak üzere hücresel aktiviteyi doğrudan kaydetmek için kortekse elektrotlar yerleştirildi. Başlangıçta kayıtlar anestezi altındaki hayvanlarda yapıldı, ancak daha sonra teknik, uyanık hayvanlarda ölçümlere izin verecek şekilde genişletildi, ancak yine de kontrol altında tutulmaları gerekiyordu. Günümüzde uyanık ve serbestçe hareket eden hayvanlarda nöronal aktiviteyi kaydetme teknikleri hızla gelişmektedir.

İlk çalışmalar, korteksin duyuşal uyarıya yanıt veren kısımlarındaki tepkileri ortaya koymuştur. Hayvanlar hareket etmeleri engellendiği ve anestezi altında olduğu için burası başlangıç için doğal bir yerdi. Hayvan anestezi altındayken hücre ateşlenmesinin tespit edilip edilemeyeceğini merak edebilirsiniz; görme ile ilgili çalışmalarda hayvanların gözleri bile yapay ola-

rak açık tutuldu. Duyusal tepkiler açısından, hayvanın anestezi altındaki tepki özellikleri uyanıklık durumundakine benzerdir. Duyusal bölgeleri incelemenin ikinci önemli nedeni, araştırmacıların uyarınları oldukça hassas bir şekilde seçmesine ve kontrol etmesine imkân sunmasıydı. Örneğin, belirli bir uzunluğa, açığa ve hıza sahip görsel uyarınları gözlerinin önünde hareket edecek şekilde sunabilirlerdi. Eğer işitsel bir uyarı veriyor olsalardı, bu ses belli bir yoğunluk, süre ve dalga özelliklerine sahip olabilirdi.

Toplamda, bu strateji son derece verimli olduğunu ispatladı ve nörofizyologları onlarca yıldır meşgul etti. Görsel sistem örneğinde görüldüğü gibi araştırmacılar azar azar, kortikal alanların giderek daha karmaşık hâle gelen nesneleri işlemekten nasıl geçirdiğini açıklayan bir bilgi birikimi oluşturdular. Örneğin, birincil görsel kortekste (V₁ alanı) hücreler, bir “çubuğun” (bir kalemi düşünün) açısı gibi oldukça spesifik ve temel uyarı özelliklerine yanıt verir. Fizyolojik ve anatomik özelliklerine dayanarak, araştırmacılar aşamalı olarak bir alan kataloğu oluşturdular (çok da yaratıcı olmadan bazılarını V₂, V₃ ve V₄ adı verildi). Her bölgedeki hücre tepkileri, nesnenin şekli, rengi ve hareketi dâhil olmak üzere farklı uyarı özelliklerine duyarlıdır. 1980’lerin ortalarına gelindiğinde oksipital, temporal ve parietal kortekste yaklaşık 15 bölge “görsel” olarak sınıflandırılıyordu. Oksipital lobun bazı kısımlarındaki tepkiler oldukça basit ve nesnelerin fiziksel kalitesine bağlıyken, temporal ve parietal korteks kısımlarındaki tepkiler belirgin derecede daha soyuttur. Bazıları insan yüzlerine bile tepki veriyor! Temporal korteksin alt kısmındaki hücreler yüz resimlerine yanıt olarak yoğun bir şekilde ateşlenir ve bazı durumlarda yanıtlarında oldukça seçicidirler; belirli bir kişinin resimlerine güçlü bir şekilde yanıt verirken diğer yüzlere çok daha az yanıt verebilir veya yüz olmayan resimlere hiç yanıt vermeyebilirler. Bir epilepsi hastası üzerinde 2005 yılında yapı-

lan bir çalışmada, elektrotlar yerleştirilmiş hücrelerden birinin, aktris Jennifer Aniston'ın resimlerini açık bir şekilde tercih ettiği görülmüş ve bu durum medyada "Jennifer Aniston hücresi" şeklinde haberlere yol açmıştır.³ Tabii ki, o hücre gerçekten de öyle miydi? Elbette bu hücre ölürse, hasta birdenbire oyuncu kavramını ve hatta onun görsel imgesini kaybetmeyecektir. Araştırmacılar sonunda nöronun aynı zamanda eski rol arkadaşı Lisa Kudrow'un resimlerine yanıt olarak da ateşlendiğini ve muhtemelen bu durumun söz konusu hastanın hafıza bağlantılarını yansıttığını keşfettiler.

Maymun beynindeki görsel alanların haritasını çıkarırken araştırmacıların (bu bölgedeki bazı hücrelerin göz hareketlerinin kontrolünde yoğun olarak yer aldığı) frontal kortekse ulaşmaları uzun sürmedi. Özellikle primatlar, gözün sabitlendiği yerdeki ayrıntılı görsel işlemeye dayanan, dünyadaki nesnelerin şeklini ve biçimini (algılamaya) ayarlanmıştır. Nörofizyoloji yavaş yavaş beyin, yanıtların doğrudan uyarıcı özelliklerine bağlı olmadığı kısımlarına doğru ilerledikçe (görsel nesnenin yeşil ya da sarı olması önemli değildir, en azından görev için önemli olmadığı sürece), araştırmaların odağı "bilişsel değişkenlere" kaymıştır. Bir hayvan bir uyarıyı nasıl hatırlar, neye dikkat edeceğine nasıl karar verir veya görevler arasında nasıl geçiş yapar?

BİLGİYİ AKILDA TUTMAK

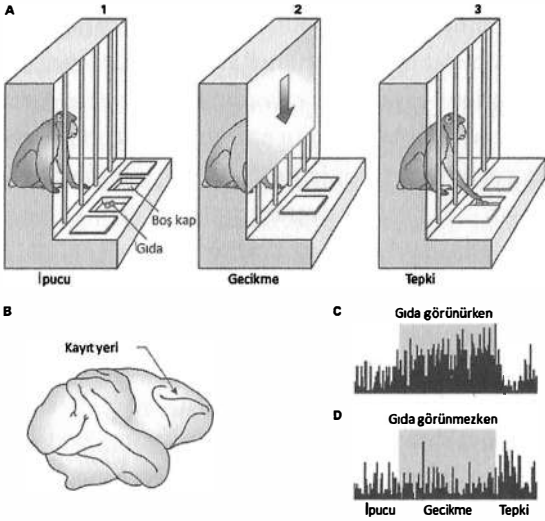
1970'lerin başında büyük bir keşif, beyinde bilişsel süreçlerin nasıl gerçekleştiğinin anlaşılmasına kapı araladı. Psikologlar, onlara yıldır insanların ve diğer hayvanların bilgiyi aktif olarak nasıl tuttuklarıyla ilgileniyorlardı. Hatırlanması gereken kelimelerin bir listesi verildiğinde, örneğin 20 saniyelik kısa bir aradan sonra,

insanlar kaç ögeyi hatırlayabilir? Hem kelimeler hem de kelimelerin sıralarını hatırlayabiliyorlar mı? Bu tip “işleyen bellek” (geçmişteki olayların uzun süreli olarak hatırlanmasından farklıdır), 1930’lu yıllarda maymunlarda kapsamlı bir şekilde araştırılmış ve prefrontal korteksin önemi zaten ortaya konmuştu: prefrontal korteksin dorsolateral kısmının lezyonları işleyen bellek yeteneklerini önemli ölçüde bozmaktadır.

Tipik bir işleyen bellek deneyinde, her denemede ilk önce görsel bir uyaran gösterilir. Daha sonra, uyarının bulunmadığı birkaç saniyelik bir bekleme süreci vardır (bilgisayar ekranlarının kullanılmasından önceki ilk deneylerde, maymunların görmesi engellenmiştir), ardından test uyarınının sunumu gelir. Görev, test uyarınının önceki uyarı ile eşleşip eşleşmediğini belirtmektir. Bu nedenle başarılı performans için ilk uyarının bir tür bellek izi oluşması gerekir; doğru cevabı belirlemek için bu izin de test uyarısını ile eşleştirilmesi gerekir.

Gecikme sırasında ne tür bir sinirsel sinyal iki görsel öğe arasındaki boşluğa köprü olur? Görsel uyarılara verilen hücre tepkileri geçicidir ve yaklaşık yarım saniye içinde uyarı öncesi seviyelere geri döner (uyarım yokluğunda, birçok hücre tamamen durağan değildir ve düşük “temel” seviyede sinyal üretir). Bu nedenle araştırmacılar, gecikme sırasında kesintisiz hücre ateşlemesinin kanıtını arıyorlardı ve rhesus maymunlarının prefrontal korteksindeki nöronlardan kayıt yaparken buldukları şey de buydu (Şekil 7.1). Bu süregiden aktivite, gecikme sırasındaki hatırlamanın sinirsel karşılığı olarak yorumlandı ve çalışma belleğinin nöral imzası olarak kabul edildi. 1971’de yayınlanan iki bağımsız makale, kesintisiz ateşlemeyi keşfetti ve çok etkili oldu. Sinirbilimciler ilk kez, fiziksel bir uyarı ile doğrudan bağlantılı olmayan soyut bir zihinsel işlemin (gecikme sırasında hiçbir uyaran gösterilmez) tanımlanabileceğini gös-

termişlerdir. Böylece bilişsel görevlerin incelenmesi mümkün hâle geldi ve karmaşık zihinsel işlevlerin altında yatan hücresel mekanizmalar ortaya çıkarılabildi.



Şekil 7.1 Uyarıyı görmese de ilgili bilgiyi akılda tutmak. (a) İlk aşama deneysel düzenek. (b, c, d) Prefrontal kortekste ki hücre kayıtları, hayvanın gıda maddesini görmediği gecikme boyunca sürekli ateşleme yapan hücreleri ortaya çıkarmıştır.

Gecikme boyunca kesintisiz yanıt veren hücrelerin kısa süreli hatırlamayı gerçekleştirdiği sonucuna varabilir miyiz? Birincisi bu motor hazırlığa da bağlanabilirler, çünkü denemenin sonunda maymunun, örneğin bir yanıt bölgesine dokunarak, test uyarısının başlangıçtaki uyarıya eşleşip eşleşmediğini belirtmesi gerekmektedir. Dolayısıyla, kesintisiz ateşleme, görevin anımsatıcı bileşeniyle değil, motor kısmıyla da ilgili ola-

bilir. Kanıtları tutma süreçleri lehine nasıl güçlendirebiliriz? Prefrontal korteksteki hücreler, örneğin belirli bir şekil veya renkteki belirli uyaranları tercih eder. Birçok çalışma, sürdürülen tepkilerin, hatırlanması gereken uyaranın aynı özelliklerine göre ayarlandığını göstermiştir; bu da gerçek bir nöral imza olması için tam olarak gerekli olan şeydir (örneğin, Constantinidis, Franowicz ve Goldman-Rakic 2001). Örneğin, eğer bir prefrontal hücre yuvarlak bir uyaran kısa bir süre gösterildiğinde onu tercih ediyorsa ve o uyaranın hatırlanması gerekiyorsa bu hücre gecikme sırasında kuvvetli bir şekilde ateşlenecektir (gecikme sırasında hiçbir uyaranın gösterilmediğini hatırlayın); aksi hâlde daha zayıf tepki verecektir.

SANA DİKKAT ETMELİ MİYİM?

Bir zürafaya saldıran üç dişi aslanı düşünün. Avın kafasını karıştırmayı ve dikkatini başka yöne çekmeyi amaçlıyorlar; böyle bir durumda zürafa olup biten her şeyi takip edemez. Hayvanlar aldıkları bilgilerin tamamını kusursuz bir şekilde işleyemezler. Peki, diğer bilgi kaynaklarını göz ardı ederken bazı bilgileri nasıl seçiyorlar?

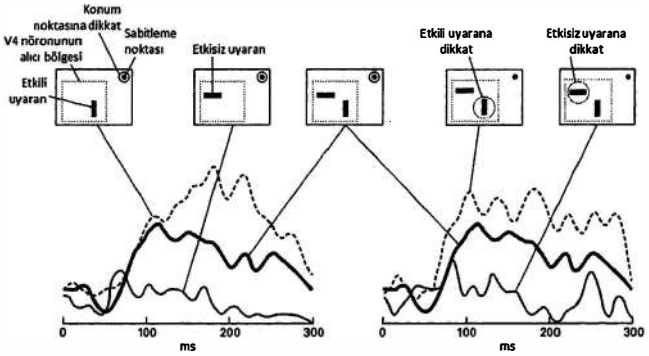
Görme korteksindeki her bir hücre görme alanındaki tüm uyaranlara yanıt vermez; yalnızca “alıcı alan” adı verilen görüş alanının sınırlı kısımlarındaki nesnelere yanıt verirler. Ayrıca hücreler belirli özellikleri dikkate alır: Hareket ediyor mu? Renkli mi? Ve benzeri. Örneğin V4 görme alanındaki nöronlar sıklıkla belirli renkteki uyaranları dikkate alır. Araştırmacılar görsel dikkatin mekanizmalarını araştırmak için bu özelliklerden yararlandılar.⁴ Önemli bir şeye verilen yanıtlar, daha az alakalı bir öğeye verilen yanıtlardan nasıl farklılaşıyor? İlk olarak

araştırmacılar, bir hücrenin belirgin yanıt verdiği “etkili” bir uyarının yanı sıra zayıf tepkiler üreten “etkisiz” bir uyarı belirlediler. Daha sonra her iki uyarı da hücrenin alıcı alanına yerleştirdiler, böylece her ikisi de hücreden tepkiler alabildiler. Daha sonra hayvana bunlardan birine dikkat ederken diğerini görmezden gelmesini öğrettiler. İlgili olanın uzunluğunu (yatay veya dikey) belirtmesi için hayvanı ödüllendirdiklerinde, dikkati odaklamanın hücrenin yanıtı üzerinde dramatik bir etkisi olduğunu buldular. Maymun etkili uyarana dikkat ederse hücre güçlü bir şekilde tepki veriyordu. Öte yandan maymun etkisiz uyarana dikkat ettiğinde ise çıktı önemli ölçüde azaldı. Gerçek fiziksel uyarı her iki durumda da tamamen aynı olduğundan bu ilginç bir sonuçtur (Şekil 7.2). Değişen şey hayvanın durumudur: İlk durumda etkili uyarı önemlidir, diğerinde ise etkisiz uyarı deneycinin ödül elde etmesinde önemlidir. O hâlde tepkiler büyük ölçüde ilgilenilen nesnenin niteliklerine göre belirlenir. Sanki beyin o anda önemli bilgiye odaklanırken alakasız bilginin etkisini azaltacak bir filtreleme mekanizması uyguluyormuş gibidir.

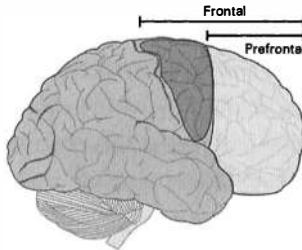
Şekil 7.2’dekine benzer bulgular ilk kez 1980’lerin ortasında tanımlandığından beri, dikkat mekanizmalarına ilişkin literatür mantar gibi çoğalmıştır. Artık beynin bir dizi rekabet mekanizması yürüttüğünü biliyoruz: Mesela görmede, belirli nesnelerin veya görsel alanın bazı bölümlerinin işlenmesi tercih edilirken, diğer nesnelere veya mekânsal konumlara dikkat azaltılır. Dikkat, tek bir süreç olarak değil, bu sorunun çözülmesine yardımcı olan bir süreçler toplamı olarak daha iyi anlaşılır: Beyin, daha az alakalı sinyalleri göz ardı ederken, alakalı bilgileri nasıl seçer?

Frontal korteksin çalışma belleğinde önemli bir rol oynadığını gördük; buradaki lezyonlar maymunun bilgileri aktif olarak zihninde tutma yeteneğini bozuyor. Dikkatin de frontal korteksle ilişkili olduğuna inanılmaktadır. Yukarıda açıklanan örnekte, V4'teki görsel yanıtları etkileyen bölgelerden biri, frontal kortekste "frontal göz alanı" adı verilen ve başlangıçta göz hareketlerini kontrol ettiği bilinen (adı da buradan gelmektedir zaten) ancak aynı zamanda dikkate de katkıda bulunan bir alandır. Frontal göz alanından görsel kortekse giden anatomik yollar, birincisinin ikincisini görevle ilgili bilgilerin, yani hayvanın dikkat etmesi talimatı verilen bilgilerin işlenmesini sağlayacak şekilde yönlendirmesine olanak tanır.

Devam etmeden önce frontal ve prefrontal korteks arasındaki ayrımı netleştirmemiz gerekiyor. Merkezi yarık, yani santral sulkus, korteksin yan yüzeyinde parietal ve frontal korteksleri ayıran belirgin bir yarıktır. Ön tarafındaki ilk girus, birincil motor korteksin bulunduğu yerdir (Şekil 7.3). Wilder Penfield (6. Bölüm) tarafından anlatılan homunkulusun motor kısmıdır ve oradaki hücreler motor hareketlerle yakından ilişkilidir. Beynin ön kısmına doğru ilerlersek, hücre ateşlemesinin hareket niyeti ve hareketin planlaması anlamına gelen, ancak gerçekte hareket yaratmayan çok sayıda "premotor" alanla karşılaşırız. Frontal korteksin motor fonksiyonla ilgili bölgelerini lobun daha "asil kısımlarından" ayırmak için (bkz. sonraki bölümdeki tartışma) motor alan dışında kalan frontal alan "prefrontal bölge" olarak tanımlanır.



Şekil 7.2 Dikkat, ilgili bilgilerin seçilmesine yardımcı olan bir filtre olarak çalışabilir. Deney düzeneğinde, hayvan çoklu uyarım koşulları sırasında gözünü sabit tutmak üzere eğitilmiştir. Hem etkili hem de etkisiz uyarılar alıcısı alanında olduğunda, yanıt orta düzeydedir (bkz. ortadaki dikdörtgen ve düz, koyu gri çizgi). Dikkat uyarılarından birine odaklanırken aynı anda başka bir uyarı da mevcut olduğunda (en sağdaki iki dikdörtgen), yanıt bir uyarı tek başına sunulduğunda gözlenene yaklaşıyor (en soldaki iki dikdörtgen). Başka bir deyişle, dikkat süreci, dikkat edilmeyen uyarıyı “filtreliyor” gibi görünmektedir.



Şekil 7.3 Frontal ve prefrontal korteks. Prefrontal korteks, motor işlevle daha az doğrudan ilgili olan ve genellikle “soyut” işlemlerle ilgili olduğu düşünülen alanları içerir.

Hem çalışma belleği hem de dikkat paradigmatik bilişsel süreçlerdir; bu süreçler beynin nasıl çalıştığına dair çoğu sinir bilimcinin beklentilerini karşılar ve bunlar prefrontal korteksle ilişkilidir.⁵ Peki prefrontal korteksin genel işlevi nedir? Ne işe yarıyor? Prefrontal korteksin hasar görmesi bir kişinin zekâsını “yok eder” mi? Lezyonları olan hastalar üzerinde yapılan çalışmalar bir nevi bulmacayı ya da “frontal lobun bilmecesi” olarak tanımlanan şeyi ortaya çıkarmıştır (Damasio 1979). Aslında hastaların günlük davranışlarına dayanarak nörolojik bir bozukluğu tespit etmek sıklıkla zordur. Prefrontal lezyonlu hastalar algısal yeteneklerde belirgin bir bozukluk göstermezler ve konuşmaları akıcı ve tutarlı olabilir. Standart IQ testleri de dâhil olmak üzere geleneksel zekâ testlerinde normal performans sergilerler. Ancak daha hassas ve spesifik testlerle lezyonların bazı işlevleri bozduğu ortaya çıkar.

Bazı durumlarda uygulanan testler o kadar spesifik, hatta özel geliştirilmiş değildir. Bir örnek olarak (içinde az miktarda bile olsun kara mizah olmadan), prefrontal hasarlı bir hastanın davranışının, o sırada sahip olduğu bilgilerin hakimiyeti altına alındığına bakalım. Paris’te nörolog olan F. Lhermitte, hastalarının, üstünde çekiç, çivi ve resim bulunan bir masaya oturmalarını istedi (Lhermitte 1983). Hastalardan birisi resmi duvara asmak için gerekli eşyaları aldı. Başka bir seferinde nörolog masaya bir enjektör iğne koydu, hastaya arkasını döndü ve pantolonunu sıyırdı. Hasta ne yaptı? Hiç şaşırmadan iğneyi aldı ve doktorun kalçasına güzelce sapladı!⁶ Her bir seferinde hastaların ne düşündüğünü merak ediyorsanız, şöyle bir şey söylerlerdi: “Sen bana birtakım eşyalar verdin; ben de bunları kullanmam gerektiğini düşündüm.”

Her ne kadar büyüleyici olsalar da bu örneklerin konunun ne olduğunu iyice anlamaya pek bir yardımı olmuyor. Bu bir di-

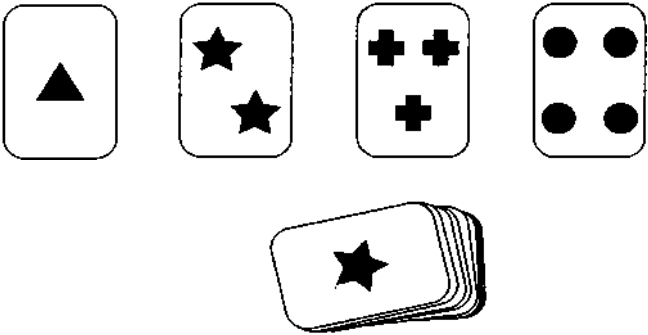
sinhibisyon (kendini durduramama) meselesi mi, sadece 'o anda mevcut olana' odaklanabilmeye mi ilgili, sosyal durumlarda ne yapacağını bilememe mi, yoksa bu faktörlerin bir kombinasyonu mu? İlginç bir şekilde, yukarıdaki vakalarda hastalar, nispeten basit olmasına rağmen kesinlikle önemsiz olmayan davranışları yerine getirebiliyorlardı (bu işleri yapacak bir robot geliştirmenin zorluklarını düşünün). Peki prefrontal korteks ne iş yapar? Daha gelişmiş deneysel paradigmlar (görevler), bunun bilişsel kontrol olarak adlandırılan bir şeyle ilgili olduğu fikrinde birleşiyor. Bunu iki görevi tanımlayarak açıklayacağım: Wisconsin Kart Eşleme ve Stroop görevi.⁷

Wisconsin Kart Eşleme görevinde katılımcılardan kartları şekline, rengine veya sembol miktarına göre eşlemeleri istenir (Şekil 7.4). Kartları hangi kurala göre eşleyecekleri onlara söylenmez ancak her bir eşlemeden sonra kendisine eşlemesinin doğru olup olmadığı söylenir. Kişi 10 doğru eşleme yaptıktan sonra kural değişir. İşin püf noktası, katılımcıya bu değişiklik hakkında bilgi verilmemesi, dolayısıyla bir hata yaptıktan sonra kişinin eşleme kuralını değiştirmek zorunda kalmasıdır. Doğru bir eşleme yapıldıktan sonra 10 doğru eşleme yapılana kadar kural değiştirilmez; bu hâliyle destedeki tüm kartlar eşleninceye kadar test devam eder. Dönüm noktası niteliğindeki bir çalışmada, nöropsikolog Brenda Milner, bu görevde frontal lob hastalarının, parietal ve oksipital korteks gibi diğer korteks alanlarında lezyonları olan kontrol katılımcılarından daha kötü performans gösterdiğini keşfetti. Frontal lob hastaları neyde zorlandılar? Hastalar tek bir kurala bağlı kalma (örneğin, renge göre eşleme) ve olumsuz geri bildirimler alsalar bile kartları önceki seferdekiyle aynı şekilde eşlemeye devam etme eğiliminde oldular. Milner'ın yaklaşımı deneysel açıdan kusursuzdu. Sadece korteksin başka yerlerinde lezyonları olan hastaların performansını incelemekle kalmadı,

aynı zamanda çalışma gruplarının her biri hasardan önce ve sonra test edildi ve bu da ona lezyonun konumuna bağlı olarak davranıştaki değişikliği izole etmesine olanak tanıdı.

Bununla birlikte, Wisconsin görevinin sonuçlarını yorumlamak zordur ve ayrıca bu zorluğa ilaveten beyin lezyonu olmayan bazı sıradan katılımcılar bile bu testte düşük performans gösterirler.

Wisconsin kart eşleme görevi



Şekil 7.4 Wisconsin kart eşleme görevi, tüm kartların şekil, renk veya sembol sayısına göre eşlenmesini gerektirir. Burada, en alttaki test kartı, sırasıyla sayı veya şekle göre yukarıdaki satırdaki birinci veya ikinci kartlarla eşleşebilir. Katılımcılara kural asla açıkça söylenmez, sadece yaptıklarının doğru olup olmadıkları söylenir.

Stroop görevi (adını, geliştiricisi J. Ridley Stroop'tan almıştır), hem basit hem de etkili olması nedeniyle ilgi çekicidir. İçinde, “kırmızı”, “yeşil” gibi renk adlarının siyah mürekkeple yazılmış olduğu bir sayfa hayal edin. Şimdi kelimeleri, biri kelimeyle eşleşen ve diğeri eşleşmeyen farklı renklerde kalemlerle yazdı-

ğınızı hayal edin; örneğin, kırmızı mürekkeple yazılmış “kırmızı” kelimesi (buna uyumlu denir) veya yeşil mürekkeple yazılmış “kırmızı” kelimesi (buna uyumsuz denir). Göreviniz, kelimeyi yazmak için kullanılan ‘mürekkebin rengini’ söylemektir. Kelimenin adı mürekkebin rengiyle eşleşmiyorsa, görev olması gerekenden biraz daha zor gelecektir. Stroop görevinde katılımcıdan farklı denemelerde ya kelimeyi okuması ya da yazının mürekkep rengini söylemesi istenir. Her uyaran iki özellik içerir (kelime anlamı ve renk) ve katılımcının yeterli performansı gösterebilmesi için uygun özelliğe seçici olarak dikkat etmesi gerekir. Temel karşılaştırma, bir kişinin uyumsuz ve uyumlu denemeleri bitirme sürelerini kıyaslamaktır; hâliyle kişiler ilkinde biraz daha yavaştır. Frontal lob hasarı olan hastalar, özellikle talimatların sözcüğü görmeden kısa bir süre önce verildiği daha zorlu versiyonlarda bu görevde zorluk yaşarlar (Dunbar ve Sussman 1995).

Stroop görevine çatışma görevi denir çünkü uyumsuz denemeler sırasında kişiden, rekabet hâlindeki özelliğe (kelime anlamı) değil başka bir özelliğe (renk) odaklanması istenir. Hem çatışmanın varlığını tespit etmek hem de onu çözmek önemli bilişsel işlevlerdir. Çeşitli çatışma durumları birçok davranışsal bağlamda, özellikle de daha otomatik ve kontrollü davranışların etkileşime girdiği durumlarda ortaya çıkar. Belirli eylemler tekrar tekrar gerçekleştirildiğinde alışkanlık hâline gelirler; bu, onları verimli, yani daha otomatik hâle getirmek için önemli olan bir alışkanlık oluşum sürecidir. Otomatikleşmiş bir davranış icra edilirken onu kırmak oldukça zor olabilir: Bir kez tetiklendiğinde sonuna kadar gider. Ancak bir işi yapmak için alışılmış bir eylem gereksizse, onu yeniden ayarlamak, değiştirmek veya tamamen iptal etmek mümkün olmalıdır. İşte o zaman bilişsel kontrol devreye girer. Basit bir örnek olarak, bir kavşakta ışık yeşile döndüğünde gaz pedalına basmayı düşünün. Uzun yıllardır araba

kullananlarımız için bu eylem tamamen alışkanlıktır. Ancak bisikletle karşıdan karşıya geçen bir çocuğu gören kişi hemen fren pedalına basabilmelidir. Hem yeşil ışığı hem de çocuğu görmek çatışmayı (tespit kısmı) tetikler; gaza basmayı bırakıp hızla frene basmak sorunu çözer (çözüm kısmı).

Stroop görevi, bilişsel kontrolün ve hedefe yönelik davranışların temel bir özelliğini göstermektedir. Test, rekabet durumunda, daha güçlü ancak görevle ilgisiz bir yanıt (veya bilgi kaynağından) daha zayıf ancak görevle ilgili bir yanıt (veya bilgi kaynağı) seçme yeteneğini ölçer.⁸ Araştırmacılar bunun, rakip ve daha güçlü eylem seçeneklerinin varlığında bile hedeflere bağlı kalmayı sağlayan prefrontal korteksin merkezi katkısı olduğuna inanıyor. Prefrontal korteksin temel işlevinin “oyunun kurallarının” benimsenmesini ve takip edilmesini sağlamak olduğu ileri sürülmüştür. Lhermitte’in hastasını hatırlayın: Paris’te bir doktor tarafından muayene edilmenin kuralları ne olursa olsun, hastanın doktorun kalçasına bir şırınga saplanması bu kurallara dâhil değildir!

Bu bölümü tarihi bir notla bitireceğim. Prefrontal korteksin işlevini keşfetme arayışı, bu bölgeyi bir birim veya en azından nispeten tutarlı bir işlevsel varlık olarak kavramsallaştırır. Ancak prefrontal korteks kocamandır ve onun özünü bulma arayışının zorluklarla kuşatılmış olması şaşırtıcı değildir. 1980’lere gelindiğinde, ilerlemenin hızlanması için bu büyük sektörün heterojenliğiyle yüzleşmek gerektiği giderek daha açık hâle geldi. Oldukça kaba bir seviyede bile olsa prefrontal alanı lateral (yan), medial (orta) ve orbital yüzeyleriyle üç geniş parçaya ayırabiliriz.

Lateral kısmı, sıklıkla yönetici kontrol işlevleriyle bağlantılı olan dorsolateral prefrontal korteksi içerir. Medial ve orbital yüzeylerin ikisi de uzun süredir duygusal ve motivasyonel işlemlerle de ilişkilendirilmektedir (6. Bölüm). Çoğu araştırmacı artık

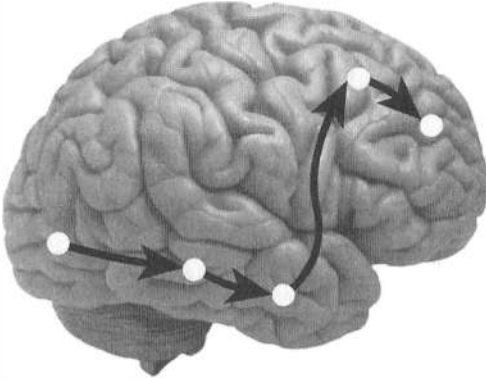
daha birleşik bir prefrontal çalışma teorisi hedefinden vazgeçip onun çok işlevli yapısını kabul etmiş olsa da bu bölge yine de en sık bilişsel süreçlerle, özellikle rutin dışı, zorlu durumlarda gerekli olan yürütücü işlevlerle ilişkilendirilir. Daha sonra 10. ve 11. bölümlerde duygu ve motivasyonun prefrontal korteksle birlikte bilişle nasıl etkileşime girdiğini göreceğiz.

ADIM ADIM DUYUMDAN BİLİŞE

Bilişsel mekanizmalar nasıl inşa edilir? Bu bölümde, en azından 1980'lerin sonlarına kadar on yıllar boyunca popüler olan bir görüşü tartışacağım. Araştırmacılar şu anda bu modelin daha güçlü somut şekillerine katılmasalar da ana fikir arka planda uykuda yatmaktadır ve mevcut düşünce hâlâ bundan etkilenmektedir. Konuya özetle şöyle devam edebiliriz.

Korteksin bazı kısımları duyuşsal, diğerleri ise motordur. İlkinde hücre yanıtları uyaranlara ve algısal özelliklere bağlıdır; ikincisinde neredeyse direk olarak hareketler ve eylemlerle bağlantılıdır. Prefrontal korteksi, beynin anlık duyuşsal ve motor değişkenlerden ayrılmış kısmı olarak düşünebiliriz. Kısaca söylemek gerekirse soyutlamalarla ilgilenir. Duyuşsal tarafta, araştırmacılar korteksi erken duyuşsal bölgelerden (örneğin görsel, işitsel) prefrontal korteks alanlarına akan bilgi bakımından ele alırlar (Şekil 7.5). Yol boyunca, ara bölgelerde tepkileri duyuşsal değişkenlerden giderek daha da bağımsızlaşan hücreler bulunur. Duyuşsal sinyaller, prefrontal kortekse ulaşana kadar kortikal bir hiyerarşi boyunca ilerleyen sabit bir sinyal akışı sağlar. Her kavşakta yanıtlar daha rafine hâle gelir; yani fiziksel özellikler hakkında daha az bilgi verilir. Bunlar prefrontal kortekste, insanları diğer maymunlardan veya belki de maymunları diğer primatlar-

dan ayıran türdeki “sembolik işlemeyi” destekleyebilecek yeterlikteki soyutlamalardır.



Şekil 7.5 Beyindeki bilgi işleme akışı. En azından 1980’lerin sonlarına kadar sinirbilimciler tarafından tercih edilen şemada, işlem basamakları sırasıyla erken görsel korteksten “soyut işlemenin” gerçekleştiği varsayılan prefrontal kortekse doğru ilerler.

Mesela görme duyumunu ele alalım. Birincil görsel korteksteki (V1 bölgesi) hücreler, V2, V3 ve V4 dâhil olmak üzere sonraki bölgelerde detaylandırılacak olan temel uyaran özelliklerine yanıt verir. Görsel hiyerarşi boyunca takip eden adımlardan sonra, temporal korteks boyunca kaydedilen yanıtlar yeni özellikleri yansıtır; hücreler nesne şekillerine ve “yüz oluş” dâhil karmaşık özelliklere tepki verir. Sonunda, bu işlem akışı prefrontal kortekse ulaşır. Prefrontal korteksin içinde birden fazla alan ayırt edilebilir ve beynin ön tarafına doğru ilerledikçe hücreler duyu-sal dünyanın birden fazla boyutunu (görsel, işitsel ve dokunsal özelliklere aynı anda yanıt verebilirler) eldeki görevi yansıtacak şekilde entegre ederler. Nöronlar, o anda davranışsal olarak ilgili

olan özellikler ve nesnelerle ilgilenir (örneğin, bir meyvenin rengi, hayvan onu olgunluğu bakımından incelerken önemlidir, yön ararken değil).

Bu şekilde bilgi, “dışarıdaki” dünyayı kaydeden duyuşal bölgelerden beynin tepesinde bulunan entegrasyonun zirvesine doğru akar. Bu hiyerarşik şemanın, temel duyuşal işlemleri gerçekleştiren alt düzey aşamaları koruduğı ve böylece ortamı gerçeğe yakın bir şekilde yansıtabildikleri düşünölmektedir. Böylece dış dünya mümkün olan en az bozulmayla temsil edilir. Çeşitli sinyallerin etkileşimleri (birden fazla duyuşal modaliteden gelenler gibi) ve diğer süreçlerle (örneğin, beklentiler ve hafıza) entegrasyon, orta ve sonraki aşamalar için tutulur, böylece dünyanın ilk kaydı önyargıdan yalıtılır.

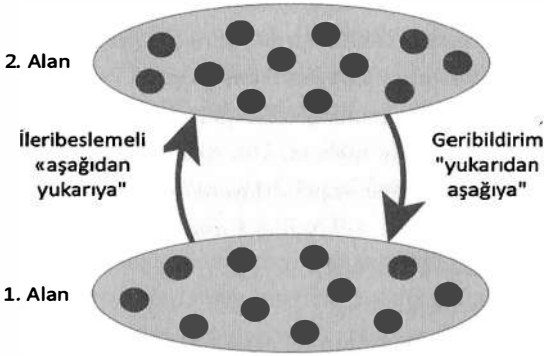
İlgili bir anlatı motor eylemler perspektifinden sunulabilir, ancak burada sinyallerin ilerleyişini tersine çevirmemiz gerekir. Sinyaller, en soyut tepki özelliklerinin bulunduğı prefrontal korteks bölgelerinden, eylem planlamasıyla ilgili frontal korteksteki premotor bölgelere ve nihayetinde motor komutların verildiğı, yine frontal kortekste bulunan primer motor kortekse akar. Başka bir deyişle, sıra, düşünceden kas-iskelet hareketlerine doğrudur.

TAHMİN EDİCİ BEYİN

Önceki bölümde özetlenen kavramsal çerçeve baskın olmasına rağmen on dokuzuncu yüzyılda beyin araştırmalarının ilk günlerinden bu yana, alternatif bir görüş ara sıra az sayıda araştırmacı tarafından benimsenmiştir. Bu görüş, en azından başlangıçta, anatomik bilgiye değil beyni bir tahmin cihazı olarak kavramsal-laştırmaya dayanıyordu. Ana görüşe göre eylem, sonunda motor eylemle sonuçlanan bir ilerlemeyle duyuyu takip eder: Bir may-

mun bir meyve görür, özelliklerini ve konumunu kaydeder ve olgun görünüyorsa onu yakalamak için uzanır. Tahmine dayalı çerçeve bu mantığı tersine çevirir: Algı, işe yarar davranışların sergilenebilmesi için eylem tarafından yönlendirilir. Geleneksel görüşe göre görme, dünyaya yöneltilmiş bir kameranın tıklaması gibi nispeten pasiftir. Tahmin çerçevesinde görme aktiftir ve hayvan için gelecekteki en değerli bilgileri tahmin etmeye çalışan endojen hesaplamalar tarafından yönlendirilir.

Aktif yaklaşım açısından ele alındığında beyindeki bilgi akışı Şekil 7.5'teki gibi olamaz. Hem "aşağı"dan "yüksek" bir alana hem de tam tersi yönde bağlantıların mevcut olması gerekir; bu, çok büyük ampirik destek alan bir fikirdir. Örneğin V_1 alanı, talamusun görsel kısmından büyük projeksiyonlar alır ve buna göre "birincil" görsel korteks olarak adlandırılır. V_1 'in de V_2 alanıyla sinaptik bağ kurduğunu biliyoruz, ancak buna ek olarak V_2 de V_1 'le bağ kurar. Bu nedenle $V_1 \rightarrow V_2$ bağlantılarını "ileri beslemeli/bildirimli", $V_2 \rightarrow V_1$ bağlantılarını ise "geri bildirimli" olarak değerlendirebiliriz. Daha genel olarak, kortekste bol miktarda bulunan geri bildirim bağlantıları, tahminlerin daha erken aşamadaki işlemleri etkilemesi için bir mekanizma sağlamış olur. Aslında, kuramsal bir sinir bilimci ve yapay sinir ağları alanının öncülerinden biri olan (ve lisansüstü okuldaki akıl hocalarımdan biri) Stephen Grossberg, 1980'lerde ileri besleme ve geri bildirim yollarının temel bir yapı taşı olarak kabul edilebilecek şekilde düzenlendiğini öne sürdü: "Aşağı" bölgelerden gelen bağlantılar, aşağıdan yukarıya ve yukarıdan aşağıya sinyaller arasında bir "fikir birliği" oluşacak şekilde karşılıklıdır (Şekil 7.6). Bu tür çift yönlü mimarinin, beynin nasıl çalıştığına dair anlayışımız üzerinde derin etkileri vardır. Sinyaller tek yönlü değil çift yönlü olarak iletilir; daha yüksek alanlar daha alçak alanlarla bağlantı kurar ve onları etkiler.



Şekl 7.6 Alanlar arasındaki çift yönlü yollar. Bu düzenleme, iki alanın birbirini karşılıklı olarak etkilemesine olanak tanır. Bir alan (burada Alan 2) diğerine “tahmin sinyalleri” gönderir.

Sonuç olarak beyinler pasif değildir. Bir uyaran işlendiğinde tabula rasa ile karşılaşmaz. Bunun yerine, önceki deneyimlerden oluşturulan bir dizi beklentiye göre kayıt altına alınır ve bu da gelen bilgi ile geri bildirim “şablon” sinyalleri arasında bir eşleştirme süreci fikrine götürür. Şablon, sistemin girdiye ilişkin tahminlerini temsil eder ve hayvanın önceki geçmişini yansıtacak şekilde güncellenir.⁹ Farklılıklara rağmen, tahmine dayalı beyin yaklaşımları temel bir kavramı paylaşır: beyin, dış dünyayı yeniden yapılandırmaz, onun bir versiyonunu inşa eder.

BUNU HEP BİRLİKTE YAPALIM

Nöroanatomist Patricia Goldman-Rakic, literatürün eleştirel bir değerlendirmesinde, 1980’lerin sonunda mevcut bilgileri şu şekilde özetlemiştir:

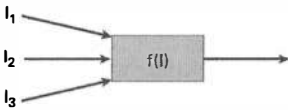
Kortikal bağlantılara ilişkin neredeyse tüm kapsamlı çalışmalarda geleneksel olarak varılan sonuç, bunların birincil duyu-sal kortekslerdeki nispeten ham duyu-sal girdiden, belirli bir uyarının özelliklerinin giderek daha karmaşık bir şekilde ayırt edilmesine olanak tanıyan, birbirini izleyen modalite içi [yani duyulardan birine özgü] detaylandırma aşamalarına doğru ilerleyen kademeli bir hiyerarşik sırayla düzenlendiğidir (Goldman-Rakic 1988, 146).

Bu ifade elbette ki bu bölümde açıklanan geleneksel ileri beslemeli çerçeveye uyumludur. Ancak farklı organizasyon türlerinin değerlendirilmesinin zamanı gelmişti. Birincisi, bilgisayar bilimi hızla gelişti ve bilgisayarların merkezi donanım organizasyonu, dağıtık işlemlemeye izin verecek şekilde değişti. Merkezi işlem birimine, veya CPU'ya, sahip bir yapı yerine, paralel bilgisayarlar çok sayıda işlem ögesiyle tasarlandı (bazı makinelerde bunun binlercesi vardı). İkinci bir ivme, o dönemde oldukça güçlü bir şekilde yeniden gün yüzüne çıkan yapay sinir ağları alanından geldi. Her ne kadar basit işlem birimleri olarak düşünülebilecek çok sayıda yapay nöron içeren sinir ağı modelleri 1940'larda geliştirilmiş ve küçük ama çok aktif bir araştırmacı grubu tarafından incelenmiş olsa da bazılarının adlandırdığı gibi "bağlantıcılık" alanı, ancak 1980'lerin ortasında gelişti. Sinirbilimciler bunu fark etti ve daha esnek düşünmeye başladılar.

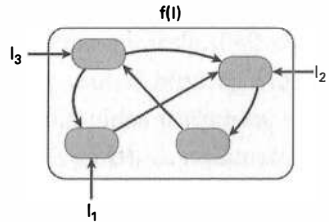
Goldman-Rakic'in yukarıda alıntılanan makalesinde ikna edici bir şekilde tanımladığı gibi, beyni dağıtılmış bir sistem olarak görmek yol gösterici bir ilke hâline geldi. Merkezi bir mimari modelde, sinyaller belirli bir öğede (örneğin CPU) birleşir ve burada daha da detaylandırılırlar. Kavramsal olarak bu, hayal edilebilecek en basit düzenleme türüdür. Sinyallerin

hepsinin tek bir yerde mevcut olduğu göz önüne alındığında bu sinyaller manipüle edilebilir ve bir çıktı oluşturmak için çalıştırılabilirler. Oysa dağıtık mimari modelde, operasyonları mekânsal olarak dağıtık bir şekilde gerçekleştirilir ve hatta “sonuçlar” bile merkezi olmayan bir yapıya sahip olabilir (Şekil 7.7). Bir örnekle açıklamak gerekirse, nörolog Marsel Mesulam pariyetal, frontal ve singulat korteksin “dikkat işlevlerini” gerçekleştirmek için birlikte çalıştığını öne sürdü (Mesulam 1981). Yani “dikkat” dediğimiz zihinsel faaliyetin gerçekleştirilmesi, bu üç kortikal yapıdaki bölgelerin ortak katkılarına bağlıdır. Dahası, birlikte çalışarak dikkat işlemeye belirgin katkı sunmalarına rağmen sırasıyla pariyetal, frontal ve singulat korteksler duyu, motor ve motivasyon için çok önemli kortikal bölgelerdir. Dolayısıyla birden fazla parçadan oluşsa da dikkat devresinin üç alanı değiştirilemez.

A Merkezileşmiş mimari



B Dağıtık mimari



Şekil 7.7 Merkezi ve dağıtık hesaplama. (a) Merkezi bir sistemde, bir işlem birimi, aldığı girdilere dayanarak bir $f()$ fonksiyonunu hesaplar ve bir çıktı üretir. (b) Dağıtılmış bir sistemde, birden fazla temel işlem birimi etkileşimde bulunur ve bu sayede $f()$ fonksiyonu sistemin bütünü tarafından gerçekleştirilir.

SONUÇ

Bu bölümde takip ettiğimiz yolu özetleyelim. Amacımız biliş destekleyen bazı mekanizmaları, özellikle yürütücü işlevlere odaklanarak tanımlamaktı. Biliş, duyular dünyasına daha az bağlı olan süreçleri yansıtır. Aynı uyarının farklı boyutları, hâli hazırdaki duruma bağlı olarak birbiriyle ilgili olabilir ve sistemin her zaman hazır olacak şekilde anında güncellenmesi gerekir. Basitçe, duyuşal sinyallerin çevreden merkezi idareye (prefrontal korteks) aktığını, burada bilginin karmaşık şekillerde manipüle edildiği ve bir araya getirildiğini düşünebiliriz. Algının biliş dönüşümü, sinyalleri adım adım duyuşal korteksten prefrontal kortekse götüren anatomik bir mimari tarafından desteklenmektedir. Bu görüş aslında çoğu sinir bilimci tarafından en azından 1980'lerin ortalarına kadar destekleniyordu.

Ancak geri bildirim bağlantılarına dayanan başka bir iletişim biçiminin de artık dikkate alınması gerekir. Bol miktarda çift yönlü bağlantı, işlemenin endojen sinyaller kadar dışsal sinyallerle de ilgili olması dolayısıyla aktif, tahmine dayalı bir sistem görüşüne götürür. Dahası, paralel yollar bilgiyi dağıtık bir şekilde iletme yeteneğine sahip olup sıralı olmayan ve merkezi olmayan mekanizmaları destekleyebilecek ayrıntılı bir anatomik altyapı oluşturabilir. Dolayısıyla biliş, parça parça inşa sürecinden çok daha zengin ve incelikli mekanizmaların ürünüdür. Aslında 10. Bölümde, biliş inşa etmek ve onu duygu ve motivasyonla birleştirmek için büyük ölçekli kortikal-subkortikal etkileşimlerin ne kadar gerekli olduğunu anlatacağız. Bunu yapmadan önce 8. Bölümde karmaşık sistemler kavramını tartışalım. Merkezi sinir sisteminin sofistike zihinsel faaliyetleri nasıl desteklediğini anlamak için sistem düşüncesini daha iyi kavramamız gerekir.

KARMAŞIK SİSTEMLER: ETKİLEŞEN PARÇALARIN BİLİMİ

Beyin ne tür bir nesnedir? Bu kitabın temel önermesi, beyin her biri kendi başına anlaşılabilir bir dizi parçaya düzgün bir şekilde ayrıştırılamayacağıdır. Bunun yerine beyin, farklı bir şekilde anlaşılması gereken son derece dolanık bir sistemdir. Gerçekliğin dil, şu anda bizim sezgisel terimlerle tanımladığımız karmaşık sistemlerin dilidir. Bunu biçimlendirmek için matematiğe ihtiyaç duyulurken, merkezi kavramların illüstrasyonu okuyucuya “sezgi pompaları” sağlar.¹ Karmaşık sistemler açısından düşünmek bizi doğrusal düşüncenin zincirlerinden kurtarır ve basit anlatımları aşan “toplu hesaplamalarla” oluşturulmuş açıklamalara izin verir.

KELP HALILARI

Pek çok kıyı şeridinde kelp adı verilen kahverengi deniz yosunu da dâhil olmak üzere çok çeşitli algler yaşamaktadır.² Kelp dağılımı oldukça dengesiz olabilir; bazı yerlerde bol miktarda bulunurken diğerlerinde neredeyse hiç yoktur. Ekologlar, gelgit havuzları ve sığ sulara sahip bazı kıyı bölgelerinde kelp ve diğer alglerden yoksunken orkaların (katil balinalar) da bol miktarda olduğunu fark ettiler. Orkalar kelp yemez, bu yüzden ikisi ara-

* Çeviri: Erol Yıldırım.

sındaki olumsuz ilişki tamamen tesadüfi olmalı, değil mi? Deniz su samurları da kıyı habitatlarının sık görülen bir üyesidir ve sayıları dünya çapında yalnızca 2.000 iken, 1911’de koruma statüsü kazandıklarından bu yana nüfusları güçlü bir şekilde artmıştır. Bazı bölgelerde kelp eksikliğinin sorumlusu onlar olabilir mi? Deniz su samurları da kelp tüketmiyor, peki neler oluyor olabilir? Alg ve kelpi en yaygın şekilde tüketen canlılardan birinin deniz kestaneleri olduğu ortaya çıktı. Samurlar ise bol miktarda deniz kestanesi ile beslenir. Dolayısıyla, samurların varlığı denizkestanesi popülasyonunu baskıladığı için, kıyı şeridi boyunca kelp yatakları üzerinde doğrudan bir etkiye sahiptir: Ne kadar çok samur varsa, o kadar az denizkestanesi olur ve kelp de o kadar zenginleşir. Su samuru ve yosunun çift negatif mantıkla bağıntılı olduğunu görüyoruz: Bir bastırıcıyı bastırırsanız, net etkisi artış şeklinde görülür.

Peki ya orkalar? Bu katil balinaların tercih ettiği yiyecekler, ihtiyaç duydukları yağ içeriği bakımından daha büyük ve daha zengin olan deniz aslanları ve diğer balinalardır. Ancak bazı yerlerde bu sevilen yiyecekler kıtlamıştır. Koruma çabaları sayesinde su samuru sayısının büyük oranda artmasıyla birlikte, orkaların yedek besin olarak onlara yöneldiği görülmektedir. Toplamda dört yönlü bir ilişkimiz var: ▲ katil balinalar → ▼ su samuru → ▲ kestaneler → ▼ kelp. Bu aşamalı etki, dolaylı etkilerin tek bir örneği değildir; ekolojik sistemlerin işleyişinin merkezinde yer alır. Başka bir deyişle, pek çok dolaylı etkiye (aslında çok aşamalı olarak ortadan kaldırılan dolaylı etkilere) sahip karmaşık karşılıklı ilişkiler ağı neredeyse kuraldır.

BAKTERİYEL KARAR VERME

Bakteriler son derece basit canlılardır.³ Ancak glikoz ve karbon-dioksit içeren bir ortamda yetiştirildiklerinde, canlılarda birçok önemli görevi yerine getiren proteinlerin yapı taşları olan 20 çeşit amino asidin tamamını üretebilirler. Amino asit üreten bir bakteri topluluğuna belirli bir amino asit eklendiğinde, o spesifik amino asidin biyosentezi kısa süre sonra durur. Peki bakteriler artık söz konusu amino asidi sentezlemeye ihtiyaç duymadıklarını nasıl biliyorlar?

1950'lerde biyokimyacılar, amino asitlerin, amino asitlere yol açan bir dizi reaksiyonla modifiye edilen bir ilk "öncül" ile başlayarak, birkaç aşamada üretildiğini anlamaya başladılar. Bunu şu şekilde gösterebiliriz: $P \rightarrow I_1 \rightarrow I_2 \rightarrow \dots \rightarrow \text{amino asit}$, burada P kimyasal öncüyü, I ise çeşitli ara ürünleri temsil etmektedir. Ayrıca, belirli bir amino asidin (buna amino asit A diyelim) eklenmesinin diğer amino asitlerin sentezini sonlandırabildiğini de keşfettiler; bu da amino asit A'nın yukarıdaki gibi bir sentez yolu boyunca bir yerde olumsuz bir etkiye sahip olduğunu gösteriyor. Ancak daha ilginç olan şey ortama izolösün amino asidinin eklenmesinin izolösün üretimini engelleme-siydi. Sistem belirli bir amino asit (izolösün) üretiyorsa, daha fazlasının eklenmesinin bu bileşiğin toplam miktarını daha da artıracakını düşünürüz. Ancak tam tersi bulunmuştur. Yani sistem, aşırı izolösün üretimini önlemek için kendini otomatik olarak ayarlamaktaydı.

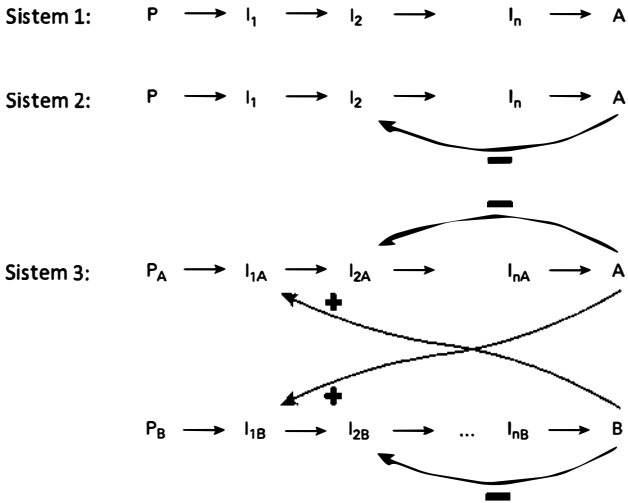
Bu, negatif geri besleme düzeneğine bir örnektir. Geri bildirim, modern dünyada yaygın olan termostatlar ve otomatik pilot sistemleri gibi oldukça basit görünmektedir. Ancak çok basit olsa bile, bir sistemin kendi kendini düzenleme yeteneği şeklinde temel bir niteliğin özünü taşır. Bu basit hâliyle fikir oldukça iyi

huylu ve sorunsuzdur. Ancak geri bildirim, nedensellik hakkındaki sezgilerimizi bulanıklaştırmaktadır.

Geri bildirimi olmayan bir sistemi yeniden ele alalım; buna SİSTEM 1 adını verelim (Şekil 8.1): Bir öncül P, başka bir kimyasal üreten aracı I'ya neden olur ve o da başka kimyasalı üretir; bu süreç zincirdeki son ara ürün A'yı üretene kadar devam eder. Nedensellik söz konusu olduğunda, SİSTEM 1 basittir. Şimdi olumsuz geri bildirim içeren SİSTEM 2'yi ele alalım. Burada, eğer ortamda A çok fazla varsa, A'nın üretimi engellenecek ve böylece konsantrasyonu daha fazla artmayacaktır. SİSTEM 2'yi anlamak zor değil, ancak küçük bir değişiklik (A, sistemde geriye dönük etki eder), A'nın kendi üzerinde nedensel bir etkisi vardır, bu da A'nın hem bir sonuç (A sistem tarafından üretilir) hem de bir neden olduğu anlamına gelir (yani A kendini etkiler). Şimdi bunu bir kenara bırakalım ve iki amino asit yolu arasında geri bildirim döngüleri ve etkileşimleri olan SİSTEM 3'ü ele alalım. Burada A ve B amino asitleri birbirini etkiler ve güçlendirir; A'nın üretimi B'nin büyümesini teşvik eder ve B'nin üretimi A'nın büyümesini teşvik eder. Ancak A ve B'nin üretimi ve büyümesi sınırsız değildir, çünkü kendi sistemlerinde negatif döngülere sahiptirler. Açıkçası, SİSTEM 3'teki amino asitlerin üretim mekanizmalarının haritasını çıkarmak, diğer iki örnekten çok daha zordur.

SİSTEM 3'te tuhaf veya potansiyel olarak gizemli hiçbir şey yoktur. Tüm işleyiş mekaniktir, yani tüm parçalar standart kimya ve fizik kurallarına göre çalışır. Bütün bunlar karşılıklı bağımlılık içinde mevcuttur. Bunu neden ele almalıyız? Pek çok deneysel disiplinde araştırmacılar, SİSTEM 1 ve bir dereceye kadar SİSTEM 2'deki gibi nedensellik yolakları hakkında düşünmek üzere eğitilirler. Dolayısıyla nedensellik nispeten basit yollarla işliyor gibi görünüyor; örneğin, daha yüksek kolesterol seviyeleri

(birden fazla ara adımla) daha büyük kalp hastalığı sorunlarına “neden olur”. Ancak bu bölümde ayrıntılı olarak açıklandığı gibi, SİSTEM 3 gibi sistemler, daha basit durumlarda görülenlerden niteliksel olarak farklı “karmaşık” davranışlar ve “beliren-ortaya çıkan” özellikler sergileyebilir. Ve eğer biyolojide incelenen sistemler büyük ölçüde birbirine bağımlıysa, bu alanın ilerlemek için bakış açısını değiştirmesi gerekir.



Şekil 8.1 İleri beslemeli, geri beslemeli ve etkileşimli sistemler. Sistem 1 tamamen ileri beslemelidir, Sistem 2 ise negatif geri besleme içerir. Sistem 3 A ve B şeklinde iki zincir içerir. Bunların her biri negatif geri besleme içerir. Zincirler aynı zamanda pozitif olarak birbirine bağılıdır, böylece A üretimi B üretimini teşvik eder ve bunun tersi de geçerlidir.

İtalyan biyolog Umberto D'Ancona, 300'den fazla makale yayınlayan ve çok sayıda türü tanımlayan üretken bir bilim adamıydı. Adriyatik Denizi'nde balık avlarını incelerken, savaş nedeniyle balıkçılığın azaldığı Birinci Dünya Savaşı yıllarında belirli türlerin bolluğunun belirgin şekilde arttığını fark etti.⁴ Bu gözlem karşısında şaşkına dönen D'Ancona, konuyu matematiksel biyolojiye ilgi duymaya başlayan İtalyan matematikçi ve fizikçi Vito Volterra ile tartıştı (D'Ancona, Volterra'nın kızına kur yapıyordu ve tesadüfen ikisi daha sonra evleneceklerdi). D'Ancona gözlemlerini yaptığında ekolojinin henüz sistematik bir çalışma alanı olmadığını belirtmekte fayda var (Charles Elton'ın artık klasikleşmiş olan Hayvan Ekolojisi kitabı 1927'de yayımlanmıştır).

1920'lerin başında Volterra ve ondan bağımsız olarak Alfred Lotka, bir yırtıcı hayvan ile avı arasındaki etkileşimlerin yazıya tam olarak nasıl geçirilebileceğini matematiksel olarak tanımladılar (Volterra'nın durumunda, av balıktı ve yırtıcı hayvan balıkçıydı). Burada denklemlerin arasında kaybolmamıza gerek yoksa da model yırtıcı hayvan sayısının (y) av yokluğunda azaldığını ve avı tüketme oranlarına bağlı olarak arttığını belirtir. Aynı zamanda, kontrol edilmediği takdirde av sayısı (x) artar ve avlanma hızına göre de azalır. Buradaki kilit nokta, x 'in y 'ye bağlı olması ve bunun tersi olarak y 'nin de x 'e bağlı olmasıdır. Bu karşılıklı bağımlılık, basit nedensellik temelindeki bir tanımlamadan (örneğin, "yırtıcılık av sayısının düşmesine neden olur") kaçınabileceğimiz ve yırtıcı-av sistemini bir birim olarak düşünebileceğimiz anlamına gelir. Başka bir deyişle, yırtıcı ve av sayıları birlikte gelişir ve bu nedenle onları karakterize etmek ve anlamak, yırtıcı artı av "sistemini" incelemek anlamına gelir.

Bunu söylerken hiçbir nedensel etkileşimin gerçekleşmediğini kastetmiyoruz. Balıkçılar balıkları öldürüyor ve bu balık popülasyonları üzerinde anında etki yaratıyor. Ancak avcı-artı-av çiftini araştırma nesnesi olarak ele alabiliriz. Bu, bu durumda nispeten küçük bir kavramsal manevra olsa da daha büyük bir aktörler kümesi etkileşime girdiğinde etkili olacaktır.

İNDİRGEMECİLİĞE KARŞI

Lotka-Volterra yırtıcı-av modeli, tek bir yırtıcı türü ile tek bir av türü arasındaki ilişkiyi formalize etti. Doğal yaşam alanları elbette iki türle sınırlı değil; katil balina ve yosun örneğinde gösterildiği gibi, çoklu tür etkileşimleri kuraldır. Bu nedenle, daha derin bir anlayış için bir dizi ara bağlantının tamamının çözülmesi gerekir.

Bilimin hâkim çalışma tarzı şu şekilde özetlenebilir (Von Bertalanffy 1950, 134): “Olguları, birbirlerinden bağımsız olarak araştırılabilecek temel birimlerin etkileşimine indirgeyerek açıklayın.” Bu indirgemeci yaklaşım belki de yirminci yüzyılda kimya ve parçacık fiziğinin başarısıyla doruğa ulaştı. İçinde bulunduğumuz yüzyılda, bunun gücü moleküler biyoloji ve genetikteki çarpıcı ilerlemelerle açıkça ortaya konmuştur. Bilime yönelik bu tutumun temelinde, “tüm doğal olguları ister tek başlarına ister bir kompleks içinde incelensinler, ‘özellikleri değişmeden kalan’ temel birimler konusuna indirgemek” yatar (Von Bertalanffy 1950, 134).

1940’larda ve 1950’lerde “sistem düşüncesi” alternatif bir zihinsel sıçrama zemini oluşturdu. Akademisyenler, pek çok araştırma nesnesinin, etkileşimli parçaların bir araya getirilmesi yoluyla incelenebileceğini, bu yaklaşımın fiziksel, biyolojik

ve hatta sosyal sorunlara uygulanabileceğini tahmin ettiler. Bazılarınca karmaşık sistemler teorisi olarak adlandırılan (geliştirilmiş) çerçeve, “temel” birimlerin statüsüne ve rolüne meydan okumuyor (kimse Ernest Rutherford’un atom modeli için aldığı Nobel ödülleri iptal etmeye niyetli değildi!). Yine, başlıca savunucularından biri olan Ludwig Von Bertalanffy’nin sözleriyle, bu yaklaşım “sadece parçaların değil, aynı zamanda dinamik bir etkileşimden kaynaklanan ve kendilerini izolasyondaki ve tüm organizmadaki parçaların davranışlarındaki farklılıkla gösteren organizasyon ilişkilerinin de araştırılması gerekliliğini” ileri sürmektedir (Von Bertalanffy 1950, 135).

“İzole edilmiş parçaların ve bütün hâlinde organizmadaki parçaların davranışlarındaki fark”tan bahsetmek ne anlama gelir?” Ortaya çıkma” terimi (İng. Emergence), ilk olarak 1870’lerde kimya ve fizyolojide, ortaya çıktıkları elementlere açıkça atfedilemeyen yeni ve öngörülemeyen özelliklerin görüldüğü durumları tanımlamak için türetilen bir terimdir. Amino asitler kendilerini bir protein hâlinde organize ettiğinde, yani kendi kendine organize olduğunda, protein, amino asitlerin kendi başlarına yapamayacağı enzimatik işlevleri yerine getirebilir. Daha da önemlisi, proteinin bir parçası olarak kendi başlarına davranacaklarından farklı davranırlar. Aslında bundan daha fazlası var. Sistemin (yani proteinin) dinamikleri, genel sistem tarafından yakalanmamış olsalardı bileşenlere (amino asitler) açık olacak bazı davranışları kapatır. Amino asitler bir protein olacak şekilde katlandıktan sonra aktivitelerinin düzenlendiğini görürler; farklı davranırlar. Dolayısıyla ortaya çıkmanın bir tanımı; birden fazla öge etkileşime girdiğinde gözlemlenen ve ögeler düzeyinde mevcut olmayan bir özellik şeklinde tanımlanabilir. Buna göre iki düzeyden bahsetmek anlamlı hâle geliyor: daha düşük düzeydeki ögeler ve daha yüksek düzeydeki sistem.

Karmaşık sistemler yaklaşımının büyümesi, “sistem”, “gestalt”, “organizma”, “bütünlük” ve elbette çok kullanılan “bütün, parçaların toplamından daha fazlasıdır” gibi ifadelerle hızla popüler hâle geldi. Von Bertalanffy, onlarca yıldır devam eden ve hâlâ da süren tartışmaları öngörecektir şekilde, 1950 gibi erken bir tarihte “bu kavramların sıklıkla yanlış kullanıldığını ve bunların belirsiz ve biraz da mistik bir karaktere sahip olduğunu” ifade etmişti (Von Bertalanffy 1950, 142). Daha da ileri giderek, “bu nedenle gerçek bilim insanının bu kavramlara haklı bir güvensizlikle bakma eğiliminde olduğunu” söylemiştir. Biyolojideki araştırmaları düşünün. Örneğin, moleküler biyolojideki çarpıcı gelişmeler, görünüşte ortaya çıkan tüm özelliklerin eninde sonunda “açıklanabileceği” ve böylece daha düşük seviyedeki özelliklerden ve yasalardan çıkarılabileceği umudunu artırmaktadır; “yüksek” seviye bu nedenle “düşük” seviyeye indirgenebilir. O hâlde temel fizik ve kimyaya indirgeme, bilimsel açıklamaların nihai hedefi hâline gelmektedir. Bu görüşe göre, bilimin daha da ilerlediği bir aşamada, ortaya çıkan özelliklerin tamamen alt düzey özellikler ve yasalar tarafından ele geçirileceği göz önüne alındığında, “ortaya çıkma” tamamen itibarsızlaştırılmasa da bir tür “vaatkâr indirgemeciliğe” indirgenmektedir. Kuşkusuz bu argümana karşı çıkmak son derece zordur. Filozof Terrence Deacon’ın güzel bir şekilde ifade ettiği gibi, dünyaya daha büyük varlıkların kurucu parçaları açısından bakmak “kusursuz bir metodoloji” gibi görünmektedir. Bu, Sokrates öncesi Yunan düşünürleri kadar eskidir ve neredeyse “modern bilimin bir aksiyomu” olarak kalmıştır.⁶

Hem bilimsel hem de felsefi açıdan ortaya çıkma fikrinin yarattığı sürtüşme, aslında tam olarak neyin ortaya çıktığının belirsiz olmasından kaynaklanmaktadır. Örneğin, proteinlerin bir parçası olan amino asitlerin serbest dolaşanlardan farkı nedir?

Soru, “yeni ortaya çıkan özelliklerin” tam durumu etrafında dönüyor. Filozoflar, ortaya çıkışın ontolojik statüsünden, yani üst düzey özelliklerin uygun şekilde varoluşundan bahsederek kullanılan terimleri formalize ederler. Ortaya çıkan özellikler, alt düzeyde mevcut olmayan yeni yasaların varlığına mı işaret ediyor? Temelde indirgenemez bir şey mi söz konusu? Bu sorular o kadar yıldırıcı ki, genellikle çözümsüz kalmakta ve şiddetli entelektüel tartışmalara konu olmaktadır.

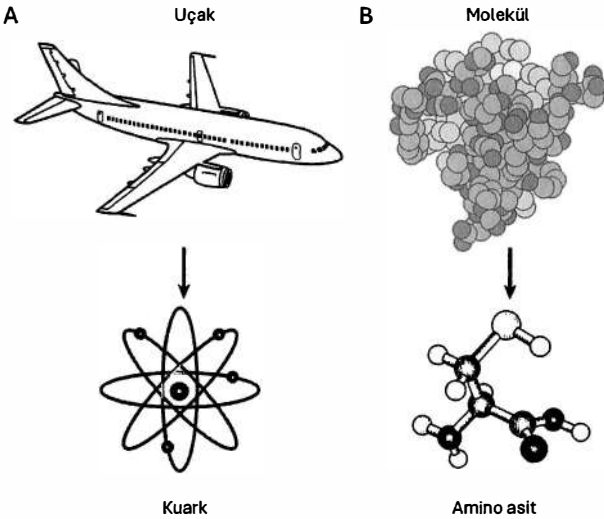
Neyse ki, sorunu burada çözmemize gerek yok ve bunun yerine epistemik açıdan faydalı olduklarında -teorik duruş bilgiyi ilerlettiğinde- daha düşük ve daha yüksek seviyeleri pragmatik olarak kullanabiliriz. Aşırı basitleştirilmiş bir örnek vermek gerekirse, kuarklar ve aerodinamik arasındaki durum hakkında endişelenmemize gerek yok. Devasa uçaklar elbette maddeden, kuarklar gibi temel parçacıkların bir araya gelmesinden oluşur (kuarklar bir araya getirildiğinde, atom çekirdeğinin kararlı bileşenleri olan protonlar ve nötronlar gibi şeyleri oluşturur). Ancak mühendisler yeni bir uçak tasarlarlarken aerodinamik yasalarını, havanın hareketinin incelenmesini ve özellikle de uçak kanadı gibi katı bir nesnenin havadaki davranışını dikkate alırlar; parçacık fiziği konusunda hiçbir eğitime ihtiyaçları yoktur! Dolayısıyla aerodinamik ile parçacık fiziği arasındaki “sahici” ilişki konusunda gerçekten üzölmeye gerek yok. Yapılacak pratik şey sadece aerodinamiği incelemektir.

Yukarıdaki örneğe itiraz edilebilir çünkü parçacık fiziği ve aerodinamiğin doğal/işsel düzeyleri birbirinden çok farklıdır (Şekil 8.2); bir seviye fazla “mikro”, diğeri ise fazla “makro”. Daha ilgi çekici durumlar, üst düzey nesneler ve onu oluşturan parçalar birbirine daha yakın olduğunda ortaya çıkar. Örneğin, tek bir karıncanın davranışını ve karınca kolonisinin kolektif davranışını veya bir pelikanın uçuşunu ve sürünün V şeklindeki desenini

düşünün. Ve elbette amino asitler ve proteinleri. Araştırmacı Alicia Juarrero'nun dediği gibi, tamamen "deterministik sistemlerin organize ve açıkça yeni özellikler, prensipte öngörülebilir olması gereken ama hakikatte öyle olmayan görünüşte ortaya çıkan özellikler sergilemesi özellikle ilgi çekicidir" (Juarrero 1999, 6). Ve ilgili sistemlerin basit kurallara uyan çok basit parçalardan oluşması daha da büyüleyicidir. Ontolojik soruyu (bu özellikler gerçekten yeni mi?) çözmeye gerek kalmadan üst düzey özellikleri anlamak açıkça faydalıdır.

John von Neumann ile daha önce 2. bölümde karşılaşmıştık. Kendisi sadece bildiğimiz bilgisayar biliminin tanımlanmasındaki en önemli isimlerden biri olmakla kalmamış, aynı zamanda matematik ve fiziğe yaptığı katkılar da hayranlık uyandırmıştır. Örneğin, 1932'de kuantum mekaniği için titiz bir matematiksel çatı oluşturan ilk kişidir. Daha küçük katkılarından biri de hücresel otomatların icadıydı ve bunu bilgisayar yardımı olmadan, sadece kalem ve kâğıt kullanarak yaptı (Von Neumann'ın bir diğer "küçük" katkısı da çatışma ve iş birliğinin matematiksel modellerinin incelenmesi olan oyun kuramının icadıdır). Hücresel otomatları düşünmenin basit bir yolu, üzerine düzenli bir ızgara çizilmiş bir kâğıt parçası hayal etmektir. Izgaranın her bir "hücresi" iki durumdan birinde olabilir: aktif veya pasif veya 0 veya 1 (bir bilgisayar bitini düşünün). Hücreler, basit ama kesin kurallara göre, hücreler arasındaki komşuluğun durumuna bağlı olarak durum değiştirir. Farklı türlerde uzamsal komşuluk ilişkileri kullanılabilir, ancak bizim amaçlarımız doğrultusunda, sadece odağımızdaki hücrenin sağında ve solunda yer alan hücrelerin bulunduğu en basit durumu ele alacağız. Bir kural, komşu hücrelerden biri aktifse merkez hücreyi aktif hâle getirebilir (VEYA kuralı olarak adlandırılır); başka bir kural ise her iki komşu da aktifse merkezi etkin hâle getirebilir (VE kuralı olarak

adlandırılır). Eğer hücreler bir durumda başlarsa - örneğin o ve 1'lerden oluşan rastgele bir konfigürasyon - belirli bir kurallar dizisine göre durum değiştirmelerine izin verilebilir ve ortaya çıkan genel davranışlar gözlemlenebilir (piksellerin açılıp kapandığı bir ekran hayal edin). Şaşırtıcı bir şekilde, basit hücresel otomatlar bile periyodik olarak dalgalanan hiyerarşik olarak organize edilmiş desenlerin oluşumu da dâhil olmak üzere oldukça karmaşık davranışlar sergileyebilir.



Şekil 8.2 Açıklama düzeyleri ve bilimsel indirgeme. (a) Uçak aerodinamiğini kuarklar gibi temel parçacıklar açısından tanımlamanın çok faydalı olmadığı açıktır. (b) Üç boyuttaki moleküler konfigürasyonlar, özelliklerinin amino asitler arasındaki kimyasal etkileşimlere (protein yapısını belirleyen) nasıl bağlı olduğu belirlenerek araştırılabilir.

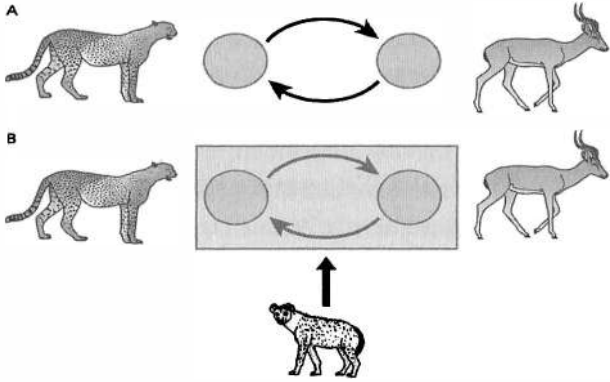
Hücreesel otomatlar bilgisayar bilimi camiası dışında pek bilinmese de bu fikir Hayat Oyunu'nun (ya da kısaca Hayat) icadıyla daha geniş kitlelere yayılmıştır. Oyun, en azından örüntülerin evrimleşebileceği şaşırtıcı yollar nedeniyle çok ilgi çekmiştir. Nispeten basit bir kurallar dizisinden, gözlemlenen bazı örüntüler, canlı organizmalar toplumunun yükselişini, düşüşünü ve değişimlerini anımsatmaktadır ve bir tasarımcının yokluğunda "tasarım" ve "organizasyon" fikrinin ortaya çıkabileceğini göstermek için kullanılmıştır.

Hücreesel otomatlar ve bu bölümde ele alınan diğer örnekler, ortaya çıkışın "gerçek" durumu konusunda pragmatik bir tavır benimseyebileceğimizi göstermektedir. Durumun kendisi hakkında bilinemezci kalabilir, ancak birbiriyle etkileşim hâlinde olan birçok unsura sahip nesnelerin anlaşılmasını ilerletmek için karmaşık sistemler yaklaşımını benimseyebiliriz. Bu bakış açısının Lotka ve Volterra'nın av-avcı modellerinin ortaya çıktığı araştırma alanı olan ekoloji alanında nasıl yer aldığını tartışalım.

TÜRLER NASIL ETKİLEŞİME GİRER?

Ekoloji, organizmalar ve çevreleri arasındaki etkileşimlerin bilimsel olarak incelenmesidir. Başlıca ilgi alanlarından biri türler arasındaki iş birliği ve rekabettir. Aklınıza Amazon'daki biyolojik çeşitliliği incelemek için kızgın tropik güneşe veya kutup ayılarının popülasyonundaki dalgalanmaları incelemek için sert arktik kışlara katlanan araştırmacılar gelebilir. Veri toplamak için bu tür saha çalışmaları gerekli olsa da teorik çalışmalara da aynı dercede ihtiyaç vardır.

Türlerin bir arada yaşamasının mekanizmaları nelerdir? Hayatta kalmak için rekabet etme becerilerindeki farklılıkla-



Şekil 8.3 Türler arası etkileşimler. (a) Avcı ve av arasında olduğu gibi iki yönlü etkileşim meydana gelebilir. (b) Ek bir unsur iki yönlü etkileşimin davranış biçimini etkilediğinde daha üst düzey bir etkileşim meydana gelir.

ra rağmen doğada görülen muazzam tür çeşitliliği nasıl devam etmektedir? Gerçekten de büyük çeşitlilik. Örneğin, Amazon yağmur ormanlarındaki 25 hektarlık bir alanda 1.000'den fazla tropik ağaç türü bulunmaktadır. Daha önce gördüğümüz gibi, 1920'lerde av-avcı sistemlerinin dinamiklerini modellemek için matematiksel araçlar geliştirildi. Bu sistemlere ilişkin denklemler sonraki yıllarda daha da genişletilmiş ve detaylandırılmıştır ve hâlen pek çok araştırmanın konusu olmaya devam etmektedir. Türlerin bir arada yaşaması üzerine yapılan çalışmalar neredeyse sadece rakip çiftlere odaklanır, bu yüzden büyük bitki veya hayvan grupları düşünüldüğünde, strateji tüm olası çiftlere bakmaktır. Örneğin, üç tür söz konusu olduğunda üç çift, dört tür söz konusu olduğunda altı çift ya da daha genellenirse n tür arasındaki $n(n - 1)/2$ kadar etkileşim incelenir. Sadece ikili etkileşimleri incelerken bazı şeyleri kaçırıyor muyuz? Bir türün diğer bir tür üzerindeki etkisinin üçüncü bir türün ya da daha fazla sa-

yıda türün popölasyon yoğunluęuna baęlı olduęu durumlarda, daha yüksek dereceli etkileşimler gözden kaçır. Örneęin, çitalar ve ceylanlar arasındaki etkileşim sırtlanlar tarafından etkilenebilir, çünkü sırtlanlar, özellikle yalnız olmadıklarında, avını öldürdükten sonra nispeten cılız çitalara kolayca meydan okuyabilir (Şekil 8.3).

Üst düzey etkilerin önemi, zaman zaman sadece ikili etkileşimlerden beklenenden farklı tahminler yapabilmeleridir. Teorik biyolog Robert May, 1972 tarihli “Büyük Karmaşık Bir Sistem Kararlı Olur mu?” başlıklı klasik makalesinde, topluluk çeşitlilięinin ekolojik sistemleri istikrarsızlaştırdığını resmi olarak göstermiştir. Başka bir deyişle, çeşitlilik gösteren topluluklar, kimi türlerin yerel olarak ortadan kaldırılması gibi istikrarsızlıklara yol açmaktadır. Ancak son teorik sonuçlar, daha üst düzey etkileşimlerin, ikili etkileşimlere dayanan klasik teorinin aksine, daha fazla çeşitlilięe sahip toplulukların tür bakımından fakir muadillerine göre daha istikrarlı olmasına neden olabileceğini göstermektedir.⁸ Bu sonuçlar, etkileşim hâlindeki oyunculardan (türler) oluşan karmaşık bir sistemi (çeşitli topluluk) anlamak için kolektif düzeyde (bir arada yaşama ve biyoçeşitlilik dâhil) (ortaya çıkan) özellikleri belirlememiz gerektiğini göstermektedir. Sadece etkileşimleri dikkate almamız deęil, aynı zamanda kolektif özelliklerin çözülebilmesi için bunları yeterince zengin bir şekilde tanımlamamız gerekir.

SİNİR AęLARI

Karmaşık sistemler hakkındaki düşünceler ve bununla yakından ilişkili sibernetik akımının beyin hakkındaki görüşleri etkilemeye başlaması uzun sürmedi. Örneęin, W. Ross Ashby 1952 tarihli De-

sign for a Brain (Beyin Tasarımı) adlı kitabında istikrarın önemini ana hatlarıyla ortaya koymuştur. Sibernetik araştırmacıları, sistemlerin kendilerini nasıl düzenledikleri ve istikrarsızlıktan nasıl kaçındıklarıyla ilgileniyorlardı. Özellikle, bir sistem mevcut durumundan saptırıldığında, bu tür bozulmaların etkilerini en aza indirmek için yapılanmasını otomatik olarak nasıl uyarlar? Çok geçmeden yapay sinir ağları (ya da sadece sinir ağları) alanı ortaya çıkmaya başladı. Bu yeni alanın büyümesi “standart” yapay zekâ (YZ) ile paralel ilerledi. YZ yeni geliştirilen bilgisayarların gücünden yararlanarak akıllı algoritmalar tasarlamaya çalışırken, sinir ağları ilham almak için beyne baktı. Genel anlayış basitti: Basit işlem birimleri ya da “nöronlar”, mimariler olarak adlandırılan belirli biçimlerde düzenlendiklerinde gelişkin davranışlar sergilerler. Sinir ağları, yapay nöronlar arasındaki bağlantıların zaman içinde nasıl değiştiğini saptayarak yeni davranışlar öğrenmektedir.

Tamamen ileri beslemeli ve tekrarlamalı ağlar da dâhil olmak üzere birçok mimari ağ çeşidi incelenmiştir. İleri beslemeli ağlarda bilgi, girdinin (örneğin bir görüntü) kaydedildiği nöronlardan oluşan bir girdi katmanından bir veya daha fazla ara katmana akar ve sonunda çıktının kodlandığı (girdi görüntüsünün örneğin bir yüz olduğunu gösteren) bir çıktı katmanına ulaşır. Bağlantıların hem ileri hem de geri beslemeli olduğu tekrarlayan ağlar, karmaşık sistemler bağlamında daha ilginçtir. Bu tür bir organizasyonda, en azından bazı bağlantılar çift yönlüdür ve sistemler bir dizi özellik sergileyebilir. Örneğin, ağın bölümleri arasında rekabet oluşabilir ve bunun sonucunda bazı faaliyet türleri bastırılırken diğerleri güçlendirilebilir. Bu tür rekabetçi süreçlerle ilgilenen, 7. Bölümde bahsettiğimiz Stephen Grossberg, 1980’lerde Adaptif Rezonans Teorisini geliştirmiştir (Grossberg 2021). Bu teoriye göre rezonans, bir ağdaki nöronal ateşlemelerin çift yönlü etkileşime girdiklerinde güçlendiği ve senkronize olduğu

dinamik bir durumdur- birbirlerini karşılıklı olarak desteklerler (bkz. Şekil 7.6 ve eşlik eden metin). Teorinin ortaya atılmasından bu yana geçen sürede sürekli olarak geliştirilmesine bağlı olarak, bu tür çift yönlü, rekabetçi etkileşimler örneğin algı, biliş ve duygu alanlarında çok sayıda deneysel bulguyu açıklamak için kullanılmıştır.

DOĞRUSAL OLMAYAN DİNAMİK SİSTEMLER

Gördüğümüz gibi, yirminci yüzyılın ikinci yarısında karmaşık sistemler düşüncesi gelişmeye ve sosyalden biyolojiye kadar birçok bilimsel disiplini etkilemeye başlamıştır. Bu fikirler, doğrusal olmayan dinamik sistemler olarak adlandırılan bir matematik alanının gelişmesiyle önemli bir ivme kazanmıştır. Doğrusal olmayan dinamik sistemlerin karmaşık sistemler için bir dil (ifade biçimi) sağladığını söylemek abartı olmaz. Matematiğin bu dalı, uygulamalı bilim insanları tarafından, nesnelerin zaman içinde nasıl değiştiğinin tanımlanmasına olanak tanıyan teknikleri inceler. Her şey, on yedinci yüzyılın son on yıllarında Isaac Newton ve Gottfried Leibniz tarafından diferansiyel ve integral hesabın keşfedilmesiyle başladı. Kalkülüs, modern matematiğin ilk kayda değer başarısıdır ve pek çok kişi onu dakik düşünme alanındaki en büyük ilerleme olarak görür. Örneğin Newton gezegenlerin hareketiyle ilgilenmiş ve yörüngedeki gezegenlerin yörüngelerini tanımlamak için kalkülüsü kullanmıştır.⁹

Dinamik sistemler üzerine yapılan araştırmalar, basit olduğu varsayılan sistemlerin bile çok zengin davranışlar sergileyebileceğini ortaya koymuştur. İlk başta bu oldukça şaşırtıcıydı çünkü matematikçiler ve uygulamalı bilim insanları deterministik sistemlerin oldukça öngörülebilir bir şekilde davrandığına inanı-

yordu. Bu anlayış nedeniyle birçok teknik “doğrusallaştırma” ya; yani bir sistemin yaklaşık olarak doğrusal olduğunu düşünmeye dayanıyordu (en azından küçük sapmalar söz konusu olduğunda). Doğrusal bir sistem nedir? Özünde, girdilerini toplayarak bir çıktı üreten bir sistemdir: Girdi ne kadar fazlaysa, çıktı da o kadar fazla ve girdilerle tam orantılıdır. Bunun gibi sistemler öngörülebilir ve dolayısıyla karardır, bu da bir sistemi tasarlarırken istenilen bir durumdur. Tavan vantilatörünün ayarını “2” olarak değıştirdiğinizde, “1”e göre daha hızlı hareket eder; “3”e ayarlandığında ise aniden kontrolden çıkmasını istemezsiniz!

Doğrusal olmayan sistemler alanı bize “doğrusal düşünmenin” yeterli olmadığını söyler. Doğrusal sistemler kullanarak nesnelerin davranışlarına yaklaşım, kaos adı verilen bir özellik tarafından en açık şekilde gösterildiğı gibi, gerçek durumlarda gözlemlenen davranışların karmaşıklığını yansıtmaz. Kafa karıştırıcı olsa da “kaos” düzensiz veya rastgele davranış anlamına gelmez; bunun yerine, kesin deterministik yasaları takip eden ancak rastgele davranıyor gibi görünen sistemlerin bir özelliğini ifade eder. “Kaos “un kesin tanımı matematiksel olsa da onu karmaşık, yinelenen, ancak tam olarak tekrarlanamayan davranışları tanımlamak olarak düşünebiliriz. (Akıntıda yüzen bir yaprağın kayaların arasına sıkıştığını ve kayaların etrafında hem tekrar eden hem de aynı olmayan bir şekilde döndüğünü hayal edin). Doğrusal olmayan dinamiklerdeki teorik gelişmeler son derece etkili olmuştur çünkü 1960'lara kadar matematikçiler ve fizikçiler bile dinamikleri nispeten basit terimlerle düşünmekteydi.¹⁰

Dinamik sistemler alanı, doğal ve yapay sistemlere ilişkin anlayışımızı büyük ölçüde zenginleştirmiştir. Nispeten basit tanımlara sahip olanlar bile güvenle tahmin edilmesi mümkün olmayan davranışlar sergileyebilir. Doğrusal olmayan dinamik sistemler yalnızca etkileşim hâlindeki unsurların nasıl davran-

duğuna dair görüşümüze katkıda bulunmakla kalmaz, aynı zamanda “ortaya çıkan” davranışları karakterize etmek için hem bir dil hem de biçimsel bir sistem tanımlar. Gerçek anlamda, sistem düşüncesinin ilk günlerinde tanımlanan bazı belirsiz kavramların gizemini çözmeye büyük ölçüde yardımcı olmuşlardır. Artık “toplam parçalardan daha büyüktür” sorusunu ele almak için kesin bir yolumuz bulunmaktadır.

KARMAŞIK BİR SİSTEM OLARAK BEYİN

Karmaşık sistemler artık uygulamalı ve teorik araştırmaları kapsayan geniş bir alandır. Bu bölümün amacı, okuyucuya bazı temel fikirleri tanıtmaktır (başlı başına bir kitap yazmaksızın oldukça iyimser bir iddia!). Karmaşıklık bilimi geçtiğimiz 70 küsur yıl içinde muazzam bir gelişim göstermiş olsa da deneysel bilim insanları çoğu zaman bu bölümde tartışılan bazı kavramlara şüpheyle yaklaşmakta olan bir temele bağlanmış durumdadır. Ancak şu anda mevcut olan matematiksel ve hesaplama araçlarıyla, artık bunun için çok az neden vardır.¹¹ Karmaşık sistemler teorisinin beyin işlevlerini ve bunların beynin bölümleriyle nasıl ilişkili olduğunu aydınlatma hedefimiz üzerindeki bazı yansımaları nelerdir?

Parçalar arasındaki etkileşimler. Beyin, birbiriyle etkileşim hâlinde olan parçalardan oluşan bir sistemdir. Yerel düzeyde -örneğin, belirli bir bölge içinde- nöron popülasyonları etkileşime girer. Ancak etkileşimler yalnızca o bölgeye özgü değildir ve belirli bir davranış birçok bölge arasındaki iletişime dayanır. Anatomik bağlantı, korteksin birden fazla bölümünü kapsayan etkileşimlerin yanı sıra korteks ile alt korteks, orta beyin ve arka

beyin arasında köprü kuran bir altyapı sağlar. Bu görüş, bölgeleri nispeten bağımsız birimler olarak ele alan “lokalizasyonist” çerçeveye keskin bir tezat oluşturmaktadır.

Analiz düzeyleri. Bu kavram bir öncekiyle ilişkilidir ancak farklı bir noktayı vurgular. Tüm fiziksel sistemler, kuarklardan ilgilendirilen nesneye kadar çoklu seviyeler hâlinde incelenebilir. Her durumda birçok seviyeyi incelemek değerli değildir (örneğin aerodinamikte kuarklar hakkında endişelenmek). Ancak beyinde, çoklu seviyeleri incelemek ve bunların birleşik özelliklerini anlamak esastır. Nöral devreler, oldukça sınırlı bir alandaki birkaç nöron ölçeğinden daha geniş uzamsal mesafelerdeki daha büyük topluluklara kadar düşünülebilir. Sinir sisteminin tüm bölümlerini kapsayan birden fazla bölgeye sahip geniş ölçekli devreler de dâhil olmak üzere çoklu uzamsal ölçekler ilgi çekici olacaktır. Bir benzetme yapmak gerekirse, Amazon yağmur ormanları ve Avustralya Büyük Set Resifi gibi dünya üzerindeki en biyolojik çeşitliliğe sahip yerlerin ekolojisinin araştırılması düşünülebilir. Bu sistemler, ormanın yerel parçaları ve birkaç türden, tüm türleriyle birlikte mercan resifinin tamamına kadar çok farklı mekânsal ölçeklerde incelenebilir.

Zaman, süreç. Beyin gibi karmaşık sistemler statik değildir; doğaları gereği dinamikler. Yırtıcı-av sistemlerinde olduğu gibi, bakış açısını basit bir neden-sonuçtan zaman içinde gelişen bir sürece kaydırmak faydalıdır - ilgili parçaların karşılıklı bağımlılığı göz önüne alındığında bir doğal duruş değişikliğidir. Bir “süreç” dediğimizde, bu konuda muğlak bir şey olması gerekmez. Örneğin, Newton kütleçekiminin etkisi altındaki üç cisimli gökssel yörüngeler söz konusu olduğunda, denklemler kesin olarak tanımlanabilir ve kat edilen yolların zengin modelini ortaya çı-

karmak için sayısal olarak çözülebilir (Šuvakov ve Dmitrašinović 2013).¹²

Ademi merkeziyetçilik, heterarşi. Sistemleri parçaları arasındaki etkileşimler açısından incelemek, ademi merkeziyetçi organizasyonu destekleyen bir düşünce tarzını teşvik eder. Sistemin işlevini belirleyen ana bir “kontrolör” değil, ilgilenilen davranışlara yol açan şey çoklu parçalar arasındaki koordinasyondur. Birçok “sofistike” sistemde, ki beyin de bir istisna değildir, önemli işlevlerinin çoğunun merkezi süreçlere bağlı olduğunu düşünmek içgüdüselidir. Örneğin, prefrontal korteks, davranışı kontrol etmesini sağlayan çoklu bilgi türleri için bir buluşma bölgesi olarak görülebilir (bkz. 7. Bölüm). Buna zıt bir görüş ise birden fazla parçanın etkileşimi yoluyla dağıtık işlemeyi tercih eder. Buna göre, bilginin hiyerarşik olarak tüm parçaların entegre edildiği bir “tepe bölgesine” akması yerine, bilgi katı bir hiyerarşi olmaksızın çok yönlü olarak akar. Bu tür bir organizasyon, çok yönlü bilgi akışını vurgulamak için heterarşi olarak adlandırılır.

Ortaya çıkış. Ortaya çıkan özellikler beyin gibi karmaşık bir sistemde kuraldır. Elbette bu bulanık açıklamalara davetiye çıkarmaz. Bunun yerine, sistem genelindeki özelliklerin yakalanabilmesi için açıklamaların yeterince ayrıntılı olması gerekir.

Karmaşıklık. Karmaşıklık özelliği, sistemlerin ilk bakışta düşünüldüğünden çok daha çeşitli ve incelikli şekillerde işlediğini hatırlatır. Küçük girdi değişiklikleri veya durumlarındaki değişiklikler niteliksel olarak farklı davranışlara ve sonuçlara yol açabilir. Bu, karmaşık sistemlerin son derece istikrarsız ve düzensiz olduğu anlamına gelmez. Aslında, karmaşık sistemler tam öngörülebilirlik ile tam rastgelelik arasında bir yerde yaşarlar.

BEŞ YÜZ MİLYON YILLIK EVRİM

Memeliler, kuşlar, sürüngenler, amfibiler ve balıklar gibi tüm omurgalı gruplarını göz önünde bulundurduğumuzda evrim bize beynin organizasyonu hakkında ne söylüyor? Evrimin bize öğrettiklerini anlayabilmek için birkaç hareketli parçayı takip etmemiz gerekir, böylece nöroanatomi taksonomik gruplar arasında karşılaştırabiliriz- örneğin balıklar ve kuşlar. Bu potansiyel olarak daha zorlu bir okuma yapmamıza neden olsa da omurgalılar arasında benzer yapıları (striatum gibi) ve bağlantı sistemlerini (bazal ganglionları içeren sistem gibi) tanımladıkça önemli dersler öğreneceğiz. Şaşırtıcı olmayan bir şekilde, sinirbilimcilerin “korunmuş” (amigdala gibi) olarak adlandırmayı sevdikleri yapıları içeren birçok önemli farklılık da vardır. 9-11. Bölümler birlikte, beyin organizasyonunun daha geniş bir resmini ayırt etmeye yardımcı olan evrimsel bir perspektiften başlayarak, beynin farklı bölümlerini birbirine bağlı bir bütün hâlinde bir araya getiren bir ünite oluşturmaktadır.

Beyni düşündüğümüzde çoğumuzun aklına insan serebral korteksi, yani çıkıntıları ve girintileriyle dış yüzey gelir. Peki beyin, hayvanlar arasında nasıl bir farklılık gösterir? Bir insanın beyini 1.000 gramdan fazla, bir rhesus maymunununki yaklaşık 100 gram ve bir marmosetinki ise 10 gramdan daha azdır. Ağırlık olarak bu iki beyin büyüklüğü arasında farklılık olmasına rağmen oldukça

* Çeviri: Mahir Yeşildal.

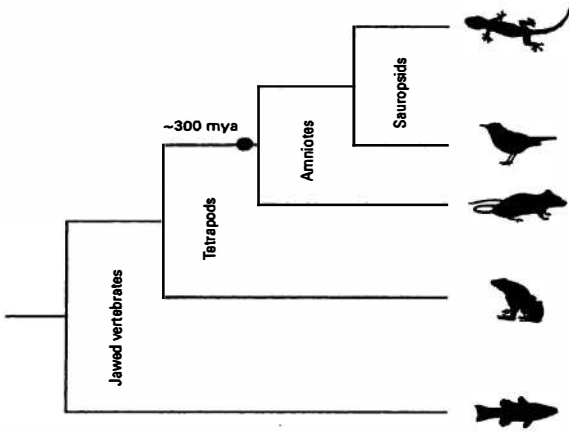
benzerdirler. Peki ya bir yunusun ya da bir filin beyni (büyük bir Afrika filinin beyni 5.000 gramın üzerindedir)? İlk üç türün (hepsi primat takımındandır) benzerliği yeterince merak uyandırmadıysa, bir bilim fuarında veya hayvanat bahçesinde açık örnekler görmediyseniz, beşinin de benzerliği sizi şaşırtacaktır. Şimdiye kadar tartışılan türlerin hepsi memelidir. Peki ya bir somon balığının, bir kurbağanın, bir timsahın ya da bir karganın beyni?

Şu anda, sudan karaya ve havaya kadar çok geniş bir vücut tipi ve yaşam tarzı yelpazesini kapsayan omurgalılarından bahsediyoruz. Buradaki evrimsel zaman ölçeği gerçekten akıl almazdır. Tüm omurgalıların ortak atası 500 milyon yıldan daha uzun bir süre önce yeryüzünde yaşamıştır (Şekil 9.1).

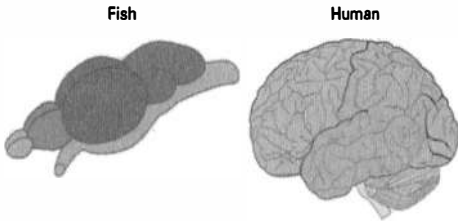
Amniyotlar, embriyoya besin sağlayan amniyotik keseye sahip hayvanlardır; bunlar sürüngenler, kuşlar ve memelileri içerir. Memelilerin evrimsel yolunun sürüngenler ve kuşlardan (sauropsidler) 300 milyon yıldan daha uzun bir süre önce ayrıldığını unutmayın. Bu yeterince takdir edilmeyen gerçek, memelilerin sürüngenlerin torunları olmadığını ve dolayısıyla memeli beyninde bir sürüngen beyni bulunmadığını gösterir! İlk bakışta, bir balığın beyni bir insanınkinden oldukça farklı görünür (Şekil 9.2). Ancak onu kesip dikkatlice analiz edersek ne buluruz? Anatomistler, biyolojinin merkezinde bir ilke olarak evrimin kendini kanıtladığı on dokuzuncu yüzyılın sonunda tam da bu analizi yapmaya başladılar.

Ne yazık ki, evrimsel düşünce yirminci yüzyılın ikinci yarısına kadar “gelişmiş formlara doğru ilerleme” kavramıyla renklenecek ve evrimin en tepesinde insanın bulunduğu yükselen bir merdiven şeklinde tanımlanması alışılacalmış bir durum olacaktı. Darwin’i savunmak için entelektüel bir savaş veren akademisyen T.H. Huxley, beyin evrimini balıktan insana doğrusal olarak ilerleyen bir süreç olarak tanımlayan ilk kişi olabilir (Strie-

der 2005). Gerçekten de Viktorya dönemi İngiltere’indeki bilim insanları, Aristoteles’in eski *scala naturae* kavramını yeniden kullanmakta gecikmemişlerdir: elementler, kayalardan yüce olana doğru yükselen basamaklar hâlinde sıralanabilir.



Şekil 9.1 Yaşayan omurgalıların evrimsel ağacı. Memelilerin ve sauropsidlerin (sürünge­nler ve kuşlar) evrimsel yörüngelerinin 300 milyon yıl önce farklılaştığına dikkat ediniz.



Şekil 9.2 Balık ve insan beyni arasında önemli makroskopik farklılıklar vardır.

Her ne kadar bu görüş artık bilim insanları tarafından benimsenmese de evrimi “yönlendirilmiş ilerleme” açısından düşünmekten vazgeçmek zaman zaman zordur; bu da primatları ya da büyük maymunları değilse bile memelileri daha yüksek bir seviyeye, diğer herkesi ise daha aşağıya yerleştirir. Ancak omurgalıların evrimsel tarihini doğru bir şekilde anlamak, insan beyni hakkında düşünmek için kritik öneme sahiptir, özellikle de primat beyninin derinliklerinde bir “sürünge beyin” yattığına dair popüler görüş nedeniyle. Biyolog olmayan araştırmacılar ve akademisyenler (ve hâlâ birkaç sinirbilimci!) tarafından sürekli tekrarlanan bu düşünce, bariz bir şekilde hatalıdır ve omurgalılar arasındaki anatomi çalışmasının- karşılaştırmalı nöroanatomi- son on yıllarda bize öğrettiklerini ciddi şekilde çarpıtmaktadır.

TEMEL ŞAŞI

Omurgalıların evrimsel süreci yarım milyar yılı aşkın bir hikayedir. Tüm omurgalıların merkezi sinir sisteminin üç ana bileşeni vardır: arka beyin, orta beyin ve ön beyin. Arka beyin beyin sapının alt kısmını; orta beyin beyin sapının en üst kısmını; ön beyin ise talamus gibi subkortikal yapıları ve memelilerde korteksin tamamını içerdiğini hatırlayın. Beyinler, sınıflar arasında (memeliler, sürünge vb.) ve hatta bir sınıf içinde genel şekil bakımından önemli ölçüde farklılık gösterse de hepsi bu makroskopik yapıları içerir. Özetle, omurgalı beyinleri üç parçalı bir şaşıya sahiptir. Ancak göreceğimiz gibi, ortaklıklar bu kaba organizasyon düzeyinin çok ötesine uzanmaktadır (Şekil 9.3).

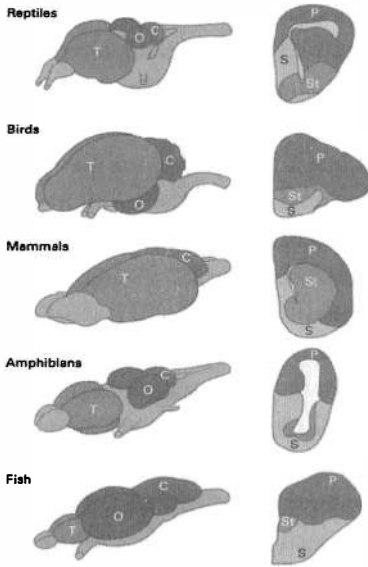
Memelilerde omurgalı ön beyin dorsalde korteksi ve ventralde subkorteksi içerir. Diğer omurgalılarda da ön beyin dorsal ve ventral kısımlara sahiptir, ancak yapısal olarak memelilerin-

kinden farklı oldukları için anatomistler bunlara dorsal kısım için “pallium” (Latince pelerin anlamına gelir) ve ventral kısım için “subpallium” derler (bu terimleri her okuduğunuzda kendinize hatırlatmak için Şekil 9.3’e geri dönün). Dolayısıyla, bu bölümde ön beyin hakkında konuşurken bu iki terimi kullanacağız. Memelilerde pallium, üç katmanlı temel bir organizasyona sahip hipokampustan, altı katmanlı izokortekse kadar tüm farklı korteks tiplerini içerir. Memeli olmayan hayvanlarda pallium katmanlı bir şekilde organize edilmemiştir, bunun yerine farklı özelliklere ve düzenlemelere sahip hücre kümelerine sahiptir.¹ Nöroanatomistler beyin gelişimini takip ederek palliumun tüm omurgalılarda ortak olan alt sektörlerini belirleyebilirler. Bunlar hayal gücünden yoksun bir şekilde “dorsal”, “ventral”, “medial” ve “lateral” olarak etiketlenir. Bu nedenle, örneğin bir sürüngen ve bir memelinin beyninin birbiriyle nasıl eşleştiğini anlamaya çalışırken, daha sonra tartışacağımız gibi, bu sektörleri takip etmek önemlidir.

Memeli subpalliumu, her ikisi de tüm omurgalılarda bulunan striatum ve amigdala kısımları da dâhil olmak üzere ön beyin tabanındaki hücre kütlelerinden oluşur. Ancak hipotalamus ve talamus da dâhil olmak üzere birkaç başka bölge de ortak olarak bulunur. Orta beyin çatısında, 3. Bölümde incelediğimiz optik tektumu (memelilerde superior colliculus olarak adlandırılır) buluruz.

Dolayısıyla, en azından üç seviyede mütakabiliyet görürüz: Ön beyin gibi geniş bölgelerin mütakabiliyeti, pallium ve subpallium gibi alt bölümlerin mütakabiliyeti ve amigdala gibi bölgelerin mütakabiliyeti. Bu tür karşılıkları bulmak evrimsel sinirbilimin temel hedeflerinden biridir. Buradaki zorluk, birbirinden oldukça farklı olabilen alt bölümler arasında eşleşmeler kurmaktır; bir köpeğin beyni, bir somon balığının beyninin bü-

yütülmüş bir versiyonu değildir. Hangi kriterlerin uygulanması gerektiği net olmadığı için sorun son derece karmaşıktır. Örneğin, bir memelinin amigdalası bir kuş ya da sürüngende sadece seçilmek için orada değildir. Peki, bir tane mi var? Eğer varsa, nasıl tanımlanmalıdır? Örneğin bir balıktaki amigdalayı ön beyindeki konumu, hücresel bileşimi, gen ifade biçimi, anatomik yolları ve işlevine göre mi tanımlamalıyız?



Şekil 9.3 Omurgalı beyinleri. Tüm omurgalı beyinleri, telensefalon (T), optik tektum (O) ve beyincik (C) dâhil olmak üzere ilgili sektörleri içerir. Memelilerde superior colliculus olarak adlandırılan optik tektum dışarıdan görünmez ve orta beyin üst kısmında, periaqueductal grinin (PAG) yanında yer alır (bkz. Şekil 5.1). Tüm beyinlerde en soldaki kısım koku alma lobudur. Sağda, beyindeki kesikler telensefalon seviyesinde gösterilmiştir ve tüm omurgalılarda bulunan pallium (P), subpallium (S) ve striatumu (St) ortaya çıkarmaktadır.

Ayrıca bu faktörler nasıl ağırlıklandırılmalıdır? Dahası, bu değişkenler durağan olmayıp, merkezi sinir sisteminin en erken aşamalarından yetişkin benzeri, tamamlanmış formuna kadar embriyolojik ve gelişimsel aşamalar boyunca değişmektedir. Şaşırtıcı olmayan bir şekilde, karşılaştırmalı nöroanatomi tartışmalı bir araştırma alanı olmaya devam etmektedir ve tartışmalar çok hararetlidir.

HİÇBİR SIÇAN HİÇBİR MAYMUNUN ATASI DEĞİLDİR

Şimdiye kadar bu konuda tek bir beyin fosili bile bulunamamıştır.² Fosilleşme kemik ve diş gibi sert vücut parçaları için mümkündür ve beyin kesinlikle bunlardan biri değildir. Kabaca jöle kıvamında olan beynin güvende tutulabilmesi için zırhlı bir kafatası içinde muhafaza edilmesi gerekir. Peki beyin fosillerinin yokluğunda, beyindeki değişiklikleri anlamak için evrimi nasıl kullanabiliriz? Genel olarak, stratejinin iki ana bileşeni vardır. İlk adım: Ortak bir evrimsel soyun torunları olan hayvanları seçmek. İnsan beyniyle ilgileniyorsanız, *yaşayan* maymunların ve kemirgenlerin beynini inceleyebilir veya zaman çizelgesini genişletip tüm tetrapodları (yani amfibiler, sürüngenler, kuşlar ve memeliler) ele alabilirsiniz. İkinci adım: Söz konusu *mevcut*, *yaşayan* hayvanların beyinlerinin *atasal* formlara yeterince benzer olduğunu varsayın, böylece atasal formlar hakkında bazı çıkarımlar yapılabilir.

İlk adımı atalım. Kapsamlı fosil kayıtları ve vücut parçalarının dikkatli bir şekilde incelenmesi, ana soyların evrimini anlamak için bir temel sağlar. Buna son yıllarda toplanan genetik bilgiler de eklendiğinde ortaya iyi bir tablo çıkmaktadır. Şimdi daha zor olan ikinci adıma geçelim. Burada, atasal grupları tem-

sil etmek üzere seçilen hayvanların gerçek atalar değil, torunlar olduğunu kabul etmeliyiz. Filogenetik karşılaştırmalar için uygundurlar çünkü *ilkel* olan, yani atasal formlardan nispeten değişmemiş olan birçok özelliğe sahiptirler. Bir grubun ilkel özelliği genellikle grubun yaşayan üyeleri karşılaştırılarak ve *hepsinde ortak* olan unsurlar aranarak *çıkarılabilir* (omurgalılarda dört ana uzantı veya uzuv gibi). Bununla birlikte, bir grup içindeki çeşitlilik ve uzmanlaşma derecesi arttıkça (balıklardaki yüzgeçler ve sürüngenlerdeki ön kollar gibi), daha fazla varyantın incelenmesine duyulan ihtiyaç da artar. Yaşayan hayvanlar söz konusu olduğunda, genellikle belirli bir tür ne kadar ilkel özelliklere sahipse, atasal forma benzeme olasılığının o kadar yüksek olduğu varsayımı yapılır. Sonuç olarak, ikinci adım her zaman, kabul edilmekle birlikte, önemli bir belirsizlik içerecektir. Önde gelen bir beyin evrimi araştırmacısının da belirttiği gibi, bu çalışma alanı belirsizlikten hoşlanmayanlar için değildir! Bununla birlikte, insan beyninin ve aslında tüm beyinlerin yapısını daha derinlemesine kavramak için evrimsel bir bakış açısı kesinlikle gereklidir.

Şimdiye kadar bu bölümün başlığı sizin için daha açık hâle gelmiş olmalı. Bir canlı türü olan fare, başka bir canlı türü olan insanın atası olamaz (ya da tam tersi). Aslında insanlar ve kemirgenler arasında 75 milyon yıl vardır. Yani, ortak ataları yaklaşık 75 milyon yıl önce ayrılmıştır; bu süre zarfında her iki soyun da beyinleri evrimleşmiştir.

Şekil 9.3'ü bir kez daha düşünün. Telensefalon tüm büyük omurgalı taksonomik gruplarda tanımlanmıştır. Buradan çıkan sonuç, bu beyin sektörünün yaklaşık 500 milyon yıl önce yürüyüşe çıkan tüm omurgalıların ortak atasında mevcut olduğudur. Bir anlamda bu devasa bir çıkarımsal adımdır. Peki neden yapıldı? Alternatif açıklamaları göz önünde bulundurarak bu soruyu ele alabiliriz. Bunlardan en önemlisi “yakınsak evrim” olarak adlan-

dırılan ve aynı çözüme (burada telensefalon oluşturma) ortak bir atadan miras *alınmadan* bağımsız olarak ulaşılan süreçtir. Mevcut durumda, belki de telensefalon büyük omurgalı gruplarının her biri için sıfırdan yaratılmıştır. Bu alternatif, mantıksal olarak mümkün olsa da ortak ataya dayalı olandan çok daha az mantıklıdır. Ama belki de olabilir, değil mi? Hayır, embriyoloji, genetik, hücre tipleri, anatomik bağlantı, işlev ve daha fazlası hakkında bildiklerimiz de dâhil olmak üzere telensefalon hakkındaki büyük miktarda veriyi göz önünde bulundurduğumuzda, ikinci çözüm saçma görünmeye başlar- böyle bir senaryonun gerçekleşme olasılığı yok denecek kadar azdır.

HAYVAN BİLİŞİNE İLİŞKİN DEĞİŞEN GÖRÜŞLER

Yirminci yüzyılın büyük bir bölümünde bilim insanları memeliler dışındaki omurgalılara pek itibar etmemişlerdir. Bunlar dar bir kalıplaşmış davranış stokuna sahip, büyük ölçüde uyaran odaklı (bir girdi verin ve az çok sabit bir eylem ortaya çıksın) ve şimdi ve burada ile sınırlı yaratıklardı.

Son yıllarda, etologların (doğal ortamlarda meydana gelen davranışları inceleyen) ve karşılaştırmalı psikologların (türler arasındaki davranışları inceleyen) çarpıcı keşifleri sayesinde hayvanların davranışsal yeteneklerine bakışımız büyük bir değişime tanık oldu. Saha çalışmaları, omurgalılarda (ve hatta omurgasızlarda) filogenetik olarak uzak taksonomik gruplar arasında karmaşık davranışları ortaya çıkarmıştır. Farklı türlerdeki davranışların altında yatan mekanizmaları aydınlatmak için laboratuvarlarda yeni yaklaşımlar ve teknikler kullanılmıştır. Ortaya çıkan tablo, davranışsal plastisitenin (ne ölçüde değiştirilebildikleri) ve esnekliğin hayvanlar aleminde yaygın olduğu yönündedir.

Örneğin, uzamsal bilişi ele alalım: hayvanların dünyada nasıl gezindikleri ve konumsal bilgileri nasıl işledikleri. Tüm omurgalılar çevrelerinde verimli bir şekilde hareket etmek zorundadır ve bu nedenle farklı kaynakların veya tehditlerin yerini öğrenmeleri ve geri getirmeleri gerekir. Memeliler, kuşlar, sürüngenler, amfibiler ve balıkların farklı türleri, ev arama davranışı, uzamsal navigasyon ve uzamsal öğrenmeyle ilgili olanlar gibi paralel uzamsal yetenekler sergiler. İlgi çeken bir diğer araştırma alanı da sosyal davranışlardır. Diğerlerinden öğrenme, bireyler arasında ayırma yapma ve onları yavru, eş, rakip, müttefik veya komşu olarak kategorize etme yeteneği çoğu omurgalı sınıfında ortaktır.

Belki de hiçbir yerde sofistike davranışlar bazı kuşlarda olduğu kadar dikkat çekici değildir (Emery ve Clayton 2004). Geçmişte bir kargaya haksızlık eden bir kişi hemen fark edilir, azarlanır ve üzerine çullanılırdı. Dikkatli laboratuvar çalışmaları, kargaların ve papağanların problem çözdüğünü ve karmaşık epizodik hafıza yeteneklerine sahip olduğunu göstermektedir. Bunlardan ilki hem alet kullanımını hem de üretimini içerirken, ikincisi deneyimlerin “ne, nerede ve ne zaman” olduğu hakkında bilgi almak gibi zaman ve mekanda “zihinsel seyahati” içerir. Gerçekten de bazı kuşların zekâsı, büyük maymunların ve yunuslarınkine rakiptir, hatta onları geçmektedir.

Amfibiler ve sürüngenler, kuşlarda ve memelilerde bulunanlarla ortak birçok özellik gösterir; bunlar arasında ayrıntılı iletişim biçimleri, problem çözme, ebeveyn bakımı, oyun ve karmaşık sosyallik yer alır.³ Balıklar uzamsal görevleri öğrenir ve aynı “müşteri”lerle (yani temizleyip hizmet ettikleri diğer balık türleri gibi) tekrarlanan etkileşimlerden kaynaklanan sosyal etkileşimlerde bulunur. Ortaya çıkan kanıtlar, balıkların problem çözme ve alet icat etme gibi faaliyetlerde bulunduklarını bile

göstermektedir; örneğin lapinagiller üyesi olan wrasses balıkları midye kabuklarını kırmak için kayaları örs olarak kullanmaktadır. Düşünsenize, kısa bir süre öncesine kadar alet kullanımının yalnızca insanlara özgü bir yetenek olduğuna inanılıyordu!

“Gelişmiş” memeliler dışındaki omurgalıların ilkel otomatlar olmaktan çok uzak oldukları artık çok açık. Bu davranışsal yeteneklerin beyin tarafından nasıl mümkün kılındığını çözmek şu an için zorlu bir görev.

BEYNİN EVRİMİ ÜZERİNE GÖRÜŞLERİMİZİ GELİŞTİRMEK

1896 yılında Alman anatomist Ludwig Edinger, *İnsan ve Diğer Omurgalıların Merkezi Sinir Sisteminin Anatomisi*'ni yayınladı. Edinger'in karşılaştırmalı nöroanatominin kurucusu olarak ün kazanmasını sağlayan kitap, ön beynin evrimini, her biri yeni işlevler getiren yeni beyin parçaları oluşturan bir *dizi ekleme* olarak tanımlıyordu. Edinger, ön beynin tüm omurgalılarda bulunan bir “eski ensefalonu” içerdiğini düşünüyordu. Eski ensefalonun üzerinde, sadece memelilerde daha belirgin olan “yeni ensefalon” vardı. Edinger, tezinin en unutulmaz pasajlarından birinde, okuyucudan bir keseli hayvanın (“basit” bir memeli) beynine tam olarak bir sürünge beyini yerleştirdiğini hayal etmesini isteyerek kavramını açıklamaktadır. İkisini üst üste koyduğunda, ikisi arasındaki fark yeni ensefalonu olacaktır. Daha sonra, kedinin beyninde, eski ensefalonun “çok önemli” yeni ensefalonun altında değişmeden kaldığını keşfetmiştir (Edinger 1908, 446). Başka bir deyişle, daha önce mevcut olan kısım değiştirilmeden bırakılmıştır. Edinger'in önerisi, morfolojik özelliklerin kaba analizine dayanarak makuldür. Ancak fikirleri önemli ölçüde, insan beynine

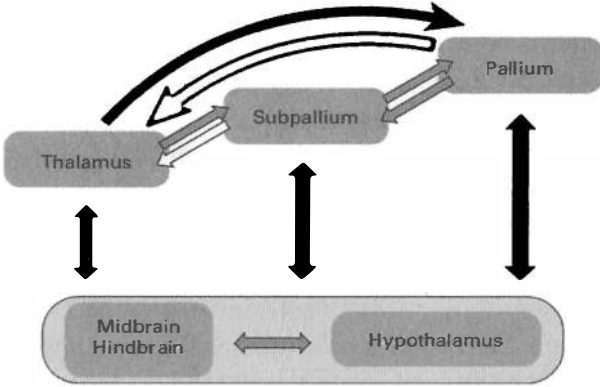
doğru bir ilerleme olarak beyin evrimi kavramıyla, yani eski Aristoteles ve *scala naturae* ile uyumluydu. Edinger'in omurgalılar üzerindeki analizinin kapsamı göz önüne alındığında, görüşleri kalıcı bir etki yarattı ve sonraki on yıllar boyunca araştırmaların gidişatını şekillendirdi.

Bir asırdan fazla bir süre sonra, omurgalıların beyinleri hakkındaki bilgiler sıçramalar ve sınırlarla genişledi. Yine de eski görüşlerin ölümü zor oluyor. Beyin evrimine ilişkin eski görüşler, dolaylı da olsa sinirbilimi etkilemeye devam ediyor. Bir örnek olarak, beyin organizasyonu çerçevelerinin çoğunun büyük ölçüde kortekse odaklandığını unutmayın. Bu açıklamalar, "yeni" korteksi, evrim çağları boyunca (nispeten) değişmediği varsayılan kortikal olmayan bölgeleri kontrol ediyor olarak görmektedir. Karşılaştırmalı bir bakış açısıyla beyin anatomisi üzerine yapılan modern araştırmalar, bunun aksine, beyin evriminin *büyük ölçekli bağlantı sistemlerinin yeniden düzenlenmesi* açısından daha iyi anlaşıldığını göstermektedir. Bu fikri bölümün geri kalanında beynin belirli kısımlarını göz önünde bulundurarak geliştireceğiz. Sahneyi hazırlamak için Şekil 9.4 omurgalılarda bağlantının genel organizasyonunu göstermektedir.

DUYUSAL SİNYALLERİN MOTOR YANITLARDAN AYRIŞTIRILMASI

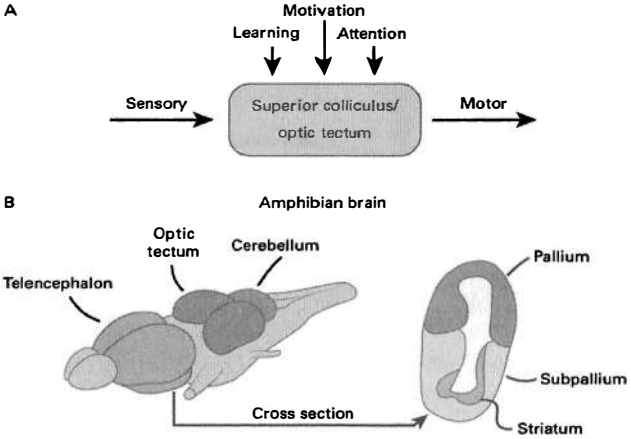
3. Bölümde, orta beyindeki optik tektum/superior colliculus merkezli hem savunmacı hem de iştahlı davranışlarda yer alan bir devreyi tartıştık. Bu sistem omurgalılar arasında son derece önemlidir. Kemirgenlerde, hayvanın tepesinde bir hareket algılandığında kaçıp kaçmayacağına ya da hareket alt görme alanındaysa muhtemelen yaklaşıp daha fazla araştırıp araştırmayaca-

ğına karar vermesine yardımcı olur. Ancak hayvanın davranışı esnektir ve girdiye göre sabitlenmez; yani hem dış hem de iç dünyaları kapsayan, içinde gerçekleştiği bağlam kritiktir.



Şekil 9.4 Omurgalı beyninin genel anatomik bağlantı planı. Beyaz oklarla gösterilen yollar balıklarda veya amfibilerde mevcut değildir. Talamustan palliuma giden siyah yol balıklarda çok zayıftır, amfibilerde daha belirgindir ve sürüngenler, kuşlar ve memelilerde çok daha önemlidir.

Peki ya davranış repertuarları daha sınırlı olan kurbağa ve amfibiler (Anuran familyası)?⁴ Optik tektum, Anuranların, tepelerinde uçan bir böcek gibi uyaranlar görsel alanlarının belirli kısımlarında olduğunda dillerini şapırdatmalarına olanak tanır; bu tepkinin otomatik olduğu düşünülmektedir. Bu hayvanlarda optik tektum bir sensorimotor arayüz olarak tanımlanır çünkü görsel sinyalleri taşıyan retinal projeksiyonları alır ve beyin sapı ve medüller motor devrelerine yansıtır (bkz. 3. Bölüm), böylece avı yakalamaya çalışırken dili fırlatmak için iyi bir konuma sahip olur.



Şekil 9.5 Girdilerin çıktılarından ayrıştırılması. (A) Girdi uyarıcıları, üst kolikulus/optik tektum aracılığıyla eylemleri doğrudan tetikleyebilir. Bununla birlikte, hayvanın motivasyon ve dikkat durumunun yanı sıra geçmiş öğrenmeler de tepkileri bağlamsallaştırarak davranışlara görece esneklik kazandırır. (B) Amfibi beyni, metinde tartışılan bazı kısımları vurgulamaktadır.

Hem motivasyonel hem de dikkatle ilgili faktörler bu davranışları şekillendirir (Şekil 9.5). Çiftleşme mevsimi boyunca, av yakalama asgari düzeydedir ve diğer davranışlar tercih edilir (şaşırtıcı olmayan bir şekilde, erkekler dişilere yaklaşır). Dikkatle ilgili olarak, bir hayvan saldırıya hazırlandığında, avın varlığı hayvanların kendilerini saldırıyı destekleyecek şekilde yeniden yönlendirmelerine neden olur; fizyolojik olarak, ilgili duyuşal ipuçları optik tektumda önemli ölçüde daha güçlü hücre ateşlemesi uyandırır. Av yakalama da öğrenme ile ayarlanır. Bir çalışma, elle un kurdu ile beslenen kurbağaların daha sonra yalnızca ele tepki vererek, yiyecek ile başlangıçta anlamsız olan uyarıcı (el)

arasında bir ilişki olduğunu göstermiştir. Bu örnekler birlikte, bir hayvanın muhtemelen aynı girdiye verdiği tepkilerin çeşitli değişkenler tarafından nasıl şekillendirildiğini göstermektedir.

3. Bölümde, optik tektumun çoklu devrelere katılımının bağlama bağlı eylemler üretmesine nasıl olanak sağladığını görmüştük. Birincisi, hipotalamustaki sinyaller, mevsimsel olarak dalgalanan, cinsiyetle ilgili olanlar da dâhil olmak üzere çeşitli motivasyonel değişkenleri yansıtır. Hipotalamik çıktılar, motor alanlarla doğrudan bağlantıları olan derin katmanlarına projeksiyonlar yoluyla optik tektumu etkileyebilir.⁵ Diğer uzun menzilli devreler öğrenme sürecinde rol oynar. Medial palliumu içeren devre hem çağrışımların öğrenilmesi hem de edinilen bilgilerin daha sonra kullanılması için gereklidir.

İlginç bir şekilde, memelilerde medial pallium, sadece üç gevşek organize hücre katmanına sahip basit bir korteks türü olan hipokampusu dönüşen ön beyin bölümüdür. 11. Bölümde, hafıza ve mekânsal navigasyondaki rolleri de dâhil olmak üzere hipokampusu daha ayrıntılı olarak tartışacağız.

Kuşkusuz, amfibilerde bağlam duyarlılığı ve davranış esnekliği, daha geniş bir yelpazede davranışlar üreten sürünge- nler, kuşlar ve memelilere kıyasla daha sınırlıdır. Öyleyse, farklı beyin bölümlerini birbirine bağlayan anatomik bağlantı sistemleriyle birlikte diğer omurgalılarda optik tektumun mimarisini ele alalım.⁶ Sürünge- nlerde temel bağlantı mimarisi gözle görülür şekilde genişlemiştir. Talamus, ön beyin diğer kısımlarıyla daha zengin bir şekilde bağlantılıdır ve palliumun ek sektörlerine bağlanı- r. Kuşlarda ve memelilerde, optik tektumun talamus ve pallium ile olan bağlantıları, sürünge- nlerdekilere kıyasla kapsamlı bir şekilde gelişmiştir. Genel olarak, potansiyel uzun menzilli devrelerin sayısı oldukça fazladır. Özellikle memelilerde, superior colliculusun genel bağlantısı muazzamdır.

“Basit” hayvanlarda bile (eğer bu etiket küçük memeliler dâhil çoğu omurgalı için kullanılıyorsa) orta beyin, talamus ve pallium/korteksi (bkz. Şekil 9.4) kapsayan uzun menzilli devreleri içeren bu derece karmaşıklık neden? Bunun, hayvanların avcılar, avlar, potansiyel eşler ve benzerlerini içeren çok yönlü etkileşimlerle başa çıkmalarına olanak tanıyan yüksek derecede davranışsal esneklik sağladığını öne sürüyorum. Daha şekillendirilebilir davranışlara sahip türlerde, hayvanın iç ve dış dünyasıyla ilgili koşulların sayısı son derece yüksek olduğundan, *kombinatoryal* olarak (A bölgesinden B bölgesine birden fazla yolla) oluşabilen devreler hayatta kalmaya fayda sağlar. Bu fikre 10. Bölümde tekrar döneceğiz.

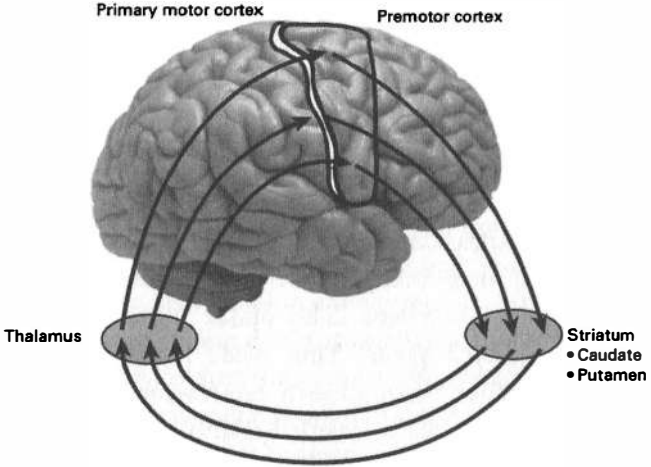
3. Bölümde özetlenen bir ilkeye dönecek olursak, bu tür bir organizasyon hakkında düşünmenin bir başka yolu da duyuşsal ve motor unsurları birbirinden *ayırmasıdır*: Duyusal sinyaller motor eylemleri tetiklemek zorunda değildir; bir eylem ortaya çıktığında, sensorimotor dönüşüm bir dizi etkiyi hesaba katar ve duyum ve eylem kendini esnek bir şekilde güncelleyebilen sürekli bir döngünün parçasıdır (yani, dünya üzerinde hareket etmek algılanan bilgiyi değiştirir ve revize edilmiş eylemlere yol açar). Gerçekleştirilen eylem türlerini iptal eden, geliştiren ya da başka bir şekilde iyileştiren çoklu değişkenler söz konusudur. Aşağıda göreceğimiz gibi, bu ayrıştırma özelliği optik tektuma özgü olmayıp, “basit” hayvanlardan “sofistike” hayvanlara kadar omurgalı beyninin temel bir unsurudur.

BAZAL GANGLİONLARIN BÜYÜK DÖNGÜLER

Beynin tabanındaki striatum ve bitişik bölgeler topluca bazal ganglionlar olarak adlandırılır (2. Bölüm). Bu sistemi etkileyen nörodejeneratif hastalıklar arasında Parkinson hastalığı ve Hun-

tington koresi bulunur. Parkinson hastalığı, striatuma projeksiyon yapan orta beyindeki dopaminerjik bölgelerdeki hücre kaybı ile ilişkilidir ve istemli hareketleri başlatma yeteneğini zedeler. Huntington hastalığı ise bazal ganglionların ana çıkış projeksiyon nöronlarını etkiler ve kontrolsüz hareketlerle karakterizedir. 1970 ve 1980'lerde önemli bir keşif, memelilerde bazal ganglionların korteks ile döngü benzeri bir devre aracılığıyla yakın koordinasyon içinde çalıştığını gösterdi. Örneğin, motor ve somatosensoryal korteks striatuma projeksiyon yapar, bu da talamus aracılığıyla kortekse geri bağlanır (Şekil 9.6). Dikkat çekici bir şekilde, bazal ganglionlar sadece bu hareketle ilgili devrede yer almakla kalmaz, aynı zamanda birden fazla döngünün parçasıdır. Sensorimotor kortikal alanlar striatumun dorsal bölgelerini hedeflerken, korteksin diğer bölümleri nükleus accumbens dâhil olmak üzere daha ventral bölgelere projeksiyon yapar⁷. Yine, devre talamus aracılığıyla kortekse geri döner. Accumbensin motivasyonel süreçlerdeki katılımı ve amigdala gibi bölgelerle bağlantıları göz önüne alındığında, bu devre sıklıkla "limbik" olarak adlandırılır, ancak 6. Bölümde gördüğümüz gibi, bu terim neredeyse anlamsızdır. Korteks ile bazal ganglionları birbirine bağlayan yollar, ikisinin koordineli bir şekilde çalıştığını ortaya koyar. Bu düzenlemenin memelilerdeki önemi göz önüne alındığında, diğer omurgalılarda da benzer özellikler var mı sorusu akla gelir. Bazal ganglionları oluşturan alt bölgeler sadece omurgalılar arasında mevcut olmakla kalmaz, aynı zamanda döngü benzeri devreler tetrapodlarda (amfibiler, sürüngenler, kuşlar ve memeliler) bulunur. Bu dikkat çekicidir çünkü karmaşık bir devrenin tüm tetrapodların ortak bir atasının muhtemel bir özelliği olduğunu gösterir. Ancak, dikkate değer farklılıklar da vardır. Amfibiler ve sürüngenler sadece striatumun ventral bölgelerini içeren döngülere sahiptir.

Kuşlar, memelilerde olduğu gibi hem ventral hem de dorsal striatal bölgelerden geçen devrelere sahiptir. Önemli olan hem kuşlar hem de memelilerdeki bağlantısallığın önemli ölçüde daha gelişmiş olması, bir yandan daha geniş kapsamlı ve daha güçlü yollarla olmasıdır.



Şekil 9.6 Kortikal-subkortikal döngüler. Korteks ve subkorteks, döngüler oluşturan yol sistemleri aracılığıyla yakın koordinasyon içinde çalışır. Primer motor korteks kalın beyaz şeritle gösterilmiştir.

Bazal gangliyon şablonunun tetrapodlar arasındaki bazı etkileri nelerdir? Bu soruyu cevaplamak için, omurgalılarda palliumun organizasyonunu ve hangi sektörlerinin ventral striatuma yansıdığını göz önünde bulundurmamız gerekir. Ventral striatum devreleri, bir hayvan tarafından sarf edilen çaba miktarı, yani davranışsal tepkilerin enerjisi ve canlılığı üzerinde büyük bir etkiye sahiptir. Ventral striatumu tehlikeye atan lezyonlar, ödüllendirici ve cezalandırıcı uyaranların peşinde koşarken ve bu uya-

ranlardan kaçınırken sarf edilen çaba miktarını bozar. Özellikle ventral striatum, hayvanın *güçlendirici* bir uyarıcıya, yani ödüle götürme potansiyeli olan bir uyarıcıya yaklaşmasına yardımcı olur.⁸ Doğada av, eşler ve benzerleri hiçbir zaman kol mesafesinde değildir. Olumlu sonuçlara ulaşmak için iş yapmanın ve beklemeye tahammül etmenin gerekli olduğu hayatın temel bir gerçeğidir.

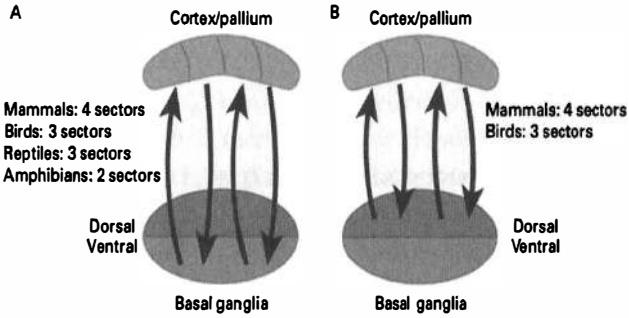
Motivasyonla ilgili öğeleri elde etmek, ancak onları yakınlaştıran veya ortaya çıkma olasılığını artıran davranışlarda bulunmakla mümkündür. Aslında, hayvanlar genellikle takviye edici öğelerden uzun bir mesafe veya çeşitli engellerle ayrıldıkları için, etkili davranışlar, yiyecek aramak gibi çalışma gerektirir. Hayvanlar bu nedenle hız, süreklilik ve genel “çıktı” düzeyi açısından farklılık gösteren “arama davranışlarına” önemli miktarda kaynak ayırmak zorundadır. Çaba sarf etmek zaman zaman nispeten kısa süreli olsa da (örneğin bir avcının avına saldırması), birçok durumda uzun süreler boyunca devam ettirilmesi gerekir. Bu nedenle, eforla ilgili yetenekler son derece uyarlanabilir, çünkü bu yetenekler hayatta kalmak için avantajlıdır. Zira, doğada hayatta kalmak hayvanların iş ve zamanla ilgili tepki maliyetlerini ne kadar iyi hâlettiklerine bağlıdır.

Bazal gangliyon döngülerine geri dönelim. Ventral bazal gangliyon döngüleri palliumu ventral striatuma bağlar ve bu da daha önce tartışıldığı gibi, harcanan canlılık ve enerji miktarını düzenlemeye yardımcı olan önemli bir *motivasyon merkezi* görevi görür. Tetrapodlar arasında ilginç bir özellik bulunur. Amfibilerde palliumun iki ana sektörü ventral bazal ganglionlara ve ilmeklere sahiptir. Sürüngenlerde ve kuşlarda bu ilmek sayısı üçe, memelilerde ise dörde çıkar. Bazal gangliyonlarla ilmek oluşturan pallium sektörlerinin sayısının -iki kadar az ve dört kadar çok olabilir- palliumdan gelen ve eylemler üzerinde daha doğrudan

etkisi olan sinyal türlerini belirlemesi mantıklıdır. Sektör sayısı arttıkça palliumdan gelen ve striatuma etki eden sinyaller de çeşitlenir ve böylece daha geniş bir değişken yelpazesi ve bunların kombinasyonları davranışları etkileyebilir.

Ancak kuşlar ve memelilerdeki olasılıklar daha da genişlemiştir (Şekil 9.7). Ventral striatuma ek olarak dorsal striatum boyunca ilerleyen genişletilmiş bir dizi bazal ganglia döngüsüne sahiptirler. Ayrıca bu döngüler palliumun çok çeşitli kısımlarını içerir. Hem kuşlarda hem de memelilerde, dört pallial sektörün tümü dorsal striatuma projekte olur. Bazal gangliyonların dorsal kısımları, olgun bir meyveyi kavramak için uzanmak gibi daha ince hareketlerin kontrolünde belirgin şekilde önemli olan duyu-sal ve motor sinyalleri işler. Dahası, davranışlar zamansal olarak geliştikçe, bir eylem diğeriyle birleştikçe, bazal ganglia döngüleri hareket parametrelerinin ve hedeflerinin sürekli olarak ayarlanmasına izin verir (“buraya hareket et; şimdi biraz sola dön” gibi). Diğer bir deyişle, bazal gangliyonlar eylemlerin dinamik bir şekilde üretilmesini destekler.⁹ Motor davranışlar ortaya çıktıkça, kortikal-bazal gangliyon döngüleri en son verileri yansıtacak şekilde motor programları sürekli olarak günceller.

Diğer omurgalılara kıyasla, kuşlarda ve memelilerde, palliumdaki işlemler geniş bir soyutluk yelpazesini kapsar ve birçok durumda duyu-sal ve motor değişkenlere yakından bağlı değildir. Bu nedenle, palliumun “soyut” özelliklere sahip daha fazla bölgesini içeren döngüler, mevcut nimetlerden yararlanma, çevreyi keşfetme ve tehditlerden kaçınma gibi karmaşık uzaysal-zamansal davranışları destekler. Palliumu eylemlere taşıyarak, daha esnek ve sofistike davranışlar için bir temel sağlarlar. Gerçek anlamda, palliumun tüm ana sektörlerinden kuşlarda ve memelilerde striatuma yapılan kapsamlı projeksiyonlar, pallium/korteksin çok sayıdaki işlevini striatum devrelerine taşır.¹⁰



Şekil 9.7 Omurgalılarda bazal gangliyonlar aracılığıyla korteks-subkorteks döngüleri. (A) Ventral döngüler balıklar hariç tüm omurgalılarda mevcuttur, ancak içerdikleri korteks/ pallium sektörlerinin sayısı türe göre değişir. (B) Dorsal döngüler sadece memelilerde ve kuşlarda görülür.

Şimdiye kadar, gezegendeki en çok sayıda ve çeşitlilikteki omurgalıları tartışmadık. Balıklarda bazal gangliyonlar nasıl organize olur? Diğer omurgalılarda olduğu gibi, balıklarda da pallium striatuma uzantılar gönderir. Ancak balıklarda oldukça farklı bir düzenleme türü bulunur: Striatum doğrudan palliuma projekte olur; bu durum, devrenin her zaman dolaylı olduğu ve talamus yoluyla palliuma geri döndüğü diğer omurgalılarda görülmeyen bir özelliktir. Özellikle ilginç olan, balıkların striatumunun talamus ve palliuma ek olarak hipotalamus, orta beyin ve arka beyin de dâhil olmak üzere beynin birçok bölümünden gelen yolların birleştiği bir yakınsama alanı olmasıdır. Büyük olasılıkla, pallium-striatum devreleri iletişim kurar ve geniş bir sinyal yelpazesi alışverişinde bulunur. Balıklar çok uygun birer laboratuvar hayvanı olmadığından, nörofizyolojileri hakkında çok az şey bilinmektedir. Ancak balıkların telensefalonları oldukça değişken olduğu için, çeşitli türleri araştırmak açıklayıcı

olacaktır. Bazı balıklarda bu durum oldukça belirgindir ve daha önce belirtildiği gibi, bazı balıklar basit aletler yaparken sofistike davranışlar sergiler.

AMİGDALANIN BÜYÜK ÖLÇEKLİ DEVRELERİ

Sinirbilimcilerin amigdalayı anlık, zorunlu duygusal tepkileri tetikleyen bir organ olarak düşünmeleri yaygındır. 5. Bölümde iki ana amigdala sektöründen bahsetmiştik: bazolateral ve merkezi sektör. Memelilerde pallium tüm korteks biçimlerini içerir. Bu nedenle, bazolateral amigdalanın palliumun bir parçası olduğunu öğrenmek şaşırtıcı olacaktır: Embriyolojik olarak, sonunda palliumu oluşturan doku bazolateral sektörü de üretir. Buna karşılık, merkezi amigdala subpalliumun bir parçasıdır. Dolayısıyla, amigdalanın bu kadar güçlü etkileşim içinde olan bu iki bölümü aslında yapısal olarak oldukça farklı yapılardır, dolayısıyla bu iki parça kardeşten çok uzak kuzenlere benzerler. İki amigdala bileşeninin farklı kökenlere sahip olması, aşağıda daha ayrıntılı olarak tartışıldığı gibi, farklı bağlantı profillerini açıklamaya da yardımcı olur.

Amigdalanın “ilkel” bir yapı olarak ünü göz önüne alındığında, omurgalılar arasında tanımlanmasının kolay olacağı düşünülebilir.” Bu düşünce, doğru olmaktan uzaktır. Çünkü amigdala pallium ve subpallium arasında yer alır ve bunların sınırlarını güvenle takip etmek çok zordur. Buna ek olarak, memeliler ve sauropsidler (sürüngeçenler ve kuşlar alemi) arasındaki yaklaşık 300 milyon yıllık derin evrimsel ayrılık, şimdiye kadar karşılaştırmalı nöroanatomistlerin bazı bölgeler ile beyinlerinin daha büyük kısımları arasındaki uyumu kesin olarak belirlemelelerini engellemektedir. Örneğin sauropsidlerde, ön beyin oldukça

belirgin bir kısmı (“dorsal ventriküler sırt” gibi faydasız bir isimle bilinir) memeli özellikleriyle kolayca eşleştirilemez. Anlaşıldığı üzere, bazolateral amigdala, memelilerin ve sauropsidlerin beyinin nasıl anlaşılacağı konusundaki güncel bilimsel tartışmaların (ve münakaşaların!) merkezinde yer almaktadır.

5. Bölümde, memelilerde bazolateral ve merkezi amigdalanın anatomik yollarının nasıl çarpıcı biçimde farklı olduğunu ele aldık. Bazolateral amigdala, oksipitalden frontale kadar korteksin birçok yeriyle çift yönlü olarak bağlantı kurar. Özellikle, bazolateral amigdala her türlü duysal bilgi için bir yakınsama bölgesidir, bu nedenle çevreyi ve bedeni aynı anda hesaba katmak için ayrıcalıklı bir konumdadır ve hayvanın önemli olanı sıradan olandan ayırmasına yardımcı olur. Bunun yerine merkezi amigdala, davranışsal, otonomik ve nöroendokrin tepkilerle ilgili olan hipotalamus ve beyin sapı çekirdekleriyle (orta beyin, pons ve medulladaki bölgeler dâhil) kapsamlı bağlantılara sahiptir (merkezi amigdala ile korteks arasında da bazı yollar vardır). Bazolateral amigdalanın pallial, ancak merkezi amigdalanın subpalliumdan kökenli olduğunu düşündüğümüzde, beynin bu iki bölgesinin, aynı şemsiye altında “amigdala” olarak birleşecek kadar yakınlaşması, anatomik olarak bu kadar farklı ortaklarla nasıl ilişkilendiğini belki biraz daha az gizemli hâle getirir.

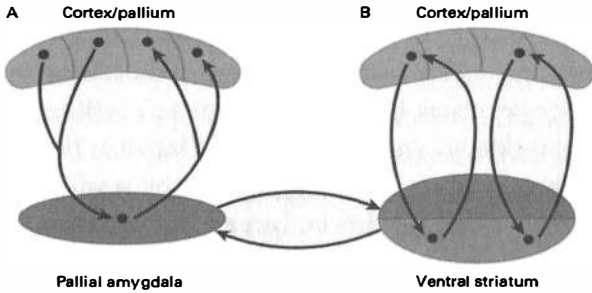
Kuşlarda da pallial amigdala benzeri bir bölge tanımlanmıştır ve memelilerdeki muadiline çok benzeyen bir şekilde telensefalonun diğer bölgeleriyle kapsamlı bir bağlantı sergilemektedir. Örneğin, diğer pallial bölgelerden çoklu duysal girdilerin yanı sıra palliumdaki duysal işlemle doğrudan bağlantılı olmayan “ilişkilendirme” (assosiasyon) alanlarından da girdiler alır. Sinirbilimciler pallium/korteks bölgelerini “ilişkilendirme” olarak adlandırır çünkü bu bölgeler birden fazla algısal özelliği karıştırır ve birleştirir. Bu bağlantılar çift yönlü olduğu için, pal-

lial amigdala bu bölgeleri de etkileyebilir. Kuşlarda olduğu gibi sürünge­nlerde de pallial amigdala benzeri bir bölge vardır. Bu bölge, aynı şekilde, onu palliumun duyu­sal ve çağrışım alanla­rıyla birbirine bağlayan geniş bir telensefalik yol yelpazesine sa­hiptir. Pallial amigdala aslında sürünge­n beyninin çok belirgin bir birleşme merkezidir; bu merkez palliumun birçok bölgesini etkileyen ve bu bölgelerden etkilenen bir bölgedir.

Genel olarak, amniyotlarda (memeliler, kuşlar ve sürün­genler alemi), pallial amigdala telensefalonun önemli bir merkez bölgesidir. Ancak bağlantılar burada bitmez, bu bölge aynı za­manda merkezî amigdala ve hipotalamus da dâhil olmak üzere subpalliuma da projeksiyon yapar. Burada özellikle ilgi çekici olan, pallial amigdalanın hem dorsal hem de ventral bazal gangli­onlarla olan bağlantılarıdır. Bir önceki bölümde, dorsal ve ventral bazal gangliyon döngülerinin düzenini ve bu döngülerin omur­galı davranışlarını şekillendirmedeki rollerini tartıştık. Pallial amigdaladan striatuma giden yollar, ilkinin (dorsal bazal gangliyon) bağlantılarını ikincisinin (ventral bazal gangliyon) dön­güleriyle iç içe geçirerek devasa bir bağlantı ağı oluşturur (Şekil 9.8).¹² Birlikte ele alındığında, özellikle kuşların ve memelilerin pallial amigdalası, farklı bilgileri entegre etmek ve bilişsel işlevle­re ek olarak hem duygusal hem de güdülenmiş davranışları etki­lemek için bir odak konumundadır. Sürünge­nlerde bağlantının daha kısıtlı (hem daha zayıf hem de daha az yere bağlı) olduğu göz önünde bulundurulduğunda, pallial amigdala muhtemelen bu hayvanlarda da benzer bir rol oynamaktadır.

Peki ya balıklar ve amfibilerin durumu? Amfibilerde de pallial amigdala benzeri bir alan tespit edilmiştir. Balıklarda, teleost balıklar için ilgili bir alana dair daha güçlü kanıtlar elde edilmiştir. (Teleost balıklar mevcut balık türlerinin yüzde 96'sını oluşturur ve çeneyi ağızdan dışarı doğru çıkarmalarını sağlayan

kas sistemi deęişikliklerine sahiptir; bu davranışsal olarak avantajlıdır çünkü avlarını yakalamalarını ve ağız içine çekmelerini sağlar). Teleost balıklarda ve amfibilerde, pallial amigdalanın yolları, dięer pallial bölgelerle bağlantı da dâhil olmak üzere amniyot organizasyonunu andırır, ancak bu bağlantılar daha azdır.



Şekil 9.8 Devrelerin birbirine bağlanması. Pallial amigdalanın kortikal-subkortikal devreleri ventralbazal gangliyon döngüleri ile birbirine bağlıdır.

Bu bölüme sinirbilimcilerin amigdalayı, bir avcı bir av tarafından fark edildiğinde alarm çağrısı yapmak gibi temel, zorunlu duygusal tepkiler üretmek olarak tanımlamaktan hoşlandıklarını söyleyerek başladık. Doğru, bu amigdalanın önemli bir işlevidir; ya da daha doğrusu, iki amigdaladan birinin, yani subpalliumun bir parçası olan merkezi amigdalanın, önemli bir işlevidir. Ancak bu, tüm omurgalıların pallial amigdalasının dâhil olduğu etkileşimlerin karmaşıklığını ve kapsamını büyük ölçüde basitleştirir, daha doğrusu yanlış karakterize eder. Sonuçta, amigdalanın katkıları duyusal, motor, duygusal, motivasyonel ve bilişsel olmak üzere tüm ana boyutları içerir.

YAPI VE İŞLEVİN KORUNMASI

Primatların amigdalası diğer memelilerde de tanımlanabilir, bu kadar basit. Bu nedenle araştırmacılar, amigdalanın on milyonlarca yıllık evrimsel çizgiler arasında mevcut olduğunu vurgulamak için evrimsel *koruma* fikrine başvurmuştur. Örneğin, primatlar ve kemirgenler 75 milyon yıldan daha uzun bir süre önce (kuş olmayan dinozorların yok olmasından önce) birbirinden ayrılmıştır, bu hayvanların ortak ataları o dönemde gezegende dolaşmıştır.

Yüzeysel olarak bakıldığında, “koruma” basit bir kavram gibi görünmektedir: Bir hayvan soyunda bulunan bir özelliğin (korteks, bölge ya da molekül), uzak akraba bir soyda da mevcut olduğu tespit edildiğinde işte bu koruma kavramı tespit edilmiş olur. Ancak durum basit olmaktan çok uzaktır. Önceki bölümden de anlaşılabileceği gibi, bir beyin bölgesi, örneğin bir amfibide ve bir memelide bulunacak şekilde birebir kopyalar hâlinde görülmez. Bir amfibideki amigdala, bir memelideki gibi bazolateral bir kısma değil de sadece merkezi bir kısma sahipse korunmuş mudur? Peki ya her iki sektör de bulunuyorsa ama anatomik bağlantıları önemli ölçüde farklıysa? Ya da önemli ölçüde farklı hücre tiplerine sahiplerse? Başka bir deyişle, korunumu belirlemek için ne dikkate alınmalıdır?

Burada *homoloji* kavramına ihtiyacımız var. Evrimsel biyolojide, iki yapı ortak bir atada mevcutsa homologdur. Dolayısıyla, korteksin memeliler arasında homolog olduğu düşünülür çünkü tüm memelilerin atasında mevcuttur. Ancak homoloji hiçbir şekilde *işleve* bağlı değildir; önemli olan ortak köktür. Örneğin, yüzgeçler ve eller tamamen farklı amaçlara hizmet etseler bile homologdurlar. Yine de kesin genetik kanıtlar bunların omurgalıların ortak atasında bulunan genetik-düzenleyici sistemlerden türediğini göstermektedir.

Ancak homoloji işlevden bağımsızsa, tam olarak korunan nedir? Sadece genetik programlar mı? Aslında bu soru, evrimsel biyologların uzun süredir üzerinde kafa yormasına neden olacak kadar şaşırtıcıdır.¹³ Özünde bu soru, biyolojide neyin *yeni* olduğunu açıklığa kavuşturmanın imkânsız gibi görünen sorunuyla karşı karşıyadır. Eğer hayvan türleri ortak atalardan, Darwinci düşüncenin temel ilkesi olan değişimle türeme süreciyle geliyorsa, fenotipin bir özelliği (karakter olarak da adlandırılır) hangi noktada gerçekten yenidir? Söylemeye gerek yok, bu soruyu cevaplamaya kalkışacak kadar aptal olmayacağım, ancak diğer pek çok durumda olduğu gibi, sorunun bir kısmının da bunu en başta bir ikilem olarak ifade etmekte yattığından şüpheleniyorum: mevcut fenotip yeni mi değil mi?

Yukarıdaki fikirlerle donanmış olarak, bazal gangliyonların evrimini tekrar gözden geçirelim. Bazal gangliyonlar derinlemesine korunmuştur çünkü temel bileşenler tetrapodlar arasında tanımlanmıştır. Bu, bir marmoset maymununun bazal gangliyonlarının bir kurbağanınkiyle kabaca aynı olduğu anlamına mı gelir? Bunun doğru olamayacağını biliyoruz çünkü amfibi bazal gangliyonları sadece ventral striatum üzerinden ilmeklere (loop) sahiptir, dorsal değil; memeli bazal gangliyonları, amfibiden daha fazla pallium bölgesini içeren ilmeklere sahiptir. Üstelik elbette, bu tür değişikliklerin işlevsel anlamları olacaktır. Belki de sinyaller memelilerde amfibilerde mümkün olmayan şekillerde birleştirilecek ya da alternatif olarak birbirlerinden daha fazla ayrılacaklardır. Diğer bir deyişle, memelilerde mevcut olan yeni bileşenler, devrenin hesaplama yeteneklerini değiştirecektir. Dolayısıyla, beyin evrimi, önemli işlevsel değişiklikler meydana getirme potansiyeline sahip yollardaki değişiklikleri içerir.

Elbette bu görüş, evrimi eski beyin parçalarının üzerine yeni beyin parçaları eklemek olarak görmekten oldukça farklıdır.

Memelilerde korteksin ortaya çıkışını düşünerek bu fikri biraz daha geliştirelim. Belirtildiği gibi, eski görüşlere göre, “daha yeni” korteks, kural olarak evrim boyunca nispeten değişmediği varsayılan alt kortikal bölgeleri kontrol eder. Çok katmanlı korteksin eklenmesiyle ön beynin genişlemesi, hiyerarşik organizasyon merceğinden görülür. Buna karşılık, burada önerildiği gibi hem korteks hem de alt korteks değişirse, bunlar koordineli bir şekilde değişebilir. Sonuçta ortaya çıkan devrede korteks ve alt korteks karşılıklı olarak *ilişiktir*.

Amigdala bu tür ortak ilişkililiğe iyi bir örnek teşkil etmektedir. Bir çalışmada bazolateral amigdala bölümlerinin maymunlarda sıçanlara kıyasla çok daha “gelişmiş” olduğu bulunmuştur (Chareyron ve ark. 2011). Yazarlar, iki tür arasındaki göreceli alt bölge boyutu ve nöron sayılarındaki farklılıkların bu sektörün bağlantısallığı ile ilgili olduğunu öne sürmüşlerdir. Bu şekilde, maymun bazolateral amigdalasının “gelişmiş” özellikleri, bazolateral sektörün birbiriyle bağlantılı olduğu kortikal alanların daha fazla gelişmesiyle paraleldir. Bu tür bir korelasyonlu evrim, muhtemelen bazolateral amigdalada daha yüksek yakınsama ve bilgi entegrasyonunu desteklemektedir. Bu evrimsel değişikliklerin ardındaki mekanizmalar ne olursa olsun, türler arasındaki farklılıklar kayda değerdir. İnsanlar, şebekler (şempanzeler ve goriller gibi) ve maymunları karşılaştıran çalışmalar, bazolateral amigdala bölümlerindeki nöron sayısının insanlarda 50 daha fazla olduğunu keşfetmiştir.¹⁴ Bu tür önemli farklılıklar, insan beyni evriminin karşılaştırmalı analizlerinde nadiren görülür. Örneğin, insan korteksinin hacmi bizim beyin büyüklüğümüze sahip bir primat için beklenenden yüzde 24 daha büyüktür; oysa sıklıkla genişlediği varsayılan insan frontal lobu, insan beyin büyüklüğüne sahip bir maymun için yaklaşık olarak beklenen boyuttadır.

Evrimsel korumayı anlamak, teknik bir mesele ya da soyut bir düşünce olmaktan çok uzaktır. Amerika Birleşik Devletleri'ndeki Ulusal Sağlık Enstitüleri ve dünya genelindeki finansman kurumları, beyin rahatsızlıklarından kaynaklanan durumları iyileştirmek veya en azından hafifletmek umuduyla beyin araştırmalarına milyarlarca dolar yatırım yapmaktadır. Basitçe ifade etmek gerekirse, araştırmaların çoğu insanlar üzerinde etik olarak yapılamaz ve hastalıkların hayvan modelleri, şu anda ilerlemenin tek yoludur. Elbette varsayım, fare veya sıçan beynini inceleyerek, insan sisteminin deşifre edilmesine uyarlanabilecek önemli bilgiler elde edileceği yönündedir. Ancak bu yaklaşımın sağlam olabilmesi için beyin işlevinin temel bileşenlerinin korunmuş olması gereklidir. Bu bölümde omurgalı beyninin evrimine kısa bir giriş yapmamız, hayvan modelleri üzerinde çalışmanın kesinlikle bilgilendirici olmakla birlikte, dikkatli bir şekilde ilerlememiz gerektiğini göstermektedir. Sadece daha geniş bir hayvan yelpazesi üzerinde çalışarak, değişen sinirsel mimarilerin davranışları nasıl desteklediğini açıklığa kavuşturmak mümkün olacaktır. Bu anlamda, fareler ve sıçanlar üzerinde çalışmaya yapılan yoğun vurgu çok dar görüşlüdür. Sonuç olarak: İnsan beyni ya da daha genel olarak memeli beyni, yalnızca basit, basmakalıp davranışları destekleyen eski, esnek olmayan beyin bölgeleri üzerine inşa edilmiş sofistike bir kortikal makine değildir. Omurgalıların anatomik mimarisi, ön beyindeki pallium ve subpallium arasında ve ön beyin, orta beyin ve arka beyin arasında da dâhil olmak üzere tüm ana beyin bölgeleri boyunca sinyal iletişimini destekler. Aynı zamanda, yollar taksonomik gruplar arasında önemli ölçüde farklılık gösterir. Balıklarda ve amfibilerde uzun mesafeli devreler mevcutken, amniyotlarda, özellikle de kuşlar ve memelilerde bu devreler gerçek anlamda gelişmiştir.

BÜYÜK AĞ: İŞLERİ BİR ARAYA GETİRMEK

Eğer beyin birbirine bağlı parçalardan oluşan karmaşık bir sistemse, bu parçalar nasıl bir araya geliyor? Burada, bütünü anlamamıza yardımcı olan birkaç genel beyin organizasyonu ilkelerini tartışacağız. Bölgeleri birbirine bağlayan muazzam anatomik bağlantı, sinyallerin beyin boyunca çok verimli bir şekilde seyahat etmesini sağlayan bir otoyol omurgası oluşturur. Bu fiziksel yollardan, uzak bölgelerin fonksiyonel birimler hâlinde nasıl bir araya geldiğine bağlı olarak fonksiyonel ilişkiler ortaya çıkar. Bu açıdan bakıldığında, beyindeki anlamlı birimler bölgeler değil *ağlardır*. Ancak bu ağlar bile hem uzayda hem de zamanda karmaşık özelliklere sahip oldukları için anlaşılması zordur. Yine de sinir sisteminin davranışları nasıl ürettiğini açıklığa kavuşturmak için bu özellikleri daha iyi kavramak şarttır.

Mühendisler sistemleri girdiler ve çıktılar açısından düşünürler. Bir buhar makinesinde, suya uygulanan ısı (girdi) buhar üretir ve üretilen kuvvet bir pistonu bir silindir içinde ileri geri iter; itme kuvveti başka amaçlar için kullanılabilecek dönme kuvvetine (çıktı) dönüştürülür. Girdi-çıktı ilişkileri çerçevesinde düşünmek, bilgisayarların icadı ve yazılım programı kavramıyla birlikte daha da yaygınlaşmıştır. Bu nedenle, beyni duyuşal işlemler ve motor eylemlerle bağlantılı sinyallerin “girişi” ve “çıkışı” açısından düşünmek doğaldır. Duyuşal işlemler sırasında, şu

* Çeviri: Erol Yıldırım.

ya da bu türden enerji (örneğin ışık ya da ses) dönüştürülür, ak-siyon potansiyelleri kortekse ulaşır ve daha ileri düzeyde işlenir. Motor eylemler sırasında, korteksten gelen aktivite beyin sapına ve omuriliğe iner ve nihayetinde kasları hareket ettirir. Bilgi, algı-lama için *içeri*, eylem için *dışarı* akar.

En basit refleksler haricinde, herhangi bir davranışsal es-nekliğin sağlanabilmesi için duyuşal girdilerin motor çıktılardan ayrıştırılması gereklidir. Beynin büyük bir kısmı kuşkusuz girdi ve çıktı arasında yer alır. Peki ama bu “kara kutu” nasıl organize olmuştur? 7. Bölümde “ardışık modelin” daha yeni anatomik bilgilere dayanarak yenilendiğini görmüştük. Paralel işlem akışları, aşamalar arasında geri bildirim ve diğer iletişim biçimleri tanıtılmıştı. 8. Bölümde, beyin gibi çok boyutlu bir nesneyi incelemek için bazı çıkarımlar da dâhil olmak üzere karmaşık sistemler hakkındaki fikirleri irdeledik. 9. Bölümde bazal ganglia ve amigdala vakalarında korteks ve alt korteks arasındaki çift yönlü etkileşimleri incelemek için evrimsel bir yaklaşımı benimsemiştik.

Şimdi, *fonksiyonel entegre sistemler* olarak adlandırdı-ğım¹ büyük ölçekli beyin devreleri hakkında düşünmek için bir çerçeve sunacağım. Bunu yapmadan önce, bu fonksiyonel devrelerin temelini teşkil eden kavramları oluşturan beş geniş organizasyon ilkesini özetleyeceğim. Tahmin etmek gerekirse, ilkelerin bazı sonuçları aşağıdaki gibidir: Beynin anatomik ve işlevsel mimarileri oldukça modüler olmayan yapıdadır; sinyal dağılımı ve entegrasyonu kuraldır ve algı, biliş, duygu, moti-vasyon ve eylemle ilgili bilgilerin bir araya gelmesini sağlar ve işlevsel mimari oldukça dinamik ve bağlama duyarlı örtüşen ağlardan oluşur.

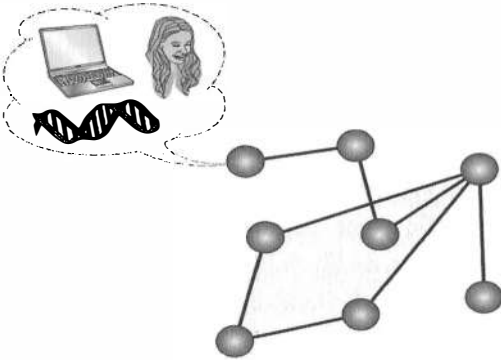
İLKE 1: DEVASA BİRLEŞTİRİCİ ANATOMİK BAĞLANTI

Anatomik bağlantıların diseksiyonu inanılmaz derecede zahmetli bir iştir. Kimyasal maddeler belirli bir yere enjekte edilir ve aksonlar boyunca yayıldıkları (difüzyon) için moleküllerin izleri başka yerlerde tespit edilir. Yayılım stabilize olduktan sonra (bazı durumlarda haftalar sürer), doku jilet inceliğinde dilimler hâlinde kesilir ve bu dilimler daha sonra kimyasal işleminden geçirilerek tek tek incelenir. Dilimler çok ince olduğu için araştırmacılar sadece belirli hedef bölgeleri incelemeye odaklanırlar. Örneğin, bir anatomist pariyetal kortekste birkaç bölgeye enjeksiyon yapabilir ve anatomik bir bağlantının varlığını işaret eden boyanmalar için lateral prefrontal korteksin bazı kısımlarını inceleyebilir. Bir enjeksiyondan diğerine, bir çalışmadan diğerine, nöro-anatomistler beyni kateden yolaklar (İng. Pathway) hakkında iyi bir fikir sağlayacak yeterli bilgiyi derlemişlerdir.

Yolaklara (ve bunların güçlerine) ilişkin anatomik bilgi eksik olsa da genel resim *yoğun* bir bağlantılılığa (İng. Connectivity) işaret etmektedir. Bu durum, çok sayıda münferit çalışmadaki bulguları birleştirmek için bilgisayar analizler kullanıldığında daha net hâle gelmektedir. Burada devreye giren bir matematik alanı, son yirmi yılda daha cazip bir isim olan “ağ bilimi” adı altında popüler hâle gelen “*çizge (graf) kuramı*”dır. Çizge kuramı, sosyal, teknolojik ya da biyolojik sistemlerin birbirine bağlılığını formüle etmek için kullanılabilen çok genel soyut yapılarıdır. *Düğüm*ler ve aralarındaki *kenar* (İng. Node ve Edge) adı verilen bağlantılarla tanımlanırlar (Şekil 10.1). Bir düğüm belirli bir nesneyi, örneğin sosyal bir gruptaki bir kişi, teknolojik bir ağdaki bir bilgisayar veya biyolojik bir sistemdeki bir geni temsil eder. Kenarlar birbirini tanıyan insanlar, fiziksel olarak bağlı bilgisayarlar ya da ilgili işlevlere sahip genler gibi düğümler arasında-

ki bir ilişkiyi gösterir. Dolayısıyla, beyin söz konusu olduğunda, alanlar düğümlerle temsil edilebilir ve bunları birbirine bağlayan kenarlar ise düğümler arasındaki bir yolağı temsil eder. (Yolakların yönü biliniyorsa yönlendirilmiş grafik olarak adlandırılan bir grafik kullanılabilir; örneğin A'dan B'ye ama tersi değil).

Çizge analizi, beyin bölgelerinin hem kortikal hem de sub-kortikal bölgelerin bir özelliği olarak zengin bir şekilde birbirine bağlı olduğunu göstermektedir. Beynin korteksinde bu özellik prefrontal korteksle sınırlı olmayıp (ki bu özellik sıklıkla vurgulanmaktadır) *tüm* loblarda gözlemlenmektedir. Sonuçta ortaya çıkan genel tablo, sektörler arasında *birleştirici* yollara yol açan muazzam bir bağlantısallıktır. Başka bir deyişle, A noktasından B noktasına birden fazla yoldan gidilebilir, tıpkı bir dizi yoğun yolda gezinmek gibi. Hesaplamalı nöroanatomi, bağlantısallık anlayışımızı büyük ölçüde geliştirmiştir.



Şekil 10.1 Bir graf (çizge), düğümler (yuvarlaklarla gösterilen) olarak adlandırılan öğelerin (kişiler, bilgisayarlar, genler) ve bunların ilişkilerinin, kenarlar (düğüm çiftlerini birleştiren çizgilerle gösterilen) olarak adlandırıldığı, öğelerin rastgele koleksiyonlarını temsil edebilen matematiksel bir nesnedir.

Yüksek küresel erişilebilirlik. Söylentiler, iletişim biçimine bağlı olarak az ya da çok etkili bir şekilde yayılır. Üniversite öğrencilerinden oluşan bir topluluk içinde öğretim üyeleri arasında olduğundan daha hızlı ve daha uzağa yayılırlar, çünkü öğrenci topluluğunun profesörlerden daha yüksek düzeyde birbirine bağlantılı olduğu varsayılır. Bu sezgi, en az bağlantılı olanlar (sosyal ortamda, diğer üyeleri en az tanıyanlar veya onlarla en az iletişim kuranlar) dâhil olmak üzere, bir ağın üyeleri arasında yayılan bilginin etkinliğini gösteren ve *verimlilik* adı verilen bir grafik ölçüsü ile ifade edilir. Peki ya beyin? Son çalışmalar beynin etkinliğinin çok yüksek olduğunu göstermektedir. Sinyaller, birbirine yakın olmayan parçalar arasında ve hatta doğrudan bağlantılı olmayan parçalar arasında bile tüm organ boyunca etkili bir şekilde yol alma potansiyeline sahiptir; bu durumda bağlantı dolaylıdır, örneğin A'dan B'ye ulaşmak için C ve muhtemelen D'den geçer. Bağlantı yapısının mantığı fiziksel mesafenin *çok az* önemli olduğu şeklindeki şaşırtıcı bir özelliğe işaret etmektedir:

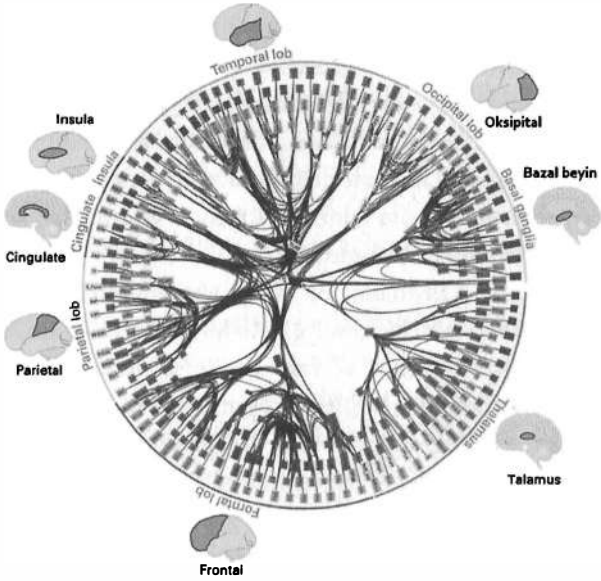
Birçok sinirbilimci için bu sonuç mantıksız değilse bile şaşırtıcıdır. Aldıkları eğitim “işlem yereldir” türü bir muhakemeyi ön plana çıkarmaktadır. En nihayetinde, bölgeler belirli işlevleri yerine getirir. Yani, bunlar belirli *hesaplama birimleridir* ya da böyle düşünülmektedir (bkz. 4. Bölüm). Bu çıkarım, anatomik yolların kısa mesafeli bağlantılar tarafından domine edildiği bilgisiyle pekiştirilir. Aslında, kortikal tabakadaki belirli bir noktaya yapılan tüm projeksiyonların yüzde 70'i 1,5 ila 2,5 milimetre mesafeden gerçekleşir (bir fikir vermek gerekirse, oksipital korteksin başın arkasına doğru olan kısımları prefrontal korteksten 15 santimetre kadar uzaktadır). Bu gerçeklik işlemenin bölgesel ya da yarı bölgesel olduğunu göstermez mi? İşte bu noktada matematik ve grafiklerin anlaşılması zihnimizi berraklaştırmaya yardımcı olur.

Duncan Watts ve Steven Strogatz 1998 yılında yayınladıkları “Küçük Dünya’ Ağlarının Kolektif Dinamikleri” başlıklı makalede (bilimsel alanyazında on binlerce kez alıntılanmıştır), yerel olarak kümelenmiş düğümlerden (yakındaki düğümlere bağlı olanlar) oluşan ancak aynı zamanda az sayıda rastgele bağlantıya (rastgele düğüm çiftlerini ilişkilendiren) sahip sistemlerin, az sayıdaki bağlantı adımı sonucunda *tüm* düğümlere erişilebildiğini göstermiştir (Watts ve Strogatz 1998).² Bu çalışmayı birinci bölümde ele almıştık ve orada altı derece ayrılık fikrinden bahsetmiştik. Herhangi bir rastgele düğümden başlayarak, birkaç kenar üzerinden geçerek bir diğerine (hangisi olursa olsun) ulaşılabilir. Makalenin gerçek bir sansasyon yaratmasına yardımcı olan Watt ve Strogatz, bu özelliği “küçük dünya” olarak adlandırdı. Onların yaklaşımının gücü, eldeki verilerin türünden (sosyal, teknolojik veya biyolojik) bağımsız olarak, bu tür bir bağlantı modeline sahip grafiklerin alamet-i farikası olduğunu göstermekti. Watts ve Strogatz, ağ topolojisi olarak adlandırılan söz konusu düzenlemenin, gelişmiş sinyal yayma hızı, hesaplama gücü ve parçalar arasında senkronize edilebilirlik sağladığını vurgulamıştır. Bu makale, birbirine bağlı sistemlerin nasıl anlaşılması gerektiği konusunda ezber bozan bir çalışma oldu.

2000’li yıllarda farklı araştırma grupları serebral korteksin küçük bir dünya olarak organize olduğunu öne sürdü. Eğer doğruysa, bu görüş korteksin bölümleri arasındaki sinyal iletiminin onları birbirine bağlayan az sayıda yolla elde edilebileceği anlamına gelir. Beynin, küçük bir dünya olması için gerekenden daha fazla birbirine bağlı olduğu ortaya çıkmıştır.³ Yani bölgeleri birbirine bağlayan, verimli iletişim kurulabilmesi için gereken minimum sayıdan daha fazla yol vardır. Dolayısıyla, korteks içinde yerel bağlantının baskın olduğu doğru olsa da bilginin oldukça iyi bir şekilde yayılması için yeterli sayıda orta

ve uzun menzilli bağlantı -aslında gerekli olan “minimumdan” daha fazlası- vardır.

Bağlantısallık çekirdeği (“zenginler kulübü”) Beynin küçük bir dünya olmamasının temel nedenlerinden biri, birbiriyle çok yüksek derecede bağlantılı bir bölgeler alt kümesi içermesidir. Özellikle insanlarda anatomik bağlantı bilgisi eksik olduğu için ayrıntılar hâlâ çözülmeye çalışılmaktadır.



Şekil 10.2 Tüm beyin sektörleri arasında muazzam bir bağlantı mevcuttur (beyin eklerinde gösterilmiştir). Anatomik bağlantının bu bilgisayar analizi, yüzlerce çalışmadan elde edilen yolların (çizgiler) harmanlanmasıyla oluşturulmuştur. Netliği artırmak için bağlantıların yalnızca bir alt kümesi gösterilmiştir.

Kaynak: Modh'un izniyle yeniden üretilmiştir.

2010 yılında, bilgisayar bilimcileri Dharmendra Modha ve Raghavendra Singh, makak beyninin 200'den fazla anatomik trase çalışmasından veri topladı (Modha ve Singh 2010). Bu çalışmada, kortekse odaklanan çoğu araştırmanın aksine, subkortikal yollara ilişkin veriler de dâhil edilmiştir (Şekil 10.2). Bilgisayar analizleri çeşitli özelliklere sahip bir “sıkı entegre çekirdek devre” ortaya çıkarmıştır, ki bu: (i) Beynin genelinden çok daha sıkı entegre (yani daha yoğun bağlantılı) bir bölgeler kümesidir; (ii) bilgi muhtemelen çekirdek içinde beyin genelinden daha hızlı yayılır; ve (iii) beyin iletişimi büyük ölçüde çekirdek üzerinden iletilen sinyallere dayanır. Önerilen çekirdek devre beyin tamamına dağılmıştı; sadece bütünleştirici yetenekleriyle sık sık vurgulanan prefrontal kortekste ya da anatomik olarak iyi tanımlanmış başka bir bölgede değildi. Bunun yerine, bölgeler tüm kortikal lobların yanı sıra talamus, striatum ve amigdala gibi subkortikal alanlarda da bulunuyordu.

Bir başka çalışmada, bir grup nöroanatomist ve fizikçi maymun korteksinin biçimsel özelliklerini tanımlamak için iş birliği yapmıştır (Markov ve ark. 2013). Pariyetal, temporal ve frontal korteks boyunca birbirine yoğun bir şekilde bağlı 17 beyin bölgesi keşfettiler. Bu bölgeler için, bölge çiftleri arasında potansiyel olarak var olabilecek bağlantıların yüzde 92'si gerçekten de daha önce yayınlanmış çalışmalarda gösterilmiştir. Yani, bu çekirdek alan grubundaki bölgelerin neredeyse her biri diğerleriyle doğrudan konuşabilmektedir; bu da dikkate değer bir özelliktir. Bir grafikte, bir düğüm alt kümesi diğerlerinden çok daha iyi bağlantılara sahip olduğunda, birçok toplumda bir grup zengin bireyin orantısız bir şekilde etkili olma olasılığı olduğu fikrine atıfta bulunularak bazen bu kümeye “zenginler kulübü” adı verilir.

Anatomik yolakların bilgisayar analizi, beyin büyük ölçekli mimarisinin özelliklerinin çözülmesinde etkili olmuştur.

Artık farklı bölümlerin birbirleriyle nasıl bağlantılı olduğuna dair çok daha eksiksiz ve kapsamlı bir görüşe sahibiz. Aynı zamanda, mevcut resmin oldukça tamamlanmamış olduğunu da kabul etmeliyiz. Birincisi, bilgisayar çalışmaları sıklıkla kortikal yollara odaklanır. Bu nedenle, korteks merkezlidirler ve beyin bağlantısal özelliklerini araştırırken korteks altını (orta beyin ve arka beyinden bahsetmiyorum bile!) ihmal etme eğiliminde olan birçok sinirbilimcinin önyargısını yansıtır. Özetle, ağ bilimcilerin “küçük dünyalar” hakkındaki teorik içgörüler, fiziksel bağlantılar oldukça seyrek olsa bile sinyallerin bir sistemin uzak unsurlarını etkileyebileceğini göstermiştir. Ancak serebral yollar, küçük bir dünya olmak için gerekenleri büyük ölçüde aşmaktadır. Bunun yerine, bulduğumuz şey bir “küçük dünya”dır.

İLKE 2: ÜST DÜZEY DAĞITIK İŞLEVSEL BAĞLANTI

İki bölge arasındaki fiziksel bağlantı sinyal alışverişi yapmalarını sağlar, bu çok açıktır. Ancak ele almamız gereken bir başka ilişki türü daha var ki biz buna *işlevsel bağlantı* diyoruz. İlk olarak beyinle ilgisi olmayan, hatta fiziksel bağlantıların bulunmadığı bir örneği ele alalım. Genler, her proteinin nasıl bir araya getirileceğini belirleyen DNA parçalarıdır ve bir proteinin kendisi de uzun bir amino asit zincirinden oluşur. Proteinlerin kimyasal reaksiyonları gerçekleştirmek, maddeleri taşımak ve hücreler arasında haberci olarak görev yapmak gibi çeşitli işlevleri vardır. Birbiriyle *ilişkili* işlevlere sahip (örneğin, vücutta insülin, östrojen ve testosteron gibi hormonlar olarak görev yapan) proteinlerin yapımına rehberlik eden genleri “işlevsel olarak bağlantılı” olarak düşünebiliriz. Genlerin kendileri fiziksel olarak birbirleriyle bağlantılı değildir, ancak işlevsel olarak ilişkilidirler. Bu bölümde, işlevsel

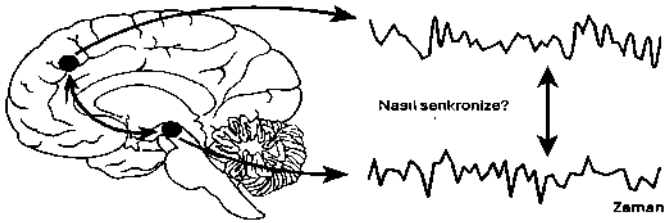
bağlantının beyin söz konusu olduğunda nasıl faydalı bir kavram olduğunu göreceğiz.

İlk başta, fiziksel bağlantılara dayanan bir mimari anlayışını söylemeye gerek bile yoktur. A bölgesi B bölgesini etkiler çünkü A'dan B'ye giden bir bağlantı mevcuttur. Ancak anatomi ve işlev arasındaki ayrım çok hızlı bir şekilde bulanıklaşır. Bağlantılar bazen “modüle edicidir”, bu durumlarda A bölgesi B’de yanıt verme olasılığını etkileyebilir ancak bazen de bağlantılar “yönlendiricidir”, bu durumlarda aslında A, B’deki hücrelerin ateşlenmesine neden olur. Çoğu durumda, A ve B arasındaki bağlantı doğrudan değildir ancak internöron olarak adlandırılan hücreleri kullanır: A bölgesi önce bir internörona (genellikle B bölgesinin kendisi) projeksiyon yapar, sonra bu da B’deki diğer hücrelerin tepkilerini etkiler. İnternöronlardan B’deki diğer hücrelere projeksiyonlar uyarıcı veya ketleyici olabilir, ancak genellikle ketleyicidirler. Elbette, bu liflerin gücü kritik önem taşır. Ayrıca, çoklu ileri ve geri besleme yollarının yanı sıra yaygın projeksiyonların varlığı resmi daha da bulanıklaştırır. Tümünü birlikte ele aldığımızda, bölgeler arasındaki bağlantıların basitçe ikili olmadığını (bir bilgisayarda olduğu gibi var ya da yok) ve tek bir ağırlık değerinin bile (örneğin, 0’dan 1’e kadar bir ölçekte 0,4’lük bir güç) altta yatan bilginin zenginliğini yakalayamadığını görürüz.

İşlevsel bağlantı böylece şu soruyu yanıtlar: Anatomik olarak doğrudan bağlantılı olan ya da olmayan iki beyin bölgesinin aktivitesi *ne kadar koordinelidir?* (bkz. Şekil 10.3) Temel mantık, farklı bölgelerin *işlevsel bir birim* oluşturup oluşturmadığını anlamaktır. “Koordineli” ile neyi kastediyoruz? Bu kavramı anlamının birçok yolu vardır, ancak en basit olanı, A ve B bölgelerinden gelen sinyallerin ne kadar ilişkili olduğunu tespit etmektir. Korelasyonları ne kadar güçlüyse, işlevsel birliktelik veya işlevsel bağlantı o kadar yüksektir. Korelasyon -1’den +1’e kadar puanla-

nan bir deęerdir. İki sinyal birbiriyle tamamen iliřkili olduęunda (ki gürültülü biyolojik ölçümlerde durum asla böyle olmaz) korelasyonları +1'dir. Birbirlerine tamamen zıt olduklarında ise (biri yüksekken dięeri düşüktür veya tam tersi) korelasyonları -1'dir. Birbirleriyle ilgisiz olduklarında korelasyonları 0'dır (bu, sinyallerden biri hakkındaki bilginin bize dięeri hakkında hiçbir şey söylemedięi veya tam tersi olduęu anlamına gelir).

Amigdala'nın iki adımlı özellięi olarak adlandırdığım şeyi ele alalım. Bu bölge prefrontal alt bölgelerin yaklaşık yüzde kırkına fiziksel olarak baęlı olduęundan, bu lobun önemli bir kısmını doğrudan, yani tek bir adımla etkileyebilir (orbitofrontal korteks ve medial prefrontal korteksteki bölgeler gibi). Ancak prefrontal korteksin yaklaşık yüzde 90'ı prefrontal korteks içindeki tek bir ek baęlantıdan sonra amigdala sinyallerini alabilir (bkz. Averbeck ve Seo 2008). Dolayısıyla, amigdalayı prefrontal korteksin neredeyse tamamıyla iliřkilendiren iki aşamalı yolak vardır. Bunun sonucunda amigdala, güçlü doğrudan anatomik baęlantılı olmayan (lateral prefrontal korteks gibi) ve hatta hiç baęlantılı olmayan bölgelerle anlamlı işlevsel etkileşimlere girebilir.



Şekil 10.3 Fonksiyonel baęlantı, iki bölgeden gelen sinyallerin ne ölçüde senkronize olduęunu ölçer. Bölgelerin anatomik bir yolla doğrudan baęlantılı olup olmaması önemli deęildir.

Bu tartışma üzerinde durmaya değer çünkü sinirbilimciler tipik olarak bu şekilde düşünmezler. A bölgesinin en çok doğrudan bağlı olduğu B bölgesinin işleyişini etkileyebilir olduğunu düşünerek çok daha doğrudan bir şekilde akıl yürütme eğilimindedirler, ki bu bağlantı türü monosinaptik olarak adlandırılır. Elbette, $A \rightarrow X \rightarrow B$ 'yi içeren bir devre, $A \rightarrow B$ 'den daha dolaylıdır ve X'i içeren ara yol çok zayıfsa, A'nın X üzerindeki etkisi göz ardı edilebilir. Ancak buradaki nokta, durumun bu olmak zorunda olmadığı ve bu iletişim biçimini sadece dolaylı olduğu için göz ardı etmememiz gerektiğidir (yukarıdaki ağ verimliliği tartışmasını hatırlayın).

Doğrudan bağlantılı olan beyin bölgeleri arasında işlevsel bir ilişki beklemek doğaldır. Yine de yapısal ve işlevsel bağlantı arasındaki ilişki her zaman basit bir ilişki değildir, zira bu şaşırtıcı olmamalı çünkü beyin gibi iç içe örülmüş bir nesnede yapı ve işlev arasındaki bağlantı son derece karmaşıktır. Yapı-işlev ayrışmasının en canlı örneği, iki yarımküreyi birleştiren büyük çaplı aksonal uzantıları içeren kallozum denenen yapıdan yoksun olarak doğan kişilerde görülmektedir. Kontrollere nispeten yapısal olarak oldukça farklı olmasına rağmen, korpus kallozumu olmayan bireyler, normal bireylerle çok benzer fonksiyonel bağlantı örüntüleri sergilerler (Tyszka ve ark. 2011). Dolayısıyla, büyük ölçüde normal koordineli aktivite, büyük ölçüde değişmiş yapısal bağlantılara sahip beyinlerde ortaya çıkmakta ve fonksiyonel organizasyonun doğrudan yolların ötesine uzanan faktörlerce nasıl yönlendirildiğine dair net bir örnek sunmaktadır.

Sonuç olarak, davranışın beyinde nasıl oluştuğunu anlamak için, anatomiye çözmekle birlikte, alanlar arasındaki işlevsel ilişkileri de aydınlatmak gerekir. Daha da önemlisi, anatomik mimari özellikler, güçlü doğrudan lifler mevcut olmadığında bile bilginin verimli aktarımını destekler ve bir dizi faktöre bağlı olarak değişen işlevsel etkileşimlerin temelini oluşturur.

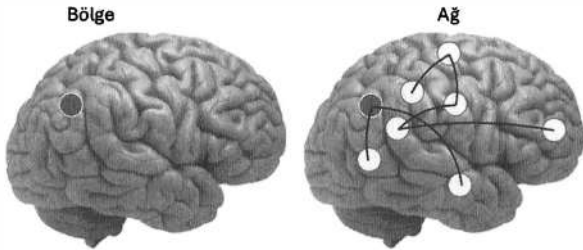
Yukarıdaki konuları daha iyi açıklayan bir deneyde, belirli bir görevi yerine getirmedikleri “dinlenme” koşulunda maymunlar fonksiyonel manyetik rezonans görüntüleme (MRI) ile incelenmiştir (Grayson ve ark. 2016). Araştırmacılar, amigdala ile ona bağlı olmayan (bildiğimiz kadarıyla) birkaç bölge arasında güçlü sinyal korelasyonu (sinyaller birlikte yukarı ve aşağı gitti) gözlemlemişlerdir. Ayrıca, grafik analizi yaparak işlevsel bağlantının doğrudan (monosinaptik) yollarla mı yoksa birden fazla adımlı (polisinaptik) bağlantıyla mı daha ilişkili olduğunu sordular. Doğrudan bağlantılı olmasalar bile bölgeler arasında etkili seyahat rotaları var mıdır? Bu soruyu niceliksel olarak ele almak için, (daha önce tartışılan verimlilik kavramıyla ilgili olan) iletişilebilirlik (*Communicability*) adı verilen bir grafik ölçütünü tahmin ettiler ve amigdala işlevsel bağlantısının, yalnızca monosinaptik yolları göz önünde bulundurarak beklenenden daha fazla iletişilebilirlik ölçütleriyle daha yakından ilişkili olduğunu buldular. Başka bir deyişle, polisinaptik, çok adımlı yollar kabul görmedir. Aslında bu bulgular, amigdaladaki sinyaller ile başka herhangi bir beyin bölgesindeki sinyaller arasındaki ilişkiyi anlamak için, aralarında köprü kurabilecek tüm yolları dikkate almanın önemli olduğunu göstermektedir.

İLKE 3: İŞLEVSEL BİRİMLER OLARAK AĞLAR

Beyin gibi son derece ağ bağlantılı bir sistemde, izole beyin bölgeleri üzerinden düşünmekten vazgeçip ağların dilini benimsememiz gerekir: Beyin bölgelerinden oluşan ağlar davranışları ortaklaşa destekler. Birim olan bir beyin bölgesi değildir, ağın kendisidir (Şekil 10.4). Sonuçta, davranışı ortaya çıkaran süreçler tek bir bölge tarafından gerçekleştirilmemekte, dinamik bir şekilde birden fazla

la bölgenin bir aradayken etkileşimine bağlı olmaktadır (dinamik yönler hakkında daha fazla bilgi aşağıda yer almaktadır).

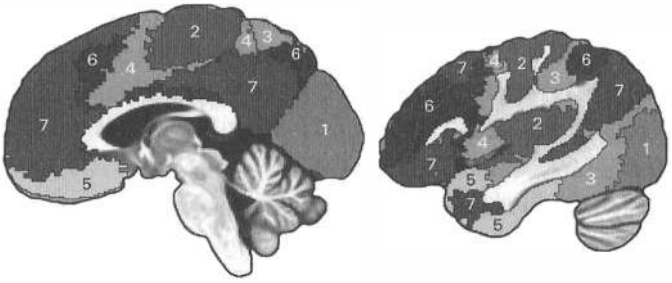
Yukarıdaki bilgiler henüz yenidir. 1949'da Donald Hebb, beynin bütünlüklü düşünceler üretme yeteneğinin nöronal aktivitenin uzamsal-zamansal düzeninden kaynaklandığını öne sürmüştür. Aktif nöronlardan oluşan, birbiriyle güçlü bir şekilde bağlantılı ayrı bir grubun, yani bir hücre topluluğunun, farklı bir zihinsel varlığı temsil ettiğini varsaymıştır. Hebb, en azından bazı hâllerde, hücre topluluğunu beyinde oldukça dağıtık olarak kavramsallaştırmıştır; örneğin, bir seferinde nöronal koalisyonun korteks, talamus ve muhtemelen bazal ganglionlardaki hücreleri içerdiğini bildirmiştir (Hebb 1949, xix). Ancak bir hücre topluluğunun tam uzamsal genişliği muhtemelen o kadar önemli değildir, çünkü Hebb bunların "topluluk sistemleri" hâlinde organize edilebileceğine inanıyordu. Başka bir deyişle, daha fazla sinirsel alanı kapsayacak daha büyük topluluklar olduğunu düşünüyordu. Mekânsal açıdan dağıtık bir birim olarak hücre topluluğu kavramı, teorik olarak eğilimli birçok sinirbilimciyi bunları aramaya teşvik etti ve birçok matematiksel sinirsel bilgisayar modelinin kavramsal çekirdeğini oluşturdu.



Şekil 10.4 İlgilenilen doğru fonksiyonel birim nedir? Tarihsel olarak, noktalı yerler beyin bölgeleri merkezi olarak almıştır. Daha iyi bir birim, birlikte çalışan beyin bölgeleri ağıdır.

Beyin ağlarını nasıl değerlendirmeliyiz? Hücre kayıtları tipik olarak belirli beyin bölgeleriyle sınırlıdır, bu nedenle dağıtık devreler hakkında bilgi sağlamazlar. Dolayısıyla tahmin edileceği gibi ağlar hakkındaki bilgiler fonksiyonel MR gibi diğer tekniklerden elde edilmiştir. Bu kayıt yöntemi nöronal aktivasyonun yalnızca dolaylı ölçümlerini sağlamasına rağmen, büyük ölçekli ağların varlığını ortaya çıkarmıştır. Bu ağların varlığı, bir bölgeden gelen aktivitenin diğer yerlerdeki sinyallerle ilişkilendirildiği “tohum analizi” olarak adlandırılan yöntemle gösterilebilir (fonksiyonel MRG’de genellikle tüm beyinden aktivite toplandığını hatırlatalım). Buradaki genel amaç, her bir beyin noktasının tohumla ne ölçüde senkronize olduğunu, başka bir deyişle işlevsel bağlantılarının gücünü belirlemektir. Şimdi tohum bölgesiyle en güçlü korelasyona sahip bölgeleri düşünürsek, bu kümeyi (tohum dâhil) *işlevsel bir ağ* olarak adlandırabiliriz.

Bu yaklaşım, fonksiyonel MRG kullanarak beyindeki büyük ölçekli ağları tanımlamanın bazı ana unsurlarını özetlemektedir. Araştırmacılar daha formel ve sistematik yöntemler kullanarak (her bir beyin bölgesini ayrı ayrı “tohumlamak” çok verimsiz olacaktır) çok sayıda ağ tanımlamışlardır. Örneğin, bin katılımcıdan elde edilen verilere dayanarak, Thomas Yeo ve meslektaşları (Yeo ve ark. 2011) tüm korteksi, frontal ve pariyetal kortekste bulunan bölgeleri içeren “fronto-pariyetal ağ” ve oksipital ve temporal korteksi içeren “görsel ağ” olarak adlandırdıkları yedi ağa ayırmışlardır (Şekil 10.5). İlginç bir ağ da “varsayılan ağ” olarak adlandırılmıştır ki buradaki “varsayılan” (*Default*), kelimenin orijinal anlamına (“başarısızlık” veya “harekete geçmeme”) değil, bilgisayar bilimindeki “kullanıcı tarafından bir seçim yapılmadığında otomatik olarak seçme” anlamına dayanmaktadır. Bu durumda “kullanıcı” MRG’de beyni taranan katılımcıdır. Peki o zaman “seçim yokluğu” ne anlama geliyor?



Şekil 10.5 Fonksiyonel MRI verilerinin ortaya çıkardığı büyük ölçekli ağlar.

Her gri düzlem (renk düzleminin yanı sıra) “frontoparietal” (6 numara ile gösterilmiştir) gibi belirli bir ağı (“topluluk” olarak da adlandırılır) temsil eder. Bir ağdaki tüm konumlarda ölçülen sinyaller nispeten senkronize olup koordineli bir şekilde çalıştıklarını göstermektedir.

Kaynak: Yeo ve diğerlerinden (2011) alınan ağlar.

Normal şartlarda bir deneyde katılımcılara ne yapmaları gerektiği konusunda talimat verilir. Örneğin, bir kelime listesini hatırlamaya çalışmak, belirli uyaran türlerine dikkat etmek, bir şeyi hayal etmek, parmağını hareket ettirmek gibi. Ancak daha sonraki çalışmalarda kişiden ve “belirli bir şey düşünmeyin” gibi bir talimatla hiçbir şey yapmaması istendi ve bu şekilde beyni tarama fikri çıktı. Ne fikir ama! Şaşırtıcı bir şekilde, bu “belirli bir görev yok” koşulu sırasında bir dizi beyin bölgesi güçlü bir şekilde senkronize aktivite sergileyerek “görev yok ağını” tanımlamamız için zemin hazırladı. Ancak, “görev yok ağı” yerine “varsayılan” adı önerildi ve bu da tuttu.

Bu ağın işlevi ne olabilir? Bir şekilde, bu soru karşı konulamaz hâle geldi ve cevaplamaya çalışmak için geniş bir alanyazın oluştu. Birinden açıkça bir görevi yerine getirmesi istenmediğinde, büyük olasılıkla, kendisiyle ilgili olaylarla oyalanacaktır: taradandan sonra nereye gitmesi gerektiğini düşünür, geçen hafta

sonu yaşadığı tatsız bir olayı hatırlar, final haftasında bir dizi sınavı düşünür vb. Dolayısıyla, biyografik olarak ilişkili anıların geri çağırılması ve gelecekteki olayların öngörülmesi muhtemelen merkezde yer almaktadır. Elbette, birisi bu esnada İtalyanca öğrenmekte olduğu düzensiz dilek kipi fiillerini ezberlemeye çalışabilir ya da derste kendisine gösterilen bir matematik teoreminin ispatının üzerinden geçebilir, ancak bu istisnai bir durumdur. Genel olarak, kişinin zihni “kendisiyle ilgili süreçler” tarafından domine edilecektir. Dolayısıyla, ana fikirlerden biri, varsayılan ağın büyük ölçüde “kendi kendini işleme” ile meşgul olduğudur.

Büyük ölçekli ağlara dair kanıtlar başka tekniklerle de bulunmuştur. İnsanlarda yüzey elektroensefalogram (EEG) kayıtlarında (beyin cerrahisine hazırlanan hastalarda elektrotlar korteksin yüzeyine yerleştirildiğinde) ve hayvanlarda aynı anda beynin farklı bölgelerine yerleştirilen elektrotlarda durum aynıdır. Ancak bu tekniklerin sınırlı uzamsal kapsamı göz önüne alındığında, çoğu durumda vurgulanan, parietal ve frontal korteksin bölümleri arasındaki kortiko-kortikal etkileşimler ve prefrontal korteks ile talamus arasındaki gibi subkortiko-kortikal etkileşimler gibi ikili etkileşimlerdir. Yeni tekniklerin geliştirilmesiyle, yani nöronal aktivite sinyallerini daha doğrudan ölçen tekniklerle beyin sinyallerinin geniş kapsamlı işlevsel özelliklerini ele almak yakın gelecekte mümkün olacaktır.

İLKE 4: KORTİKAL-SUBKORTİKAL DÖNGÜLER ARACILIĞIYLA ETKİLEŞİMLER

Anatomik veri setlerinin bilgisayar analizi bize yüksek küresel erişilebilirlik gibi özelliklerle zenginleştirilmiş devasa bir kombinatuar bağlantı hikayesi anlatıyor. Ancak şimdiye kadar bu çalış-

ma, yolakların zahmetli bir şekilde izlenmesini içeren geleneksel anatomik incelemelerle ortaya çıkarılan beynin bağlantısal mimarisinin önemli özelliklerini gözden kaçırmıştır. Bilgisayar çalışmaların çoğu kortikal verilere odaklandığı için bu durum bilhassa böyledir. Korteks boyunca bağlantısalılığı “yatay” olarak düşünürsek, kortiko-merkezli bir bakış açısı anatomik yolakların “dikey” (kortikal-subkortikal) özelliklerini gözden geçirir. Ben burada 9. bölümdeki korteks ile subkorteksi birleştiren döngülerle ilgili tartışmayı temel alacağım.

Striatum ön beynin tabanında yer alan oldukça garip şekilli bir yapıdır. Primer görsel korteks hariç tüm kortikal katman bu bölgeye projekte olur. Okuyucunun bu ifadenin kapsamını anlayamaması ihtimaline karşı tekrar edeceğim: Küçük bir parça dışında tüm korteks striatuma uzanır. Nöronal bağlantılar genellikle çift yönlü olsa da striatum aldığı yollara doğrudan karşılık vermez. Yine de bu bölge bir bağlantı yutucusu değildir. 1980’lerde, striatumun talamus aracılığıyla ilginç bir şekilde kortekse geri döndüğü bulunmuştur: Korteks striatuma, striatum da talamusa, talamusa da striatuma lif gönderen kabaca aynı kortikal bölgelere geri projekte olur ve böylece bir döngü oluşur (bkz. 9. Bölüm, Şekil 9.6).

Kortikal-subkortikal döngüler, anatomik verilerin bilgisayar analizleri tarafından yeterince incelenmeyen büyük bir bağlantı sisteminin sadece bir örneğidir. Başkaca örnekler de tartışılabilir ancak buradan çıkarılacak mesaj, kapsamlı kortikal-subkortikal bağlantısının beynin iletişim altyapısını İlke 1’de ele alınanın ötesine önemli ölçüde genişlettiğidir. Doğrusu, sinyal alışverişi ve entegrasyonu muhtemelen şu anda anlaşılandan çok daha karmaşıktır.

Kortikal-bazal gangliyon döngüleri olarak adlandıracağım “kortiko-bazal gangliyon-talamo-kortikal” döngüleri (ne kadar

da ağdalı) tartışalım. Devreler “açık” mı yoksa “kapalı” mı? Başka bir deyişle, striatuma projeksiyon yapan kortikal bölgeler aynı striatal bölgelerden (thalamus aracılığıyla) geri bildirim alıyor mu? Bu tür bir organizasyon kapalı bir döngü oluştururken, açık bir döngüyse geri gelen projeksiyonların diğer kortikal alanları hedef aldığı bir düzenlemeye daha yakındır.

Teorik olarak, kapalı döngü olasılığı, özellikle çok aşamalı bir yol söz konusu olduğunda, ince bir hassasiyet gerektirir. Her bağlantı topografik olarak düzenlenmelidir: A alanındaki komşu noktalar, B alanındaki uygun komşu noktalara projeksiyon yapar. Topografya bu nedenle özgüllük anlamına gelir. Diğer düzenleme türlerini düşünün: A alanındaki yerel bir bölge, B alanındaki uzamsal olarak dağınık bir bölgeye, hatta birden fazla B, C ve D bölgesine projekte olur. Topografik olarak düzenlenmiş bağlantısallık, bir dereceye kadar bölgesel ayrıma izin verir, böylece diğerlerinden göreceli bağımsızlığını koruyan işlem akışları yaratır.

Bazal ganglia devresinin kapalı döngü organizasyonu için bazı kanıtlar mevcuttur. Korteksin farklı bölümleri striatumun farklı sektörlerine projeksiyon yapar ve bunlar da kortikal alanlara geri projeksiyon yapar. Aslında, topografinin gözlemlenmesiyle, özellikle frontal kortekste, korteksin striatuma projeksiyon yapan (ve geri projeksiyon alan) kısımlarına göre döngüler sınıflandırılmıştır: “motor”, “okülomotor”, “dorsolateral prefrontal”, “lateral orbitofrontal” ve “anterior singulat” gibi. Bazal gangliyon döngülerini bu şekilde alt bölümlere ayırmak popüler hâle gelse de aralarında bol miktarda çapraz iletişim de vardır (Shipp 2017). Bazı devreler daha kapalı döngülü iken (motor korteksi içeren devre gibi), diğerleri striatumun ventral kısımlarına projekte olanlar gibi daha açık döngülü bir devre oluşturur. Burada tek bir organizasyon türü değil, bir dizi farklı düzenleme buluyoruz.

Bazal gangliyon döngüleri açık ara en sık vurgulanan kortiko-subkortikal bağlantı sistemidir. Belki de döngüler şeklinde düzenlenmeleri nedeniyle, diğer sistemlerin sahip olmadığı şekilde şöhret kazanmışlardır. Ancak diğer geniş ölçekli bağlantı sistemleri, belki de en önemlisi amigdala olmak üzere, ön beynin tabanındaki diğer yapıları da içerir.⁴ Hâlâ oldukça az anlaşılmış olan beyincik de (arka beyinde) korteksle ve bazal gangliyonların kendisiyle yoğun bir şekilde karşılıklı bağlantılıdır. Bu şekilde de dev bağlantı ağları oluşabilmektedir.

İLKE 5: BEDEN İLE BAĞLANTI

Beynin kas-iskelet sistemi aracılığıyla hareketlerimizi ve eşlik eden duyuları kontrol ettiğini düşünürüz. Duyusal kısım hem dokunsal hissiyatı hem de vücudumuzun uzaydaki pozisyonuna dair hissimiz olan propriosepsiyonu içerir (amuda kalktığımızda baş aşağı olduğumuzu anlarız). Ancak merkezi sinir sisteminin, interosepsiyon (bkz. 6. Bölüm) adı verilen ve diğerlerinin yanı sıra kas ve iç organlarla ilgili hisleri, ağrı ve kaşıntıyı da kapsayan hem çeşitli hem de incelikli bir süreç aracılığıyla çok daha geniş bir ölçekte bedenle sürekli iki yönlü iletişim hâlinde olduğunu kolayca unutabiliriz.

İnterosepsiyon büyük ölçüde beyin sapı ve üst boyundaki omuriliğe bağlıdır. Bu kısımlar önemli miktarda bedensel mesaj alır ve bunları uygun bir şekilde talamusa iletir, bu iletiler talamustan korteksteeki insulaya ulaşır. Ayrıca vücudun içsel durumunun düzenlenmesinde kilit bir nokta olan ve bu nedenle yaşamı idame ettiren devrelerin bir parçası olan hipotalamusa da (bazal ön beyinde) ulaşırlar (5. Bölüm). Hipotalamus da korteksin neredeyse tamamıyla çift yönlü olarak bağlantılıdır. Prensip

olarak, vücudun içinde bulunduğu durum beynin tamamını olmasa bile çoğunu etkileyebilir ve bunun tersi de geçerlidir.

Beyin vücudu nasıl etkiler? 1940 ve 1950’lerde, beyin cerrahisi için hazırlanan hastaların korteksinin elektriksel olarak uyarılması rutin hâle geldi ve bu sayede vücut durumu üzerinde açık etkisi olan bölgeler keşfedildi (6. Bölüm). Solunum, kan basıncı, kalp atış hızı ve göz bebeği çapındaki değişiklikler düzenli olarak tespit edilmiştir. Örneğin singulat korteksin elektrikle uyarılması neredeyse tüm otonomik süreçleri ve birçok endokrin mekanizmayı etkiler. Bu etkilerin birçoğu hipotalamus aracılığıyla gerçekleşir, ancak korteksten medullaya uzanan doğrudan projeksiyonlar vücut üzerinde daha da hızlı etkilere yol açar.

Beyin vücudu hayatta tutar, ancak hasara da neden olabilir. Kronik olarak artmış kalp atış hızı, kalp atış hızı değişkenliğinin azalması gibi (bu sadece her kalp atışı arasındaki zaman değişimlerinin bir ölçüsüdür) erken ölüm için bir risk faktörüdür. Julian Thayer ve meslektaşları hem deneysel olarak tetiklenen endişenin hem de kaygı eğiliminin yüksek kalp atış hızı ve düşük kalp atış hızı değişkenliği ile nasıl ilişkili olduğunu belgelemiştir (Brosschot, Gerin ve Thayer 2006; Brosschot, Verkuil ve Thayer 2018). Basitçe söylemek gerekirse, endişe sizi öldürebilir (bkz. 5. Bölüm).

NE TÜR İŞLEVSEL AĞLAR?

İşlevsel ağlar, fiziksel bağlantılarına değil, beynin farklı bölgele-
rindeki sinyallerin ilişkilerine dayanır. İşlevsel ağların uzamsal
büyüklüğü, yakın bölgeleri birbirine bağlayan devrelerden beyni
boydan boya kat eden büyük ağlara kadar önemli ölçüde değişir.
En ilgi çekici ağlar muhtemelen fonksiyonel MRI ile keşfedilen-

lerdir. Ağları belirleyebilmek için araştırmacılar, temel unsurları (beyin için alanlar diyelim) farklı gruplar hâlinde sıralayan genel bilgisayar bilimi algoritmaları olan “kümeleme yöntemlerinden” faydalanmaktadır. Amaç, bir dizi elemanı *topluluklar* olarak da bilinen doğal kümelere ayırmaktır. Bunlar ağ araştırmacıları tarafından modüller olarak da adlandırılır, ancak 4. Bölümde tartışılan “modülerlik” anlamı göz önüne alınınca sinirbilim örneğinde bu durum kafa karıştırıcıdır. Sezgisel olarak, bir topluluk dış bağlantılardan daha fazla iç bağlantıya sahip olmalıdır. Örneğin, Amerika Birleşik Devletleri’ndeki tüm aktörleri ele alırsak, onları tiyatro ve film kümeleri olarak gruplandırabiliriz (tiyatro oyuncularını birbirleriyle çalışır ve birbirlerini film oyuncularıyla çalıştıklarından ve tanıdıklarından daha fazla tanırırlar). Bu kavram şu şekilde biçimlendirilebilir: Topluluklar, grup içi bağlantıların sayısını en üst düzeye çıkararak ve gruplar arası bağlantıların sayısını en aza indirerek bir dizi nesneyi alt bölümlere ayırarak belirlenir. Bir grafikteki bağlantının, birlikte çalışmış iki tiyatro oyuncusu ya da aynı filmde oynamış iki film oyuncusu gibi söz konusu ilişkiyi paylaşan iki öge arasındaki bir bağlantı olduğunu unutmayın. Dolayısıyla, tiyatro oyuncuları diğer tiyatro oyuncularıyla gruplaşma eğiliminde olacak ve film oyuncularıyla daha az gruplaşacaklar ve bunun tersi de geçerli olacaktır.

En popüler bölümlenme şemaları, tek tek öğeleri (bir beyin ağındaki beyin bölgeleri, bir sosyal ağdaki kişiler, vb.) benzersiz gruplara ayırır. Ağdaki bir düğüm sadece ve sadece bir topluluğa aittir. Yukarıda bahsedilen Yeo ve meslektaşlarının çalışması, dinlenme hâlindeki fonksiyonel MRI verilerine dayanarak, her bir yerel doku parçasının yalnızca bir topluluğa ait olduğu, tüm korteksin yedi topluluklu bir bölümünü betimlemiştir. Başka bir deyişle, bütün alan ayrışık topluluklara bölünmüştür. Bu zarif çalışmalarını çok etkili olmuş ve yedi ağı bölümleri korteksin bir tür

standart alt bölümü olarak kabul edilmiştir (bkz. Şekil 10.5). İlginç bir şekilde, korteksin 17 topluluklu alternatif bir alt bölümünü de tanımladılar, ancak bu çok popüler olmadı, çünkü muhtemelen 17 sayısı, sinirbilimcilerin kafalarının alması için “çok büyük”tü. Ayırık kümeler bir sistemin tanımlanmasını basitleştirirken, değerli bilgilerin kaybına yol açacak kadar fazla esnek değiller mi?

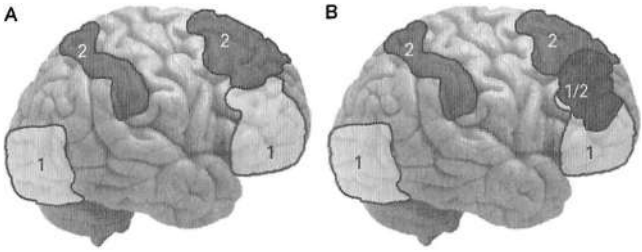
Aktörler topluluğunu tekrar düşünelim. Belki oyuncularını tiyatro ve film gruplarına ve belki de Broadway'deki ve Broadway dışındaki tiyatro sanatçıları gibi diğer bazı belirgin alt gruplara ayırabiliriz. Ancak gerçek dünyadaki gruplandırmalar nadiren bu kadar basit olur ve bu gibi hâllerde belirli bir sanatçı birden fazla gruba ait olabilir (örneğin hem tiyatro hem de sinema oyunculuğu gibi). Aslında, sosyoloji ve biyoloji de dâhil olmak üzere çeşitli bilimsel disiplinler, örtüşen ağ organizasyonunun potansiyelini fark etmişlerdir. Örneğin, kimyasal etkileşimlerin incelenmesi, proteinlerin önemli bir kısmının birkaç protein grubuyla etkileşime girdiğini ortaya koymakta, bu da gerçek ağların birbiriyle örtüşen toplulukların iç içe geçmiş kümelerinden oluştuğunu göstermektedir (Palla vd. 2005, 814). Peki ya beynimiz?

Daha önce tartışılan bağlantı “çekirdeğinin” kortekse veya tüm beyne dağılmış bölgeleri içeren türlerini düşünün. Bu bölgeler yalnızca güçlü bir şekilde birbirine bağlanmış olmakla kalmaz, aynı zamanda beynin diğer birçok bölümüyle de bağlantılıdır. Başka bir deyişle, tanım gereği, çekirdeğin bölgeleri diğer birçok bölgeyle konuşan alanlardır. Geleneksel ayırık ağ bölümlenme şemaları *topluluk içi* gruplamayı vurgularken, *topluluklar arası* etkileşimleri en alt düzeye indirir. Ancak çekirdeğin bölgeleri hem çok yüksek oranda birbirine bağlıdır hem de beynin farklı bölümleriyle bağlantılıdır. Peki, bu konuda nasıl düşünmeliyiz? Ağ biliminin yardımcı olabilecek başka araçları da vardır. Bunlardan biri, düğümleri hesaplama özelliklerinin

bir spektrumuna sahip olarak düşünmektir. Hem bir düğümün ne kadar iyi bağlantılı olduğu hem de bağlantılarının ne kadar geniş bir alana yayıldığı önemlidir. Özellikle iyi bağlanmış düğümlere “hub” adı verilir (“havaalanı hub”ına benzer bir anlama) ve bu özellik resmen *merkezilik* adı verilen matematiksel bir ölçütle yakalanır. Hub’lar, birçok toplulukla bağlantısı olan *bağlayıcı hub’lar* ve kendi toplulukları içinde iyi bağlantılı olan *bölgesel hub’lar* gibi birçok farklı türe sahiptir (Guimera ve Nunes Amaral 2005). Dolayısıyla bağlayıcı hub’ları genel sistemde bölgesel düğümlere kıyasla daha “merkezi” olan düğümler (İng. Node) olarak düşünebiliriz.

Bağlayıcı merkezler olarak işlev gören düğümler, farklı sinyal türlerini entegre etme (farklı kaynaklardan bağlantı alıyorsa) veya sinyalleri geniş çapta dağıtma (farklı hedeflere yansıtıyorsa) potansiyeline sahip oldukları için oldukça ilginçtir. Toplulukların birer ada olmadığını özellikle hatırlatmaktadırlar; bir topluluk içindeki düğümlerin hem kendi topluluklarıyla hem de diğer kümelerle bağlantıları vardır.

Daha iyi bir beyin biriminin bir bölge değil, bir ağ olduğunu öne sürdük. Ancak beyin gibi birbirine son derece bağlı sistemlerde, tüm sistemi kopuk ve ayrı ağlara bölmek hâlâ çok sınırlayıcı görünmektedir. (Bu yaklaşım, genellikle nispeten modüler olma hedefiyle tasarlanan mühendislik sistemlerinde daha tatmin edicidir). Bir alternatif, ağları doğal olarak birbirleriyle örtüşen yapılar olarak düşünmektir. Bu tür bir tanımda, beyin bölgeleri toplulukları -ağlar- hâlâ doğru birimdir, ancak belirli bir bölge, daha önce tartışılan aktörler topluluğu örneğinde olduğu gibi, bunların birkaçına katılabilir. Daha kapsamlı düşünecek olursak, bir sistemi topluluklar açısından tanımlayabiliriz ancak her bir düğümün aynı anda tüm topluluklara ait olabilmesine imkân tanıyabiliriz. Bu nasıl çalışır? Bkz. Şekil 10.6.



Şekil 10.6 Ayırık ve örtüşen ağlar. (a) Ayırık bölümlenme en yaygın olarak sinir-bilimde incelenmektedir. (b) Beyin ağları örtüşen olarak da kavramsallaştırılabilir. Bu durumda, alanlar aynı anda birden fazla ağa ait olabilir, örneğin her iki topluluğa ait olan “1/2” etiketli kısım gibi.

Laboratuvarımızdaki bir çalışmada, her beyin bölgesinin bir topluluğa kademeli bir şekilde katılmasına izin verdik; bu, 0 ile 1 arasında sürekli değişen üyelik değerleriyle belirlendi; 0, düğümün bir topluluğa ait olmadığını ve 1, benzersiz bir şekilde bir topluluğa ait olduğunu göstermektedir (Najafi ve ark. 2016). Üyelik değerlerini, bir düğümün her bir topluluğa katılım gücü olarak düşünebiliriz. Üyeliği, toplamı 1 olacak şekilde sonlu bir kaynak olarak düşünmek de faydalıdır. Örneğin, bir oyuncunun tiyatro kümesine üyeliği 0,7 ve film kümesine üyeliği 0,3 olabilir ve bu da iki kümeye katılımın göreceli derecesini gösterir. Laboratuvarımızın çalışmasında, geçmişte diğer algoritmaların önerdiği gibi kortikal ve subkortikal bölgeleri beş, altı veya yedi topluluğa ayırmanın makul olduğunu gördük. Ancak “özel” hub’larla sınırlanmayan yoğun topluluk örtüşmesini de ortaya çıkardık. Birçok durumda, tüm topluluk açıkça anlamlı bir işlevsel birimken, aynı zamanda düğümlerinin çoğu hâlâ diğer ağlardaki geniş bir beyin bölgesi kümesiyle anlamlı bir şekilde etkileşime giriyordu.

Çalışmamızın ve diğer grupların ilgili çalışmaları, yoğun bir şekilde örtüşen toplulukların beyin bölgeleri ve işlevleri arasındaki esnek ve göreve bağlı eşleşmeyi yakalamak için çok uygun olduğuna işaret etmektedir. Sonuç olarak, birbirine son derece bağlı bir sistemi, birçok önemli bilgiyi kaybetmeden alt bölümlere ayırmak çok zordur. İhtiyacımız olan şey, bunu sofistike yollarla yapmamıza olanak tanıyan bir dizi araçtır. Bu araçlara hem bu bölümde tartışıldığı gibi ağların uzamda nasıl organize olduğunu düşünmek için hem de bir sonraki bölümde ele alacağımız gibi zamanda nasıl organize olduğunu düşünmek için ihtiyacımız var.

AĞLAR DİNAMİKTİR

Beyin bulunduğu yerde donuk değil, dinamik, sürekli hareket eden bir nesnedir. Bu doğrultuda, ağları da statik olmayıp zamanla değişir. Bir birey bebeklikten ergenliğe, yetişkinliğe ve yaşlılığa doğru olgunlaştıkça beyin yapısal olarak değişir. Ancak bu noktada vurgulamak istediğim değişiklikler, çok daha hızlı zaman aralıklarında meydana gelen, saniyeler ile dakikalar arasında ortaya çıkan davranışların sergilenmesine eşlik eden değişikliklerdir.

Bölgeler arasındaki işlevsel bağlantılar -sinyallerinin ortak olma derecesi- bilişsel, duygusal ve motivasyonel taleplere bağlı olarak sürekli değişmektedir.⁵ Bir kişi duygu açısından önemli bir uyarana dikkat ettiğinde (örneğin geçmişte hafif bir şokla eşleşmişse), görsel korteks ile amigdala arasında işlevsel olarak artan bir bağlantı görülür. Bir kişi, öncül bir ipucuyla, doğru şekilde yerine getirmesi hâlinde ekstra para kazanacağı zorlu bir görevi yerine getirdiğinde, parietal/frontal korteks (görevi yerine ge-

tirmek için önemlidir) ile ventral striatum (ödülle ilgili süreçlere katılır) arasında artan işlevsel bağlantı gözlemlenir ve bu böyle devam eder. Sonuç olarak, ağ işlevsel organizasyonunun değişken olduğu anlaşılmalıdır. Geçtiğimiz on yılda, araştırmacılar, sosyal, teknolojik ve biyolojik sistemleri nasıl gördüğümüzü anlatan, ağların zaman içinde nasıl değiştiğini tanımlamak için yöntemler geliştirdiler.

Beyin ağları dinamiktir. Örneğin, daha önce bahsedilen fronto-pariyetal ağ, bir nesneye dikkat etmek, bilgiyi akılda tutmak veya önceden verilmiş bir yanıtı saklamak gibi birçok zorlu görevle meşgul olur. Eğer bir kişi zihinsel olarak pasif bir şekilde müzik dinlemekten bu görevlerden birini yerine getirmeye geçiş yaparsa (örneğin, kendisine yeni tavsiye edilen bir kitabın adını hatırlamaya ihtiyaç duyarsa), frontal-pariyetal ağın durumu da buna uygun olarak değişecektir, öyle ki ağdaki alanlardaki sinyaller giderek senkronize olacak ve bilgiyi akılda tutma görevini destekleyecektir.

Ağların dinamik olduğu ikinci ve daha radikal bir yol daha vardır. Bu, ağların sabit bölgeler topluluğu olarak değil, hesaplama ihtiyaçlarını karşılamak için kurulan ve dağılan koalisyonlar olarak görüldüğü durumdur. Örneğin, t₁ zamanında, R₁, R₂, R₇ ve R₉ bölgeleri doğal bir küme oluşturabilir; daha sonraki bir t₂ zamanında, R₂, R₇ ve R₁₇ bölgeleri birleşebilir. Perspektifteki bu değişim, en azından daha uzun süreler için, bir ağın tutarlı bir birim olduğu fikrini tartışmalı hâle getirmektedir. Hangi noktada bir bölgeler birliği X topluluğundan başka bir şey hâline gelir? Örneğin, fronto-pariyetal ağı oluşturan beyin bölgeleri o anki zihinsel faaliyetten bağımsız olarak mevcuttur; birincisi, kişi gerçekten uyuyor ya da anestezi altında olabilir. Söz konusu alanlar birbirleriyle güçlü bir iletişim içinde olmayabilir. Bu durumlarda yine de işlevsel bir birim olarak mı görülmelidirler?

Bölgeler zihinsel bir faaliyetle meşgul olduklarında, sinyalleri daha güçlü bir şekilde senkronize olur. Ancak bu süreç boyunca ağ ne zaman “aktif” olarak görülmelidir? Zihin, durumdan duruma dalgalanırken, ağların buna uygun olarak uyum sağladığını ve çözüldüğünü görebiliriz. Bu durum bir grup dansçının bir eylem ilerledikçe birleşmesi ve ayrılması gibi değildir. Önemli olan ortak durumlarının zamansal değişimidir.

BÜYÜK ÖLÇEKLİ İŞLEVSEL ENTEGRE SİSTEMLER

İnsanları inceleyen araştırmacılar sıklıkla korteks merkezli devrelere odaklanır. Örneğin dikkat için önemli olan parietal ve frontal korteks bölgeleridir. Öte yandan, fareler ve sıçanlar gibi insan olmayan hayvanlara odaklanan araştırmacılar, kortikal olmayan devrelere odaklanma eğilimindedir. Örneğin ödüllendirici bir yemekle sonuçlanan bir görevi yerine getirmek gibi motive olmuş davranışlar için önemli olan striatum ve orta beyin bölgeleridir. Ancak beyin, araştırmacılar tarafından dayatılan sınırlara uymamaktadır. Nörooks boyunca birden fazla seviye birlikte çalışır.

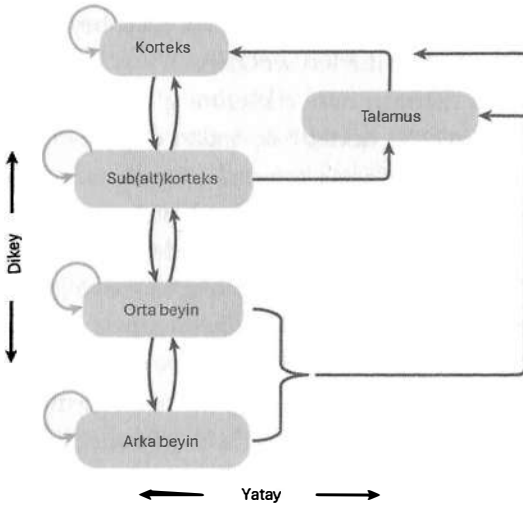
Aşağıdaki devre sınıflarını ele alalım (Şekil 10.7):

1. Kortikal devreler
2. Subkortikal/beyin sapı devreleri
3. Kortikal-subkortikal döngüler
4. İnen sistemler
5. Çıkan sistemler

Kortikal devreler. Korteks çok zengin bir şekilde birbiriyle bağlantılıdır. Sadece yakın bölgeler arasında (birincil ve ikincil görsel korteks gibi) değil, uzak bölgeler arasında da (örneğin, temporal ve frontal korteksi birleştiren) yollarla karşılaşırız. 2. Bölümde

tartışıldığı gibi, kortikal alanlar organize beyaz madde lif demetleriyle fiziksel olarak birbirine bağlıdır.

Subkortikal/beyin sapı devreleri. Bu grup oldukça heterojendir ve üç sektör içerir: ön beyin, orta beyin ve arka beyin. Tüm bu seviyelerde çok alanlı devreler mevcuttur ancak bunlar birbirleriyle de bağlantılıdır. Örneğin, amigdala projeksiyonları beyin sapı boyunca aşağıya doğru ilerleyerek birden fazla bölgede sinapslar oluşturur ve bunların birçoğu geri yansiyarak birden fazla alanı birbirine bağlayan devreler oluşturur. Özellikle, amigdala hem ventral tegmental alan hem de orta beyindeki periaqueductal gri ile çift yönlü olarak bağlantılıdır ve bunlar da birbirleriyle bağlantılıdır.⁶



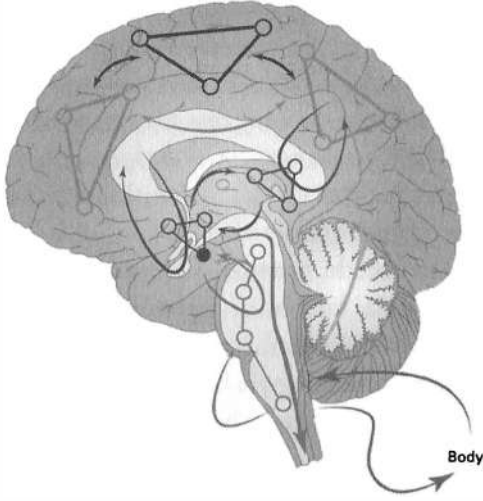
Şekil 10.7 Merkezi sinir sisteminde yatay ve dikey iletişim. Korteks ve bazal altkorteks ön beyin bir parçasıdır, talamus da öyle. Orta beyin ve arka beyin, beyin sapında yer alır.

Kortikal-subkortikal döngüler. Kortiko-bazal gangliyon devreleri burada paradigmatik örnektir; neredeyse tüm korteksi içerirler. Bir diğer esaslı bağlantı sistemi amigdala ile korteksi birbirine bağlar; bu durumda, bazal gangliyon döngülerinde olduğu gibi bazı yollar talamus yoluyla kortekse geri döner, ancak amigdala-dan kortekse de çok sayıda doğrudan projeksiyon vardır.

Aşağı inen sistemler. Ön beyin tabanındaki bazı subkortikal yapılar beyin sapının tamamı boyunca projeksiyon yapar. Bu, daha önce de belirtildiği gibi, orta beyin tegmentumundan omuriliğe bağlantıları olan amigdala ile gösterilmiştir. Aynı şekilde, hipotalamus da beyin sapı boyunca projeksiyon yapar.

Yukarı çıkan sistemler. Birden fazla beyin sapı bölgesi, ön beyin alt korteksi ve korteks de dâhil olmak üzere beynin her tarafına yayılan nörotransmitterleri sentezler.

Tüm bu sistemler nasıl etkileşime girer? Burada “yatay” ve “dikey” etkileşimler ve devreler açısından düşünmek faydalı olacaktır (bkz. Şekil 10.7). Yatay konumda, ana unsurlar beynin aynı seviyesinde yer alır, örneğin korteksten kortekse giden yollar gibi. Dikey boyut, bazal gangliyon döngülerinde olduğu gibi kademe-leri geçmektedir. Genel olarak, yatay ve dikey boyutlar, sinyallerin değişen uzamsal mesafeler boyunca iletişimini ve entegrasyonunu destekler. Buna ek olarak, nispeten kapalı ve nispeten açık devreler tamamlayıcı tasarımlar sunmaktadır. Birincisi, işlem akışının dış etkilerden daha fazla ayrılmasını sağlarken; ikincisi, geniş kapsamlı etkilere yol açan sinyallerin dağılımını ve sınırların ve kategorilerin bulanıklaşmasını destekler- algıya karşı eylem, bilişe karşı duygu vb. Devreler korteksi subkortikal ön beyinle, subkortikal ön beyin beyin sapıyla ve hepsini bir araya getirerek (bkz. Şekil 10.8) nöroaks boyunca çoklu yakınsama bölgeleri - merkezleri - oluşturmaktadır.



Şekil 10.8 İşlevsel olarak entegre sistemler beynin birden fazla seviyesini birbirine bağlar, öyle ki yerel devreler büyük ve daha büyük devrelerle birleşir.

Anatomi alanı, iletişim için gerekli yapısal omurgayı sağlar; ancak bu yapısal omurgadan, geçici olarak bir işlevsel devre oluşur ve bu devre anatomiden yontularak oluşturulur. Bu özel devre, iş birliği içinde olan ancak uzamsal olarak dağıtık nöron topluluklarından oluşur. Bu anlamda, uzamsal olarak komşu değil ama işlevsel olarak eşgüdümlüdür. Dolayısıyla, işlev her zaman anatomiye bağlı olsa da devreler işlevsel ilişkiler düzeyinde anlaşılmalıdır.

Bu bölümde geliştirilen fikirlere göre, büyük ölçekli bağlantı sistemlerinin, karmaşık davranışların beyin tarafından nasıl gerçekleştirildiğini anlamak için kritik öneme sahip olduğunu öne sürmekteyim. Ben bunlara işlevsel olarak entegre sistemler diyorum (bkz. Şekil 10.8).⁷

İşlevsel olarak bütünleşik sistemler kavramının yapı ve işlevi ilişkileştirilmede nasıl faydalı olduğunu göstermek için, duygunun nöronal temellerini araştırmayı, yani duygunun beyinde nerede bulunduğunu araştırmayı ele alalım. Sinirbilim bir buçuk asırdır bu sorunun peşinden koşmaktadır.

Duygular vücudu otonom, nöroendokrin ve kas-iskelet sistemleri aracılığıyla, kısmen de hipotalamusa ve beyin sapı ve medulladaki vücutla bağlantılı yapılara erişimi olan işlevsel olarak entegre sistemler aracılığıyla harekete geçirir. Duygular aynı zamanda farklı beyin yanıtlarını harekete geçirerek dikkat, hafıza ve karar verme süreçlerini etkiler. Nörotransmitter sistemleriyle yakından ilişkili olan beden ve beynin etkileşimi, başlangıçta en sağlam anatomik yollara dayanmaktadır, ancak beynin büyük bölümünü kapsayacak şekilde hızla yayılmaktadır. Bunun nasıl başarıldığı, büyük kombinatorial anatomik bağlantı ve dağıtık işlevsel bağlantı dâhil olmak üzere bölümün başında açıklanan genel organizasyon ilkelerine bağlıdır. Bu özellikler, ciddi ağ örtüşmesi ile birlikte, biyolojik öneme sahip olayların organizmanın karşılaştığı talepleri karşılamak için ağ yapısının zamansal değişimine yol açmasını sağlar.

Duygu, bazen algıyı belirli bir nesneye odaklanmaya yönlendirmek veya bilişi bir tür bilgiden diğerine kaydırmak gibi bir “yanlılaştırma” mekanizması olarak nitelendirilir. Ancak duygu bu fikirle yeterince açıklanamaz—bundan çok daha fazlasıdır. Duygu, algısal, motor, motivasyonel veya bilişsel olarak tanımlananlar da dâhil olmak üzere büyük ölçekli ağların özelliklerini dinamik olarak etkiler.

Bu öneri, neden amigdala ve hipotalamus gibi bazı yapıların duygu için bu kadar önemli olduğunu da açıklar —bu ya-

pılar, dağıtık işlevsel olarak bütünleşmiş sistemlerin önemli merkezleridir. Bu çerçevenin benimsenmesi, “duygusal beyin” olarak belirli alanları işaret etmenin veya hatta insan araştırmalarında kortekse, hayvan çalışmalarında ise subkortekse odaklanıldığı gibi beynin belirli seviyelerine odaklanmanın eksikliklerini açıkça ortaya koyar. Sonuç olarak, duygu—“duygu”dan söz etmek anlamlı olduğu sürece—diğer tüm zihinsel alanlar gibi, sinir sisteminin büyük ölçekli bir ağ özelliğidir.

KORKUNUN SÖNMESİ

10. Bölümde genel anlamda beyindeki devrelerin karmaşık davranışları oluşturmakta nasıl kilit bir rol oynadığını tartıştık. Peki bu durum pratikte nasıl ortaya çıkıyor? Daha sağlam bir örnek vermek gerekirse, *öğrenmenin sönmesi* durumunu tartışacağız: koşullu uyaran (ışık) ve koşulsuz uyaranın (küçük bir şok) arasındaki bağlantı öğrenildikten sonra, bir hayvan için dünya değiştiğinde ve artık biri diğerine yol açmadığında, nasıl oluyor da hayvan ışığın artık şok verileceğinin habercisi olmadığını öğreniyor?

Pek çok diğer 9 aylık bebekler gibi, “Küçük Albert” da ufak beyaz bir farenin varlığından aslında rahatsız olmamıştı. Fakat, diğer bebeklerin aksine, davranışçılığın erken dönem savunucularından olan John Watson tarafından yürütülen bir çalışmada katılımcıydı. Psikolojideki en tartışmalı deneylerden biri olan bu çalışmada, Watson ve asistanı Rosalie Rayner, klasik koşullanma hakkında bildiklerini bebekte korku duygusunu tetiklemek için uyguladılar. Bebeğe önce beyaz bir fare gösterdiler ve arkasından çok yüksek ses çıkartan bir demir gonga şiddetle vurdular. Tabii, Küçük Albert’in ağlamaya başlaması şaşırtıcı değildi. Bu ikisinin birlikte verildiği çok sayıda uygulamadan sonra, Watson ve Rayner bebeğe sadece beyaz fareyi gösterdiler ve bu durum da “korku yanıtına” yol açtı (bebek ağlamaya başladı). Yani, başta nötr olan bir uyaranı koşullandırmışlardı ve artık bu uyaran aslında yüksek

* Çeviri: Özge Yılmaz.

sesin neden olduđu bir tepkiyi uyandırıyor. İnsanların duygularını şekillendirme yetisi ile gurur duyan Watson, daha sonra pazarlama yoluna gitti ve bebeklerin psikolojik bakımları ile ilgili etkili bir kitap yazdı -evet yutkunabilirsiniz.

Şu an sadece sapkın bir deney olarak görülen bu araştırmada Watson ve Rayner, özellikle Rus fizyolog Ivan Pavlov'un deneylerinin üzerine klasik koşullanma hakkındaki bilgi birikimini kullanmışlardı. Bugün okullarda hepimiz Pavlov'un köpeklerinin zili duyduklarında nasıl salya salgıladıklarını öğreniyoruz. Koşullu yanıtları keşfetmesi, fizyoloji ve psikoloji bilimine yaptığı en önemli katkılardan biriydi. (Pavlov, 1904 yılında "sindirim fizyolojisi üzerine yaptığı ve konunun en can alıcı yönleri hakkındaki bilgileri şekillendiren ve genişleten çalışmaları nedeniyle" Nobel Ödülü'nü kazanmıştır.)¹ Pavlov ayrıca, kendisinin "koşullu reflekslerin içsel olarak baskılanması" olarak bahsettiği konuyla da oldukça ilgiliydi. Ödüllendirmenin olmadığı durumların kazanılmış davranışın zayıflaması ya da yok olması ile sonuçlandığını vurgulamıştı; örneğin, köpeklerde zili duymalarının üzerine yiyecek almamaları salya salgısının azalmasına yol açmıştı. Daha genel bir deyişle, daha önce birbirleri ile eşleştirilmiş olan koşullu uyaran (İng. CS: Conditioned response) koşulsuz uyarı (İng. UCS: Unconditioned response), mesela şoku artık öngörmediğinde, CS yavaş yavaş koşullandırılmış yanıtı üretmez oluyordu. Bu sürece *sönme* denmektedir.

Korku koşullanması psikolojideki en etkileyici paradigmalardan biri olmuştur. Bunun kadar popüler olmasa da sönme de oldukça ilgi toplamıştı. Birbiriyle ilişkili paradigmalardan oluşan geniş bir aileyi içeren her iki fenomenin de önemi, tabii ki, laboratuvarın dışına taşmıştı. Her beş Amerikalının dördü yaşamları boyunca bir travmaya maruz kalacak ve çoğu, fobi, sosyal anksiyete ve stres sonrası kaygı bozukluğu gibi bir kaygı bozukluğu geliştirecekti. Bu koşullar gerçekten kişiyi güçsüzleştirebilir ve

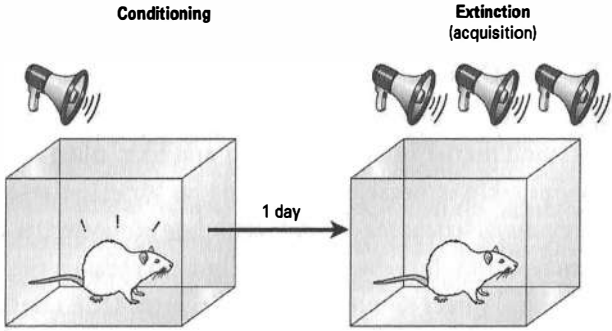
hayat kalitesine büyük ölçüde zarar verebilir. Bu durumları iyileştirmek ya da en azından hafifletmek için bir dizi psikolojik tedavi yöntemi geliştirilmiş olması şaşırtıcı değildir.

“Maruz bırakma terapisi” gibi travma odaklı yaklaşımları ele alalım. İnsanlar bir şeyden aşırı korktuklarında bu objelerden, aktivitelerden ya da durumlardan kaçınma eğilimindedirler. Örneğin, bir kişi sosyal anksiyete yaşıyorsa kutlama partilerinden kaçınabilir. Önceleri kaçınma faydalı görünebilir; fakat bir süre sonra korkulan obje ya da durum oldukça can sıkıcı olabilecek bir hâl alır. Uzun vadede kaçınma, kişiyi korkulan nesnelerden/durumlardan uzaklaştırarak oldukça olumsuz sonuçlar doğurabilir. Maruz bırakma terapisinde, kişi korkuyu tetikleyen olaya güvenli bir ortamda maruz bırakılır. Aslında ana fikir, olayı olumsuz bir deneyim takip etmezse ve çok sayıda bu tür eşleştirme yapılırsa, birey duyarsızlaşacak ve olay artık hoş olmayan bir sonuç uyandırmayacaktır. Bu sebeple, maruz bırakma terapisinin genel mantığı sönme süreci ile aynıdır. Yani, CS artık UCS tarafından takip edilmezse oldukça olumsuz olan bu koşullanmış yanıt yok olur. Maruz bırakma terapisinin işe yaradığı durumlarda, onu bu kadar başarılı kılan nedir? Bu uygulama için en doğru zaman ne zamandır? Şu anda bu soruların cevaplarını bilmiyoruz, çünkü hem davranışsal hem de sinirbilimsel düzeyde sönmenin incelenmesinin son derece zor olduğunu görmekteyiz.

BİLİŞSEL BİR DUYGU BASKILAMA OLARAK KORKUNUN SÖNMESİ

Şimdi korkunun sönümlenmesinin nasıl olduğuna daha derinlemesine bakalım (Şekil 11.1). Koşullanmış bir uyaran, geçmişte eşleştirilmiş olduğu bir koşullu olmayan uyaranı artık öngörmü-

yorsa, CS koşullu yanıtı üretmeyi bırakır. Pavlov'un kendisi de bu değişimin "içsel inhibisyonun gelişimini" içerdiğine inanıyordu, fakat "inhibisyon durumuna geçen" kortikal hücrelere kısa bir atıf haricinde, katılım gösteren mekanizmalar oldukça belirsizdi (Pavlov 1927). Ancak, CS'nin koşullanmış yanıtın baskılanmasına izin veren *inhibitör* özellikler içerdiği görüşü, sönmenin açıklanmasında merkezi bir rol oynamıştır.

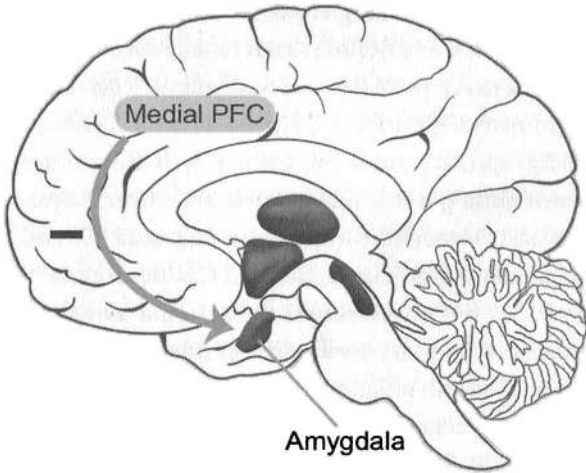


Şekil 11.1 Korkmayı unutmak. Kaçınma koşullanmasından sonra, koşullu uyaran, koşullu yanıt artık üretilmeyece kadar tek başına birçok kez sunulur.

Koşullanmadan sonra hayvan verilen sestten sonra donup kalırken, sönme gerçekleştiğinde hayvan normal bir şekilde hareket eder.

Klasik koşullanma esnasında korkunun *edinimi* beyin sapındaki pek çok hedef bölge ve amigdala ile bağlantılıdır (5. Bölüm). Ama peki *sönme*? Prefrontal korteksin genel olarak davranış, özel olarak duygu regülasyonundaki rolü sinirbilimde önemli bir temadır. Eğer bu sorunun cevabı bir sıçan üzerinde araştırılıyorsa, sıçanlarda belirgin bir lateral prefrontal korteks bulunmadığından (hatta bazı araştırmacılar sıçanların, primatlardaki lateral prefrontal kortekse karşılık gelen bir beyin bölgeleri olup olma-

dığını bile sorgulamaktadır), bakılması gereken ilk aday frontal lobun medial bölgesi olacaktır. 1990'ların başlarında Joseph LeDoux ve arkadaşları medial prefrontal korteksin korkunun sönmesinde önemli bir rol oynadığını belirtmişlerdi (Morgan, Romanski, ve LeDoux 1993). Medial prefrontal korteksi (PFK) hasarlı hayvanlarda öğrenilmiş çağrışımların sönümlenmesi fark edilir derecede uzun sürmüştü. Medial PFK, beyin sapındaki koşullu yanıtları üreten pek çok hedef bölgenin yanı sıra amigdala ile yoğun bir şekilde bağlı olduğundan, bulgular medial PFK'nin amigdalayı baskıladığı ve böylece koşullu yanıtı durdurduğu fikri ile tutarlıydı. Korku sönmesinin bu mekanizması eski görüşle uyushmaktadır: biliş medial PFK'ya bağlıdır, duyguların kontrolü amigdala ve diğer subkortikal yapılara bağlıdır (Şekil 11.2).



Şekil 11.2 Korkunun sönmesi ile ilgili önerilen ilk mekanizma. Medial prefrontal korteksi (PFK) amigdalayı inhibe eder ve böylece koşullu uyaran artık onu öngörmediğinde koşullu yanıtın ortaya çıkmasını engeller.

Peki davranışsal olarak sönme nedir? LeDoux'nun grubu sönme prosedürünü uyguladıkları deneyde, sıçanlardaki genel korkusuzluk durumunu tanımlamaya çalıştılar. Hayvanlar basitçe alışılmadık bir şekilde cesur olmaya ve korkunun yokluğunu yeni kişiliklerinin bir tezahürü olarak farz etmeye mi başlamışlardı? Hayır, sıçanlardaki genel korku hâli değişmiş gibi görünmüyordu. Fakat, önceki CS'ye maruz bırakıldıklarında, eskisi kadar kafaya takmamışlardı ve böylece uyarının donma davranışı üretme kabiliyeti yok olmuştu.

Şimdi sönümlenme sürecinin derinine inelim. CS artık kaçınılacak bir durumu öngörmediğinde, hayvanın bu bilgiyi hesaba katması ve hâlihazırda tehlikesiz olan ortamın güvenliği işaret eden özelliklerini öğrenmesi gerekir. Peki bu neden sadece CS UCS'yi artık çağrıştırmadığında oluyor? CS tamamen farklı bir ortamda ya da bağlamda sunulduğundan mı? Peki ya orijinal CS (buna CS₁ diyelim) şimdi başka bir çevresel uyararla aynı anda ortaya çıkıyorsa (buna CS₂ diyelim)? Eğer sonuç olarak UCS oluşmuyorsa, güvenlik, CS₁ (belki de artık koşulsuz uyarıyı öngörmediği için) sayesinde mi, yoksa CS₂ (CS₂'nin ortaya çıkışı dünyanın daha güvenli olduğuna işaret ediyor) sayesinde mi kurulmuş olur? Deneyler, sönme süreci sırasında (CS₁ eşlik eden UCS olmadan sunulduğunda), orijinal CS₁'in yanında başka bir uyararla (CS₂) birlikte verilmesi durumunda *güvenli olarak değerlendirilmeyeceğini* göstermektedir. Bu durum bazen “sönmeye karşı koruma” olarak adlandırılmaktadır. Başka bir deyişle, orijinal CS ile UCS arasındaki ilişki korunmuştur ve CS tek başına sunulduğunda ise koşullanmış yanıtı doğurur ve “korku” devam eder. UCS'nin yokluğu başka bir etkene (CS₂) atfedilir ve aslında hayvan dikkatli olsa iyi eder (CS₁ konusunda). Sönmeye karşı koruma yaratan bir diğer benzer durum ise, hayvan tarafından o anda yapılan yeni bir hareket güvenli bir duruma (UCS'nin orta-

ya çıkışı engellendiğinde) yol açtığında da ortaya çıkar. Bu sefer de cezadan kurtulma gücü bu harekete atfedilir. Yine, hayvan CS1'den korkmaya devam eder.

Öğrenme süreçlerinin bu cilvesi, “geriye doğru engelleme” adı verilen bir senaryo ile de vurgulanmaktadır. Birleşik CS1 + CS2 (bir ışık ve bir ton gibi) uyarınının, bir UCS ile ilişkilendirildiğini düşünelim. Öğrenme bir kere gerçekleştiğinde, CS1 + CS2 ikilisinin sunumu doğası gereği koşullanmış bir yanıt oluşturacaktır. CS1 ya da CS2 tek başına verildiğinde ise birlikte verilmelerinden daha zayıf da olsa bir miktar koşullu yanıt ortaya çıkacaktır. Şimdi bu noktadan sonra eğer birleşik bir uyarının (CS1+CS2) öğelerinden biri (mesela ışık) UCS ile sürekli eş zamanlı verilirse, ikinci öğe (ses tonu) koşullu yanıtı üretmeyi kesecektir. Işık, UCS'yi kendi başına tümüyle öngörebildiği için, ses tonu UCS ile alakasız gibi görünür, yani geriye dönük olarak. Bu daha da çarpıcıdır çünkü bir CS'nin tahmini değeri, yokluğuna rağmen güncellenebilir. Bu durumda, ses tonunun değeri ışık tek başına verildiğinde güncellenmiş olur. Sönme her ne ise, hiç de aptal değil!

Özetle sönme, inhibisyonun basit bir formundan daha fazlasıdır. Öğrenmenin sofistike bir biçimidir ve bu sebeple “sönme belleği” genel olarak öğrenmede görülenlere benzer süreçleri içerir: edinim, pekiştirme ve geri getirme. Öğrenilen şey güvenlidir. Bu, bellek yapısının davranışı etkileme şeklinin nasıl oluşturulduğuna (edinim), nasıl güçlendirildiğine (pekiştirme) ve belirli durumlarda nasıl yeniden etkinleştirileceğine (geri çağırma) bağlıdır. Ana hedef, neyden korkulması ve dolayısıyla kaçınılması gerektiğini, ayrıca, neyin güvenli olduğu ve özel bir önem gerektirmediğini ve hatta yakınlaşılabileceğini öğrenmektir. Bu süreci yöneten unsurlar iki sınıfa ayrılır: defansif yanıtları içerenler (bir uyarandan “korkmak” gibi) ve içermeyenler (“gü-

venli” algısı). Sönmenin başarıyla uygulanabilmesi için, CS-UCS ilişkisinin doğasının çözülmesi gerekir: CS, UCS’yi artık öngörmeyebilir, CS, UCS’yi eskisinden daha az güvenilir bir şekilde öngörebilir ya da CS, UCS’yi en az eskisi kadar öngörebilir, ancak UCS’nin ortaya çıkışını başka bir şey engelliyor olabilir. En tercih edilen sonuç, hayvanın gelecekte bir uyararla karşılaştığında korku ifade edip etmeyeceğini belirleyendir.²

SÖNME MEKANİZMALARININ DERİNİNE DALMAK

Sönme esnasında medial prefrontal korteksin önemli rol oynadığını gördük. Bu bölgenin yoğun olarak amigdala ile bağlantısı olduğu düşünülürse, öncekinin sonrakini baskıladığını düşünmek doğaldır. Fakat 1990’ların ortalarında yapılan erken dönem araştırmalardan bu yana medial PFK’nin amigdala’yı kontrol ettiği iddiası görece belirsizdir. Örneğin bazolateral amigdalanın kimyasal olarak bloklanması, sönmeye ya hasar verir ya da en baştan sönmenin gerçekleşmesini tamamen engeller.³ Buna ek olarak, amigdalanın sinapslarındaki morfolojik değişimlerin kendisi sönmenin pekiştirilmesini destekler. Bu bulgular amigdalanın medial prefrontal korteks tarafından baskılandığı görüşünü güçlü bir şekilde reddeder. Ek olarak, korku anılarının oluşturulması süreci için önemli olduğu gibi, güvenlik belleğinin oluşumu için de amigdala kritik bir bölgedir.

Anatomik olarak, medial PFK yolaklarının hedefi sadece amigdala değildir, aynı zamanda amigdala aktivitesi de medial PFK’ye yansıtılmaktadır. Yukarıdaki bulgularla birlikte, amigdala’yı medial PFK’nin “astı” olarak yerleştirmenin savunulacak bir tarafı yoktur, aksine bazı araştırmacılar amigdalanın aslında medial PFK’nin “üstü” olarak görülmesi gerektiğini öne sürmekte-

dir.⁴ Diğer bir deyişle, sönme esnasında amigdala ve medial PFK karmaşık yollarla iletişim kurmaktadır. Amigdalanın CS ve UCS arasındaki ilişkinin (korkunun öğrenilmesi) kurulmasında kritik bir rol oynadığı iyi bilinmektedir. Hatta, güvenliğin öğrenilmesine (sönme) amigdalanın ana katkısı verdiği konusu giderek daha çok netleşmektedir.

Bir CS, artık bir UCS'yi çağrıştırmadığında sönme öğrenmesinin gerçekleştiği ortam önemlidir. Hayvan CS'nin artık güvenli olduğunu *bu ortamda* öğrenir. Gerçekten de şimdi CS yeni bir bağlamda tekrar ortaya çıkarsa, hayvan savunmacı davranışlar sergiler -CS güvenli olduğunu burada çağrıştırmaz. Araştırmalar hipokampüsün sönmenin gerçekleştiği bağlamın kaydını tuttuğunu göstermiştir. Bu tarz bir öğrenme temeldir; zaten hayvan için bir CS'nin güvenli olduğunu sönmenin gerçekleştiği durumlara benzemeyenlere de genellemesi felaketle sonuçlanabilir. Hipokampüsün bağlamsal öğrenmeye katkısı aşağıda tartışılacaktır, fakat önce bu yapının çok zor yollardan öğrenilenlerden bazı işlevlerini ele alalım.

HİPOKAMPÜS:

TRAJİK BİR BEYİN AMELİYATINA KISA BİR ZİYARET

Henry Molaison 27 yaşındayken (hayattayken hasta HM olarak biliniyordu) Hartford Hastanesinde beyin cerrahı olan William Scoville'e gitmişti. Yüksek dozda çok çeşitli ilaca rağmen düzenli bir hayat yaşayamıyordu.⁵ Bir süre bir montaj hattında motor tamircisi olarak çalışmış ancak geçirdiği nöbetler nedeniyle artık çalışamayacak hâle gelmişti. Yıl 1953'tü ve radikal bir klinik yaklaşıma karar verilmişti. Hastanın ve ailesinin de anlayışı ve onayıyla "bariz bir şekilde deneysel" olan bu ameliyat gerçekleş-

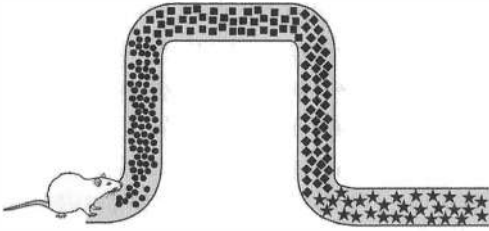
tirilmişti. Operasyon atakları durdurmamıştı fakat öncekinden daha az rahatsız edici olmuştu. Standart bir IQ testi, sonuçların ameliyattan öncekilerle karşılaştırıldığında değişmediğini göstermişti. Kişilik özellikleri de istikrarlı gibi görünüyordu. Şimdiye kadar her şey iyiydi. Fakat, Molaison derin ve gerçekten de yıkıcı bir bellek hasarı sergiliyordu. Örneğin, Nisan 1955'te yapılan bir psikolojik incelemeden hemen önce ünlü bir sinirbilimci olan Karl Pribram ile görüşüyordu, fakat bu olayla ilgili herhangi bir anı oluşturmamıştı ve birinin onunla konuştuğunu inkâr ediyordu. Sohbetler esnasında sürekli ergenlik zamanlarını anlatıyor ve ürpertici bir şekilde ameliyat olduğunun da farkında değildi. Bir şeyler belli ki ters gidiyordu.

4. Bölümde bahsettiğimiz cerrah Scoville ve nöropsikolog Brenda Milner 1957'de dönüm noktası olan bir makalede şöyle özetliyordu:

Operasyondan sonra bu genç adam artık hastane personelinin de tuvaletin yolunu da bulamaz ve tanıyamaz olmuştu ve hastanede ki gündelik olaylardan da hiçbir şey anımsamıyor gibi görünüyordu. Geriye dönük kısmi amnezisi (geçmişle ilgili) de vardı, en sevdiği amcasının üç sene önceki ölümünü de hastanede geçirdiği zamanlar gibi hatırlamıyordu. Ama yine de hastaneye yatmadan hemen önce olan bazı sıradan olayları anımsayabiliyordu. Görünüşe göre erken dönem anıları canlı ve hasarsızdı (Scoville ve Milner 1957, 14).

“Önce zarar verme” diyen Hipokrat yeminini düşününce, bu cerrahın nasıl hissettiğini ancak hayal edebiliriz. Aslında Scoville ve Milner, raporlarından birinin amacının başkalarına bu prosedürün riskleri hakkında çok gerekli bir uyarı yapmak olduğunu belirtmişlerdi. Bilimsel olarak, makaleleri hipokampüsün “mevcut deneyimlerin muhafaza edilmesinde kritik” bir rolü olduğunu

önermekteydi. Sinirbilimde ancak başka birkaç makale, hem insan hem de hayvan araştırmalarını içeren bu kadar büyük bir literatüre ilham olmuştur. Binlerce makaleye kaynak olduklarını söylemek abartı olmaz. Okuyucuya ilginç gelebilir ama altmış yıl önce, hipokampüsün belleğe katkıları yoğun ve ateşli bir tartışmanın parçasıydı.



Şekil 11.3 Hipokampüsteki “konum hücreleri”. Sıçan rotasında yön bulmakta iken, belirli nöronlar belirli konumlarda daha güçlü bir şekilde ateşlenir. Böylece, bir nöron yıldızlarla işaretlenmiş konumlarda, bir diğeri dairelerle işaretlenmiş konumlarda güçlü bir şekilde ateşlenir ve bu böyle devam eder.

1971’de John O’Keefe ve Jonathan Dostrovsky sıçan hipokampüsündeki nöronların mekanlara seçici yanıtlar oluşturduğunu raporlamışlardı. Hayvanlar dikdörtgen bir kutuya koyuluyordu ve bu kutunun içindeki belli noktalara, mesela kutunun en güney köşesinin güneye bakan duvarının ortasına geldiklerinde, hipokampüslerindeki bazı hücreler güçlü bir şekilde ateşleme yapıyordu. O’Keefe ve Dostrovsky, bazı nöronlar özel olarak hayvanın çevresindeki mekânsal konumlara ya da bölgelere atandığı için -daha sonra bu nöronlar “konum hücreleri” adıyla popüler olacaktı- bu bölgenin beynin geri kalanına bir “mekânsal referans haritası” oluşturduğunu iddia ettiler

(Şekil 11.3). Bu bulguların tartışmaları O’Keefe ve Lynn Nadel tarafından 1978’de basılan *Bir Bilişsel Harita Olarak Hipokampus* isimli kitapta kapsamlı bir şekilde geliştirildi ve şu anda kitap klasiklerden sayılmaktadır. O günden bu yana, hipokampusün mekânsal görevlerini ve bellek işlevlerini karşılaştıran yoğun tartışmalar sürmektedir.

Hipokampüse bir bilişsel harita gözüyle bakarak, O’Keefe ve Nadel 1930’larda psikolog Edward Tolman tarafından geliştirilen teorik çerçeveyi geliştirmeye çalıştılar.⁶ Öğrenmenin, çevre tarafından hayvanın maruz kaldığı çağrışımların pasif birikimlerinin basitçe işlenmesi olarak görüldüğü zamanlarda, Tolman öğrenmekten dünyadan bilgiyi aktif bir şekilde çekip almak olarak bahsediyordu. Ona göre, hayvanlar dünyadaki temel yapıyı nedensellik ilişkilerinin (yani neyin neye yol açtığı) harita benzeri temsilleri aracılığıyla anlarlar. Ana fikir, yani bilişsel harita, tıpkı fiziki haritaların daha önce gidilmiş bir yere bile yeni rotalar oluşturmamıza izin vermesi gibi, sonuca varmanın yeni yollarını üretmek için nedensel çıkarımların kombinasyonlarının oluşturmasına izin verir.

Bilişsel haritalar hayvanın ziyaret ettiği yerlerin birbirlerine olan uzaklık ve yön bilgileri ile bir özetini oluşturur. Araştırmacılar, hayvanın kendi çevresinde hareket ettikçe hipokampusün yön ve mesafe değişkenlerini de ekleyerek bu bilgilerin kodlanmasına yardımcı olduğunu bulmuşlardı: Ne kadar mesafe katedildi ve hangi yönde? Gerçekten de araştırmacılar şu ana kadar “ızgara hücreleri” (*Grid cells*), “sınır hücreleri” (*Border cells*), “baş yönü hücreleri” (*Head direction cells*), “hız hücreleri” (*Speed cells*) ve “zaman hücreleri” (*Time cells*) olarak toparlanabilecek olan hipokampusün nöronal özelliklerini ortaya çıkardılar. (Hipokampus üzerine yapılan araştırmalar John O’Keefe ve Norveçli araştırmacılar Edvard Moser ve May-Britt Moser’e

2014 yılında Nobel Ödülü kazandırdı; O’Keefe ödülün yarısını alırken diğer yarısını Moser çifti ile paylaştı).

Hücrelerin adlandırmalarından da anlaşılacağı gibi, hipokampal yanıtlar, bir hayvan kendi çevresinde yön bulmakta iken mekânsal ve zamansal özelliklere ayarlanmıştır. Fakat bu hücreler daha çok araştırıldıkça aktivitelerinin aslında çok farklı olduğu açığa çıkmıştır. Hipokampal ateşlemenin yer, sınır, yön, hız, vb. olaylara tepki vermesi, bir nesnenin varlığı ya da yokluğu, bir uyarının daha önce koşullandırma paradigmalarında olduğu gibi korkutucu sonuçlarla eşleştirilmiş olması, yenilik, dikkat ve hatta hayvanın içsel durumu (Karnı aç mı?) gibi genel etkenler de dâhil olmak üzere bir dizi süreçten etkilenir. Hayvanın ödülle karşılaştığı mekanlar dâhil, “görev hedefi” konumuna yaklaştıkça hücreler daha şiddetli ateşlenir ve böylece diğer motivasyonel durumlar da işin içine girer. Genel olarak, hipokampal hücrelerin ateşlenmesi mekânsal bilgiyi oldukça zengin ve çok yönlü bir şekilde yansıtır.

Peki neden bugün hâlâ belleğe karşı mekân tartışması sürüyor? Görünürde, hipokampal işlev hakkındaki bu kadar farklı iki görüşün nasıl barışık olduğunu idrak etmek zordur. Acaba bunlardan bir tanesi düpedüz yanlış ve çürütülmeyi mi bekliyor? Bilimde genel olarak, gruplar karşıt fikirlere çok uzun süre tutunurlarsa, muhtemelen ikisi de doğrudur, en azından bir dereceye kadar. Mevcut bağlamda karşıt görüşleri dengelemenin yolu, beynin mekanları hafızayı organize etmek için ya da episodik bellek olarak adlandırılan şeyleri oluşturmak için kullandığını düşünmektir geçer. Bir mekâna geri gitmek ya da o mekânı düşünmek o konumda gerçekleşmiş anıları hatırlamaya yardımcı olur. Bununla ilişkili bir fikir de hipokampüsün aynı anda hem mekânsal hem anısal bir “bellek haritasını” bunların arasındaki bağlantılarla birlikte oluşturduğudur.

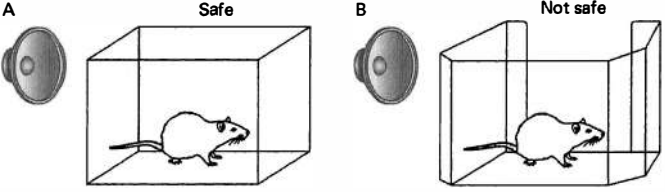
Yıllarca süren yoğun çalışmalara rağmen, hipokampüsün belleğe katkısını ortaya koymak hâlâ güncel bir bilimsel ilgi alanı olmaya devam etmektedir. Fakat, bugünün araştırmalarındaki fark edilir değişiklik, tek bir bölgeye her geçen gün daha az odaklanmasıdır, çünkü olay artık sadece hipokampusle ilgili değildir. Bunun yerine, araştırmacılar hipokampüsün beyindeki diğer bölgelerle kapsamlı etkileşimlerinin yanı sıra temporal lobdaki komşu bölgelerle de nasıl etkileşim içinde olduğunu (medial temporal lob denen alan) anlamaya çalışıyorlar. Diğer zihinsel işlevler gibi episodik bellek ve mekânsal yön bulma da tek bir bölge tarafından yönetilmemektedir.

SÖNMENİN KONUMU

Sönme CS ile korkutucu bir olay arasındaki bağlantıyı basitçe unutmak ya da bastırmak değildir. CS ve UCS'nin birbirinden nerede ayrıştığını hatırlamak bir zorunluluktur. Aslında, ortamlardaki güvenli ya da tehlikeli olarak toplanan belli ipuçları yerine ortamların kendisi ile bağlantı kurmak hayatta kalma için gereklidir. Peki bu işlevi hangi anatomik yollar destekliyor?

Hipokampus sönmeyi yönlendiren bağlama-bağlı bilgiyi temin eder⁷ Hayvanların sönmenin nerede gerçekleştiğinin kaydını tutmaya ihtiyacı vardır, çünkü eğer CS orada tekrar ortaya çıkarsa hayvan muhtemelen güvendedir. Fakat bağlam değiştiğinde CS ortaya çıkarsa, bunu tehlikeli olarak değerlendirmek mantıklıdır (Şekil 11.4). Hipokampüsün amigdala ile direkt bağlantısı vardır ve amigdaladaki hedef nöronlar savunmacı yanıtın ("korku") oluşmasını teşvik eder. Bu yolak sayesinde ipokampus CS'nin şimdi yeni bir bağlamda ortaya çıktığının sinyalini verir, böylece korku tazelenir. Hipokampüsün medial prefrontal kor-

teksle de yoğun bağlantıları vardır ve hipokampus medial PFK'yi, çevrenin değişmediğini belirtmek için devreye sokabilir. Burada sönmenin esas bağlamı şu anda yaşananla aynıdır, bu nedenle muhtemelen güvenlidir.



Şekil 11.4 Bağlam bilgisi sönme için kritiktir. (a) Sönmenin gerçekleştiği asıl çevrenin bağlamı. Eğer koşullu uyarıcı (CS) burada yeniden ortaya çıkarsa, hayvan muhtemelen güvende olacaktır. (b) CS yeni bir ortamda oluşursa, hayvan bu farkı kaydetmeli ve güvensiz olarak değerlendirmelidir. Başka bir deyişle, CS'nin güvenliğini bağlamlar arasında genellemek akıllıca değildir.

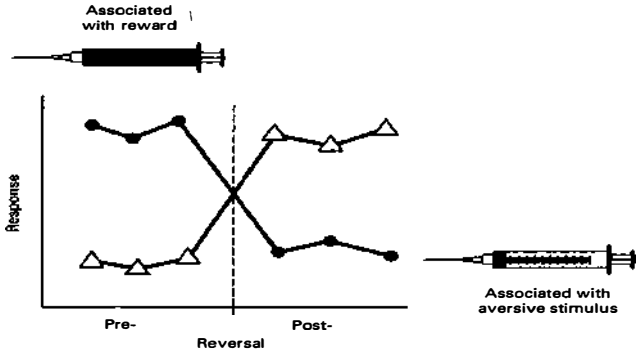
DEĞERLERİN DEĞİŞMESİ

Hayvanlar bazı çevresel ipuçlarının olumlu işaretler olduğunu ve ödüllendirilebileceklerini öğrenirler. Bir yuvanın etrafındaki toprak birikintisi, tilkiye bir farenin yuvaya yeni girdiğini ve saklandığı yeri hızla kazarak avını yakalayabileceğini gösterebilir. Biraz tecrübe edindikten sonra, hayvan bu ipucunu (toprağın şekli) ödülle (fare) ile ilişkilendirmeyi öğrenir. Fakat şimdi sayalım ki, bu tutarlılık değişti ve artık ipucu ödülü öngörmüyor; belki fare artık yuvaya aynı izleri bırakarak girmiyordur. Daha da önemlisi, ipucu artık olumsuz bir sonuçla ilişkilendirilebilir. Örneğin, ya

şimdi bazı toprak birikintilerinin içinde yılan varsa? Böyle durumlarda, hayvanın ipucunun artık ödülü öngörmediğini öğrenmesi gerekir.

Tersine öğrenme olarak da bilinen bir bağlantıyı tersine çevirmeyi öğrenmek orbitofrontal korteks aktivitesini içerir. 1970'lerin başlarında yapılan bir lezyon çalışması maymunlarda bu alan hasarlandığında davranışı değiştirmenin ya da tersine çevirmenin bozulduğunu göstermiştir.⁸ Tersine öğrenme esnasında, hayvan önce bir nesnenin iyi olduğunu öğrenir ve arkasından bir ödül bekler. Aynı zamanda başka bir nesnenin kötü olduğunu ve cezayı öngördüğünü (en azından bir ödül tarafından takip edilmediğini) öğrenir. Öğrenme aşaması, hayvan haritayı açıkça öğrenene kadar devam eder, bu durum bir insan tarafından tersine çevrilene kadar sürer. Böylece, ilk ters deneme deneyimlendikten sonra, hayvan beklentisi ve gerçekte olan arasında tam bir uyumsuzluk tecrübe eder. Orbitofrontal korteks olmadan hayvanlar yeni olasılıkları öğrenmekte ciddi sorunlar yaşarlar.

1980'lerin başında, araştırmacılar, maymunlar aktif olarak bir ödevi gerçekleştirirken orbitofrontal korteks nöronlarından kayıt almayı başardılar (Thorpe, Rolls, ve Maddison 1983). Bazı başlangıç deneylerinde, nöronların ateşleme hareketleri tersine öğrenme esnasında kaydedilmişti. O deneylerde, maymunlar içinde siyah frenküzümü suyu bulunan şırıngaları gördüğünde bazı nöronlar şiddetli bir şekilde sinyal veriyordu. Fakat ne zaman ki şırıngalar tuzlu su (bu kaçınma tepkisine neden olur, özellikle sevdikleri meyve suyuyla karşılaştırıldığında) ile dolduruluyordu, maymunların nöronal aktivitesi keskin bir şekilde düşüyordu. Bir uyarının *anlamına* yanıt oluşturan nöronların keşfi oldukça heyecan vericiydi ve korteksin bu bölümünün işlevlerinin anlaşılması adına yapılan bir deney akımına yol açtı.



Şekil 11.5 Tersine öğrenme ve orbitofrontal korteksteki hücrelerin yanıtları. “İyi” (ödülle ilişkili) uyarınları çağrıştıran ipuçlarına verilen tepkiler, anlamları tersine çevrildiğinde büyük ölçüde değişir ve bunun tersi de geçerlidir. Dikey çizgi, daha önce ödül getiren uyarının artık korkutucu bir sonucu çağrıştırdığını ve bunun tersini işaret eder. X eksenini, tersine çevirmeden önceki veya sonraki deneme bloklarını gösterir.

Kaynak: Rolls ve ark. (1996) sonuçlarına dayanmaktadır.

Sonraki yıllarda bu bölgenin bir şeyin *değerini* kodladığı gittikçe daha belirgin olmaya başladı (Şekil 11.5). Başka bir deyişle, ateşleme nesnenin belli özellikleri yüzünden yapılmıyordu (şırınga gibi), o nesnenin öngördüğü çıktı yüzünden yapılmıyordu (tatlı meyve suyu). Bu bulgunun bir sonucu, aynı ödüle işaret eden farklı nesnelerin de çok benzer tepkiler oluşturmasıydı. Değer kodlama kavramını destekler nitelikte, orbitofrontal korteksteki nöronlar ödülün olasılığı ve büyüklüğü hakkındaki bilgiyi bir araya getiriyordu. Bu kritiktir, çünkü eğer sonuçlar her zaman net değilse, gerçekleşme ihtimali göz önünde bulundurulmalıdır. Bir kişi yüzde 10 ihtimalle kazanacağı potansiyel 100 dolar ödülün, ortalama bir ödül olan, diyelim ki, yüzde 70 gibi yüksek bir

ihtimalle gelecek olan bir 50 dolar kadar çekici bir ödül olmadığını düşünebilir (hatta daha da mütevazı bir ödül olan 25 doların yüzde 80 ihtimalle gelmesi bile çekici olarak görülmez). Hatta daha geniş anlamda, orbitofrontal korteksteki nöronal aktivite çıktının değeri ile ilgili *beklenti*yi gösterir (Roesch ve Schoenbaum 2006). Bu görüşe göre, nöronların ateşlemesi basitçe bir nesne ve onun geçmişteki çıktıları arasındaki bağlantının sonucu değildir. Bunun yerine, eylem anında, hesaplanan potansiyel çıktılar ile ilgili bir *tahmini* yansıtır.

Şimdi şu “değersizleştirme” deneysel paradigmasını düşünelim. Bir hayvan önce farklı nesnelerin farklı yiyecek ödülleri ile geldiğini öğreniyor. Diyelim ki, nesne 1 yüksek bir ödüle tekabül ediyor (sevilen bir yiyecek, kuru üzüm gibi) ve nesne 2 düşük bir ödülle geliyor (daha az tercih edilen bir meyve parçası). Hayvan nesne 1’i gördüğünde orbitofrontal korteksindeki nöronlar güçlü bir şekilde ve nesne 2 için daha zayıf bir şekilde sinyal verir. Bir seçme hakkı verildiğinde, hayvan sevilen yiyeceğe kavuşmak için nesne 1’i seçecektir. Fakat nesne görüldüğünde ortaya çıkan yanıtlar yiyeceklerin değeri ile mi bağlantılı? Bunu anlayabilmek için deneyçiler hayvanlara sevdikleri yiyecekten istedikleri kadar yemelerine izin verirler. Peki şimdi maymun nesne 1 ve 2 arasında bir seçim yapması gerekirse ne yapacak? Nesne 2’yi seçecektir. Sonuç olarak hepimiz fazlasıyla tatlı yedikten sonra verdiği hazda bir düşüş yaşarız!. İlginç olan, orbitofrontal lezyonu olan maymunlar bu durumda daha az sevilen yiyeceğe yönelim göstermezler; içinde oldukları mevcut duruma dayanarak (sevilen yiyeceğe aşırı doymuş olmak) nesnelerin şimdiki, yeni değerini güncellemekte başarısız olurlar. O kadar tükettikten sonra, getirdiği yiyeceği artık gerçekten arzulamıyor olmalarına rağmen hâlen nesne 1’e uzanırlar.

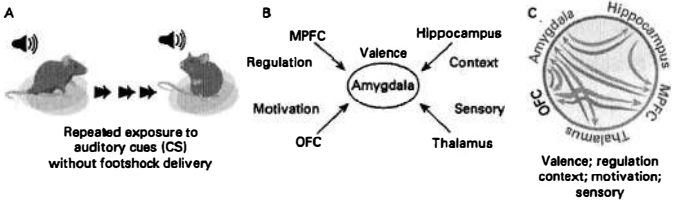
Hipokampüsteki nöronların uzamsal konumlara ve diğer yön bulma bilgilerine özellikle duyarlı olduklarını gördük. Fakat ödülde ve genel olarak bir mekânın hedef ile alakalı olmasından etkilenen hücreler de var. Orbitofrontal korteksin değer biçme işlemlerine katılımını düşünürsek, mekânsal bilgiyi ve değeri bütünleştirmek için bu iki yapı birlikte çalışıyor mudur? Araştırmacılar, bu ikisi arasındaki etkileşimin nasıl katılım gösterdiğini çözmeye başladılar. Bir deneyde, bir sıçanın bir ödülü elde edebilmek için bulunduğu ortamda belirli bir şekilde hareket etmesi gerekiyordu.⁹ Bu düzenekte, hayvan bir geçitten aşağı doğru gidiyordu ve belli noktalarda sağa ya da sola dönmek için karar vermeye zorlanıyordu (bu mekanizmaya, T harfi çatallaşması gibi, tepesinde sağ/sol seçim noktaları olması sebebiyle T-labirenti deniyor.) Deneme yanılmayla, sıçanın hangi davranışın sonucunda ödüle ulaşacağını keşfetmesi gerekiyordu. Örneğin, bir kesişimde hep sola dönmek ya da sağa sola değiştirerek dönmek. Başlangıçta, henüz sıçanlar örüntüyü çözmeden, seçim noktasına geldiklerinde sağa ya da sola dönmekten önce çoğunlukla duraksıyorlardı. Acaba bu duraksama sırasında ne oluyordu? Hem davranış hem de hücre yanıtlarının analizi, hangi yöne döneceklerine karar vermeden önce potansiyel davranışlarının doğabilecek sonuçlarını kafalarında simüle ettiklerini ileri sürmekteydi. Tam dönüşten önce duraksadıklarında, hipokampal hücre ateşlemesi, belli bir eylemin sonuçlarını belirlemeye çalışan bir tavırla tutarlı olarak hayvanın önündeki yollar ile ilgili bilgiyi kodluyordu (potansiyel sağa-dönüş ve sola-dönüş). İlginç bir şekilde, orbitofrontal nöronlar, söz konusu yolun ödüle götürme olasılığına bağlı olarak tüm yol boyunca sinyal veriyordu. Yani, rotanın bir bölümü sonunda ödüle giden bir yolun parçasıysa nöronal ateşleme şiddetli oluyordu ve aynı şekilde bunun tersi de geçerliydi. Hipokampüsün de orbitofrontal korteks ile direkt

bağlantıları sebebiyle, muhtemelen hipokampus orbitofrontale mekânsal bilgiyi göndererek bu bilgilerin davranışsal öneminin belirlenmesini sağlar; yani, bu bilgi bir ödülle sonuçlanır mı?

Hipokampus ve orbitofrontal korteksin birbiriyle kısmen örtüşen bilgileri kodladığını gördük. Açıkça hipokampus daha çok mekanlara ayarlı iken, orbitofrontal korteks daha çok değerle bağlantılıdır. Ancak, bu iki yapıyı farklı işlevleri yerine getiren oluşumlar olarak düşünmek yerine -hipokampus: yön bulma; orbitofrontal korteks: değer; yani, etkileşimlerine odaklanarak, doğal yaşam alanlarında anlamlı davranışları nasıl desteklediklerini görebiliriz.

KARŞIT AÇIKLAMALAR

Şimdi sönmeye geri dönelim (Şekil 11.6a). Medial prefrontal korteks CS'nin artık tehdit oluşturmadığının öğrenilmesine katkı sağlar. Ancak, medial prefrontal korteks aktivitesini biliş tarafından duyguların baskılanmasına katkı olarak görmek, davranışın yanı sıra süreçteki nöronal etkileşimlerin önemini zayıflatıyor. Bir olasılık, sönmeyi şu ana kadar tartışılan çoklu etkiler açısından kavramsallaştırmaktır (Şekil 11.6b). Nihai sonuç, yani sönme, davranışın esnemesi ile sonuçlanan pek çok katılımın sonucunda gerçekleşir. (Talamusu sönme bağlamında tartışmadık ama güncel araştırmalara göre bu işleve katkı veren bir diğer alan da talamustur.) Bu açıklama, etki çeşitliliğini büyük oranda genişletirken, fazla doğrusal ve bölge odaklı bir düşünceyi teşvik eder. Orbitofrontal korteks değer bilgisini temin eder, hipokampus bağlamı ve bu şekilde devam eder; dahası, amigdala bir cevap bulmak için girdilerini birleştirerek yanıt oluşturur: Hayvan temkinli olmalı mı yoksa olmamalı mı?



Şekil 11.6 Karşıt açıklamalar: (a) korkunun sönmesi (b) Süreci etkileyen ek değişkenlerle birlikte medial prefrontal korteks tarafından amigdalanın yukarıdan aşağıya düzenlenmesi açısından korkunun sönmesi (c) İlgili bazı beyin bölgeleri arasındaki anatomik bağlantıların şematik gösterimi, korkunun sönmesine yol açan süreçlerin hiyerarşik olmayan bir görünümünü vurgulamaktadır. “Değer”, ‘düzenleme’ ve benzeri tanımlayıcılar beyin bölgeleri ile bire bir şekilde bağlı değildir. MPFK, medial prefrontal korteks; OFC, orbitofrontal korteks.

Kaynak: Pessoa'nın (2018b) izni ile tekrar basılmıştır.

Bu tip bir “kutular ve oklar” diyagramı sinirbilimde yüzyıldan beridir kullanılmaktadır (Pessoa 2017a), peki bunun alternatifi ne olabilir?

Şekil 11.6c’deki diyagram beyin bölgelerinin sönme işlemini kolektif bir şekilde belirlediğini göstermeye çalışmaktadır. Bu tür bir açıklama, beyin işlev ve yapıları arasındaki haritalama ile ilgili akıl yürütmek ve beyin bölgeleri davranışı nasıl oluşturur sorusunun cevap bulmak için farklı bir çıkış noktası sunar. Kavramsal açıdan, bu kaymanın bir kısmı altta yattığı varsayılan işlemlerin (değer, düzenleme, bağlam, vb.) birbirinden ayrılmıyor olması gerçeği yüzündendir, yani, bunlar, diğer faktörler tarafından basitçe yukarı veya aşağı itilen sabit değişkenleri (örneğin “değer”) kodlamazlar. Başka bir deyişle, bu de-

ğişkenler o kadar birbirine dolanmıştır ki, *birlikte tanımlanırlar*: sistemi anlamak için, sinyallerin entegrasyonundan bahsetmemiz gerekir.

Şekil 11.6c'de gösterilen figür, mevzu bahis davranışa tüm bölgelerin aynı şekilde katkı yaptığı anlamına gelmemektedir. İlk bakışta bu tarz bir çizimde pek çok şey eksik kalıyor gibi görünüyor; yani açıklamalar çok muğlak kalıyor. Fakat, sadece basitleştirmek için basitleştirmek bizi bu sorunun içinden çıkarmayacaktır. Şekil 11.6a'ya gidersek, mevzu bahis davranışın kendisi (korkuyu göstermek ya da göstermemek) diğer alanların girdilerinden etkilenmekte olan bir amigdala işlevidir demektedir. Fakat Şekil 11.6b farklı bir hikâyeye anlatmaktadır: *Bütüncül* bir bakış açısıyla davranış tüm bölgelerin bir işlevidir. Ayrıca bu yapıların bilgi akışını sağlayan çift yönlü etkileşimleri doğrusal değildir (medial PFK tarafından amigdalanın baskılanması gibi).

Kutular-ve-oklar düzenlemesi (Şekil 11.6a) bahsedilen mekanizmaların bir şekilde statik olduğu yorumunun yolunu açar. Gerçekten de laboratuvarı davranış genellikle zamansal olarak belli bir anda, ya da belki de dar bir zaman penceresi içerisinde incelenir. Fakat doğal davranışlar dinamiktir, hayvan kendi çevresi ile etkileşim kurdukça evrilir. Hayvan, her ne kadar laboratuvarı şoklara maruz kaldığı bir haznenin içine yerleştirilmiş olsa da doğada olumsuz (ya da olumlu) senaryoların tecrübe edilmesi daha kademeli bir şekilde gerçekleşir (hayvan çok ani bir saldırı ile şaşırtılmadıysa). Buna göre, genel olarak altta yatan nöral işlemlerin dinamik tanımı sadece yararlı değil aynı zamanda gereklidir.

Şimdi sinyallerin entegrasyonu fikrini daha da açmaya ve sinyal akışının inceliklerini anlamaya çalışalım. Basit bir senaryo olarak tilkilerin ve tavşanların olduğu avcı-av sistemini (8. Bölüm) ele alalım. Tilkilerin sayısı F ve tavşanların sayısı H

zamanda birlikte deęişim gösterecektir. Tilki sayısı, avlanma nedeniyle artacak ve ölüm nedeniyle azalacaktır. Bunu řu řekilde yazabiliriz,

$$dF(t)=\alpha FH-\beta F,$$

$dF(t)$ bir zamansal fonksiyon olarak tilkilerin sayısındaki deęişimi göstermektedir. İlk terim, tilki sayısının tavşan sayısı ile çarpımıyla orantılı olarak arttığını belirtir. Yani, tilki sayısındaki artış, tilki sayısı ile (daha fazla tilki doğuranlar) ve onu destekleyen av popülasyonu ile orantılıdır. Çarpan α , bu çoęalma sürecinin “etkinliğini” belirleyen bir sabittir (örneğin, avlanma verimlilięi ve yiyeceęin yavruya dönüşmesine dayandırarak). İkinci terim, tilki sayısının β ile belirlenen bir oranla ölüm nedeniyle azalacağını belirtir.

řimdi de tavşan popülasyonun zamanda nasıl deęiřtięi belirtmemiz gerekiyor. Tavşanların sayısı üstel olarak artar (o kadar eřleşme yüzünden!), fakat avcılarının varlığı bunu kontrol altında tutar:

$$dH(t)=\gamma H-\delta FH,$$

$dH(t)$ bir zamansal fonksiyon olarak tavşanların sayısındaki deęişimi göstermektedir. İlk terim, tavşan sayısının mevcut tavşan sayısına baęlı olarak artacağını, ikincisi ise tilki ve tavşan sayısının çarpımına baęlı olarak azalacağını belirtir (ne kadar çok tilki ve ne kadar çok tavşan olursa, o kadar çok karřılařma ve potansiyel ölüm olacaktır). γ ve δ sabitleri sırasıyla büyüme hızının (bu, yiyeceęin varlığı gibi etkenleri de hesaba katar) ve tüketim hızının (tilkiler tarafından) etkinliğini belirtir.

Bu iki denklem bir “sistem” tanımlar: Tilkilerin sayısını bilmek için tavşanların sayısını bilmemiz gerekir ve aynı řekilde

tam tersi; yani bunlar birbirine bağımlıdır. Bunu sönme senaryosuna uyarlarsak, amigdala, hipokampus, talamus, medial PFK ve orbitofrontal kortekste ki hücrelerin aktivitelerini karşılıklı olarak bağımlı diye düşünebiliriz. Bir hesaplamalı sinirbilim uzmanı bu sinyallerin zamanda nasıl değiştiğini tanımlayan denklemleri bu şekilde belirleyebilir. Fakat peki deneyselciler? Deneyselci bir bilim insanı nasıl ilerlemelidir? Sonuçta, sinirbilim alanındaki eğitim pek matematiksel değildir.

Potansiyel bir yön, araştırma çalışmalarını beyin verisinin *çok bölgesel zamansal evrimini* anlamaya doğru yöneltmektir. Burada odak, birçok beyin bölgesini eşzamanlı olarak çalışmak, bu beyin bölgelerinin karşılıklı olarak içinde bulundukları durumları karakterize etmek ve bu durumların zamanla nasıl değiştiğini araştırmaktır (12. Bölümde bu fikirleri geliştireceğiz). Ağ biliminin araçları pek çok diğerleri gibi gereklidir. Sonuç olarak deneysel bilimcilerin daha fazla teknik yeti edinmeye ve büyük takımlar hâlinde ortak çalışmalara ihtiyacı vardır.

YEM ARAMAKTAN KAÇMAYA

Avlar, tanım gereği, avlanma riski altındadır. Fakat yaşamları doğa belgesellerinde hep gördüğümüz gibi sürekli dramatik anlardan oluşmuyor. Bir beyaz köpekbalığından kaçan bir fok veya bir çitadan kaçan bir ceylan gibi -ki zaten her ikisi de kaçmayı etkileyici kıvrak dönüşlerle başarır. Neyse ki, zamanlarının pek çoğunu yiyecek aramak, yuva bakımı, emzirmek, beslenmek ve çiftleşmek gibi olumlu motive edici davranışlarla geçirirler. Hayvanlar saldırı riski en az iken bu tür davranışları sergiler; tabii ki, bir avcı tarafından yakalanmak üzereyken bu davranışları yapamazlar. Fakat bu iki uç nokta arasında, yırtıcılara olan mesafele-

rine bağılı olarak bir dizi davranış sergilerler. Mesafeden bahsedilen elbette bir metre ile ölçülebilen değil, algılanan mesafedir; sonuçta, bir avcı, avına saldırı mesafesi kadar yaklaşabilmek için yerinin belirlenmesinden kaçınır.

1980'lerin sonlarında, Michael Fanselow ve Laurie Leste, avın davranışlarının *avcının yakınlığının sürekliliği* çevresinde, bazı belli anahtar aşamalarla şekillendiğini önermişlerdi: karşılaşma-öncesi, karşılaşma-sonrası ve karşılaşma-anı.¹⁰ Hayvanlar avcılarının yokluğunda yukarıda belirtilen, tercih ettikleri olumlu davranışları içeren eylemleri gerçekleştirirler. Bunun haricindeki zamanlarda nasıl davrandıkları avcının uzaklığına bağlıdır. Karşılaşma-öncesi durumda davranış başka bir avcı hayvan ile karşılaşma olasılığı değerlendirmesine dayanır. Yani, avcı yırtıcı henüz tespit edilmemişse bile, daha önce avcılarının görülmüş olduğu yerlerde yiyecek arama davranışı daha dikkatli bir şekilde ilerleyebilir. Karşılaşma-sonrası durumda, hayvanın davranışı çarpıcı bir şekilde değişir; durumu değerlendirerek davranışlarını bastırabilirler (hemen kaçmalılar mı yoksa otlamaya biraz daha devam edebilirler mi?). Karşılaşma-anında ise, davranışları genellikle yakalanmaktan kaçmak için son bir gayretle sıklıkla alışılmadık ve yüksek enerji tüketen davranışlardır. Örneğin, bir beyaz ayaklı sıçan, bir boa yılanı ile karşılaştığında donakalır, ancak tam yılan saldırdığı anda etkileyici bir dikey sıçrama yapar.

Araştırmacılar en başta bu aşamaları stereotipik ve görece sabit desenler olarak tanımlamışlardı; ama gerçek davranışlar oldukça esnektir. *Tehdit algılama* ve *tehditten kaçma* hesaplamaları daha geniş bir perspektiften düşünülebilir.¹¹ Tehdit algısının temel amacı tehdidin varlığını tanımlamak için duyusal bilgiyi değerlendirmektir. Bu tehdit değerlendirmesi esnek, dinamik ve tecrübeye dayalı olarak beklentiler tarafından kalibre edilmiştir. Eğer av olma riski düşükse, mağdur hayvan

tehditlere tepki verme eşiğini riskin yüksek olduğu durumlara kıyasla (daha az kanıt yeterlidir) daha yüksek bir seviyeye ayarlar (daha fazla kanıt gereklidir). Hayvanlar, eğer tekrarlayan bir şekilde sınanmışlarsa, tabii durum olumsuz sonuçlanmadığında ve hatta güçlü ve içgüdüsel bir tehdit hissi olsa bile, kaçma davranışını baskılamayı dikkat çekici derecede hızlı öğrenirler. Yani, tehdit algılandığında aksiyonun seçilmesi büyük oranda bağlama bağlıdır. Tehdit algısı memelilerde etraflıca çalışılmıştır ve altında yatan mekanizmalarla ilgili az şey bilinmektedir (omurgasızlarda, balıklarda, kurbağalarda ve kuşlarda daha çok araştırma vardır). Fakat biliyoruz ki, superiyor kollikulus (3. Bölüm) algılama işlemlerine katkı yapar. Örneğin, retinadan gelen görsel sinyaller yukarıdan yaklaşan avcı hayvanları andıran anlık uyaranlara ayarlı ve bu yapının üst katmanlarındaki nöronları işe dâhil eder.

Tehditlerle başa çıkma yetisi öğrenme ile önemli derecede gelişir ve özellikle, hayvanlar daha önce avcılarla karşılaştıkları konumları öğrenirler. Örneğin, fareler daha önce tehdit edildikleri bir alanı incelediklerinde kaçmaya çalışırlar. Kemirgen araştırmalarında odak çoğunlukla, aktif kaçma yerine donma yanıtı üzerinedir, çünkü kullanılan deney hazneleri küçüktür ve bir kaçış rotası sunmazlar. Alternatif olarak fareler, durumun risk değerlendirmesindeki değişimlerini işaret eden, uzanma pozisyonlarında artış ya da azalmış araştırmacı hareketler gibi başka savunma davranışları geliştirirler (Silva ve ark. 2013).

Doğal olarak, bir uyaran algılandıktan ve tehdit olarak kabul edildikten sonra hızlıca bir tepki verilmesi gerekir. Bu tepki daha önce bahsedilen kaçış hesaplamasıdır. Gerçekten de evrim sadece buna uygun olan bazı nöral ağlar şekillendirmiştir. Örneğin, balıklardaki özelleşmiş hücreler tehdit tahmininden yalnızca 5-10 milisaniye sonra tepki verilmesini sağlar; bu

hızlı cevap balığın yön değiştirmesine ve ileri doğru ivmelenmesine izin verir. Ancak hayvanlar, avcılar tespit edildiğinde hemen kaçmak zorunda değildir. Peki neden? Özetle, kaçmak her zaman iyi bir fikir değildir. Saha çalışmaları, hayvanların olduğu yerde kalmasının maliyetinin (yaralanma veya yakalanma riski gibi) kaçmanın maliyetinden (yiyecek bulma fırsatlarının kaybı gibi) daha yüksek olduğunda kaçmaya çalıştıklarını ortaya koymaktadır. Ayrıca, hayvanın içsel durumu ve kaçmaya karar verme davranışı arasında yakın bir ilişki vardır. Örneğin, fareler aç olduklarında tehdit edici ortamlarda daha uzun süre bulunmak gibi riskli davranışlar sergilerler. Çiftleşmeye açıklık da kaçış hesaplarını etkiler.

3. Bölümde tartışıldığı gibi, kaçmanın alternatifi sıklıkla olduğu yerde kalmaktır. Kalmak ya da kaçmak arasındaki seçim kısmen çevrenin uzamsal özellikleri hakkındaki bilgiye sahip olmakla belirlenir. Örneğin, fareler bir sığınağa yaptıkları tek ve kısa (20 saniyeden az) bir ziyarete dayanarak bir kaçış rotası ezberler ve bu ortamdaki değişiklikler, seçilen savunma eyleminin hızlı bir şekilde güncellenmesine yol açar: kaçmaya karşı donmak. Farelerin dikkate aldığı diğer değişkenler arasında sığınanın ne kadar güvenli olduğu, avcının uzaklığı ve göreceli konumu ve sığınağa giriş için potansiyel rekabet yer alır.

Hayvan böylece bir *tespit-tepki* ikilemi ile karşılaşır: çok erken ya da çok geç harekete geçmenin ikisi de pahalıya patlar. Kaçmak, olay yerinden uzaklaşmak enerji gerektirdiği için metabolik olarak pahalıdır. Fakat, yiyecek ve eşleşmeyle ilgili olanlar dâhil olmak üzere, fırsatların kaçırılması anlamında da pahalıdır. Aslında, bir tehdit tespit edildiğinde tam kapsamlı bir kaçış tepkisinin tetiklenmesi oldukça zayıf bir hayatta kalma stratejisidir ve doğal alemde böyle bir durum esasen mevcut değildir. Kaçma kararı sadece tehdidin algılanması ile tetiklenmez ve pek çok içsel

ve dışsal değişkenlere dayanan hesaplamaları içerir. Yani, kaçma davranışları basitçe uyaran odaklı, stereotipik tepkiler olmaktan uzaktır. Özelleşmiş devrelerin işin içine dâhil olmasında rol oynayan mekanizmalar, evrimin sonsuzluğu içinde gelişmiştir. Bazı devre bileşenleri özel roller üstlenirken, bunlar beynin genelindeki birçok alanla da bilgi alışverişinde bulunurlar. Davranışsal karmaşıklık, davranışsal esnekliği ve hayatta kalmayı teşvik etmek için sinyallerin dağıtılmış devreler arasında entegrasyonunu içeren çözümlere işaret etmektedir.

Daha önce belirtildiği gibi, memelilerdeki kaçma davranışına katılan beyin devreleri hakkında çok az şey bilinmektedir. Bildiklerimiz birkaç olağan şüpheliye odaklanmıştır: superior kollikulus, periakvaduktal gri (PAG), hipotalamus ve amigdala. Bilginin neden bu kadar sınırlı olduğunu anlamak için, mevcut deney düzeneklerinin doğasında var olan sınırlılıkları göz önünde bulundurmamız gerekir. Tipik bir kemirgen deneyi küçük bir kafesin içinde gerçekleşir. Kafesin içinde, hayvan ayağına verilen elektrik şoku, ışık ya da ses gibi uyaranlara kontrollü bir şekilde maruz kalır. Hayvanın ayrıca basacak pedalları ve A yiyeceğini B yiyeceğine tercih etmek gibi vereceği basit kararlar olacaktır. Eğer beyin kayıtlamaları yapılıyorsa, elektrotlardan toplanan sinyallerinin veri analizi için bir bilgisayara iletilebilmesi amacıyla hayvan sabitlenir. Emin olmak için, T veya radyal şekilli labirentler de dâhil olmak üzere daha büyük düzeneklerde kayıt alınmadan davranış deneyleri yapılır. Ancak bu durumlarda bile önemli kısıtlamalar söz konusudur. Değerli ama biraz acımasız bir araç olan lezyon oluşturma yöntemi, araştırmacıların temel dayanağı olmuştur. Fakat sinirbilim çok hızlı değişiyor. Daha büyük ortamlar daha sık kullanılmakta, bir yere bağlı olmayan hayvanlarla yapılan deneyler daha yaygın hâle gelmektedir. Ayrıca genetik ve kimyasal manipülasyonlar, araştırmacıların bazolateral

amigdalanın bazı kimyasal özelliklere sahip hücre grupları gibi belirli beyin bölgelerindeki alt hücre sınıflarına odaklanmalarına olanak tanımaktadır. Önümüzde heyecan verici günler var.

Bu bölümün genel amacı, korkunun sönmesi gibi görünüşte basit bir davranışın beyinde nasıl gerçekleştirildiğini göstermektir. Basit olmaktan uzak olan sönme, dağıtık beyin devreleri tarafından desteklenen karmaşık bir öğrenme sürecidir. Her ne kadar derinlere inemesek de yalnızca birkaç beyin bölgesinin eşzamanlı katkılarına değinerek, davranışın karmaşıklığının hakkını verebileceğimizi umuyoruz. Dahası, beyin bölgelerin birbirine bağımlılığı, beyin tarafından bir çözümün ortaklaşa inşa edilmesi sürecine yol açar, ki bu süreç birçok yazarın farklı materyallere katkıda bulunduğu bir çözümdür.

HER ŞEY KARMAŞIK, DOLANIK AĞLARLA İLGİLİ

Organların en gizemlisi olan beyin hakkındaki kısa araştırmamızın sonuna geldik. Bu kitapta, zihinsel süreçlerin gri ve beyaz madde bileşenlerini içeren karmaşık etkileşimlerden nasıl oluştuğunu göstermeye çalıştık. Umarım, beynin zihnin ortaya çıkmasına nasıl katkıda bulunduğu karmaşıklığının bir kısmını takdir etmeyi öğrenmişsinizdir. Bu son bölümde, daha önce karşılaştığımız bazı büyük soru ve sorunlara ve gelecekte zihin ve beyin anlayışımızı ilerletmek için önemli olacak bazı temalara geri dönüyoruz.

BEYİN EVRİMİ NE ANLAMA GELİYOR?

Genetikçi Theodosius Dobzhansky, biyolojide evrimin ışığında olmadığı sürece hiçbir şeyin anlamlı olmadığını belirtmiştir. Aynı şey biyolojik bir bilim olan nörobilim için de geçerlidir. Ancak evrim bir muamma oluşturmaktadır. Omurgalılar 500 milyon yıldan fazla bir süredir evrim geçiriyor. Bir telensefalon, bir orta beyin ve bir arka beyin, sinir sistemlerinin genel planının bir parçasıdır. Amigdala ve striatum gibi yapılar somon, karga ve babun gibi çok çeşitli hayvanlarda bulunur. Dolayısıyla beynin pek çok bölümü “korunmuştur.” Ama o zaman yeni olan nedir? Sonuçta yeni bir şey *olmalı*.

* Çeviri: Mahir Yeşildal.

9. Bölümde, *homolojinin* ortak ataların bir sonucu olarak paylaşılan özellikler arasındaki ilişkileri nasıl ifade ettiğini gözden geçirdik. Bitkilerin yaprakları buna iyi bir örnektir.¹ Sürahi bitkisinin, sinekkapanının, çuha çiçeğinin ve kaktüsün yaprakları birbirine hiç benzemez ve aslında farklı işlevlere sahiptir. Sürahi bitkisinde yapraklar böcekleri yakalamak için sürahiye dönüşür; Venüs sinekkapanında yapraklar böcekleri yakalamak için çeneye dönüşür; Atatürk çiçeğinin parlak kırmızı yaprakları çiçek yapraklarına benzer ve böcekleri ve tozlayıcıları çeker; kaktüs bitkisinin yaprakları su kaybını azaltan ve bitkileri otçullardan koruyabilen dikenlere dönüşmüştür. Hiçbiri birbirine benzemez; ancak dördü de homologdur çünkü ortak bir atadan türemişlerdir.

Bir yapı evrim sırasında yeni işlevler edinirken, ataları daha temel bir şeye kadar izlenebilir.² Kemirgenlerin, maymunların ve insanların hipokampusünü ele alalım. Bu bölgenin üç türde de homolog olduğunu, yani korunmuş bir yapı olduğunu gösteren çok sayıda kanıt vardır. Ancak bu türlerde aynı işlev(ler)i mi yerine getiriyor, yoksa örneğin insanlarda *niteliksel olarak* farklı işlev(ler)i mi yerine getiriyor? Birçok sinirbilimciye göre bu sorular kulağa mantıksız geliyor. Ancak bu olasılık, ön ayakların kuşlarda kaplumbağalara kıyasla niteliksel olarak farklı bir şey yaptığını söylemekten daha radikal olmak zorunda değildir. Eğer ortak atalar yeni işlevleri engelleseydi, hiçbir tür asla uçamazdı!

Süregelen tartışma, özellikle duygu ve motivasyon söz konusu olduğunda daha da önem kazanmaktadır; çünkü araştırmacılar bu zihinsel olguları incelerken “eski” yapılarla başvurmaktadır. Ön beyin tabanındaki amigdala ve orta beyindeki periakuadutal gri (PAG) gibi bölgeler duygu durumunda, yine ön beyin tabanındaki accumbens (striatumun bir parçası) ve orta beyindeki ventral tegmental alan ise motivasyon durumun-

da devreye girmektedir. Bu bölgeler omurgasızlar arasında derinlemesine korunduğu için benzer şekilde işlev görürler ya da mantık böyle işler. Bu bölgeleri evrimsel olarak birbirlerine yakın olan kemirgenler, maymunlar ve insanlarda irtibatlı olduğunu değerlendirirsek, benzer şekilde çalışmaları beklenir. Ancak kemirgenler ve primatlar 70 milyon yıldan daha uzun bir süre önce ayrılmıştır. *Niteliksel* farklılıkların ortaya çıkmadığını mı varsayacağız? Bu soru oldukça mantıksız görünmektedir. (9. Bölümde sıçanların, maymunların ve insanların amigdalarındaki bazı yapısal farklılıkları kısaca gözden geçirmiştik).

Bu kitapta ortaya konan argüman, evrimi daha büyük ölçekli bağlantı sistemlerinin *yeniden düzenlenmesi* açısından kavramsallaştırmamız gerektiğidir. Kemirgenlere kıyasla primatlar da alt korteksin üzerinde daha fazla korteks oturması yerine -ki bu muhtemelen “rasyonel” korteksin beynin “ilkel” kısımlarını kontrol etmesine olanak tanır- daha fazla zihinselliği destekleyen daha çeşitli etkileşim yolları mümkündür.

Beyin fosilleşmez; maalesef zamanla parçalanır ve hiçbir iz bırakmaz. Dolayısıyla ortak bir atanın beyninin tam olarak neye benzediğini bilmenin bir yolu yok. Fosil kalıntıları olmadığından, bilim insanları kemirgenler, primatlar ve insanların ortak atasının beynini şu anki fare beyni gibi bir şey olarak düşünme eğilimindedir, çünkü bu hayvan “ilkel” olandır. Ancak bugün karşılaşılan bir fare, söz konusu atadan evrimleşmek için 75 milyon yıl geçirmiştir, şu anda yaşadığı belirli nişlere uzmanlaşmak için yeterli zamana sahiptir.

Evrin, neyin yeni olduğu kadar neyin korunduğuyla da ilgilidir. 1850’lerin sonlarında Charles Darwin ve Alfred Russel Wallace’ın bağımsız çalışmalarıyla bilim dönüşüme uğradığından beri, biyologlar “benzersiz insan” özelliklerini belirlemeye çalışmışlardır. Bu durum, sadece insana özgü olduğu varsayılan

beyin bölgelerinden hücre tiplerine kadar türünün tek örneği olan sinir sistemi özelliklerini belirleme konusunda neredeyse bir saplantıya yol açmıştır. Özellikle korteks çok dikkat çekmiştir. Memelilerin palliumları, diğer omurgalılarda gözlemlenmeyen bir özellik olarak katmanlı bir şekilde yapılandırılmıştır. Bu yapılandırma tam değildir, çünkü bazı sürüngenlerde (kaplumbağalar gibi) üç hücre şeridinden oluşan korteks benzeri bir dorsal pallium bulunur. Memelilerde ise korteksin bazı kısımları çok daha ince katmanlıdır ve altı iyi tanımlanmış bölgeye sahiptir. Aslında, altı katmanlı bir korteks genellikle “neokorteks” olarak adlandırılır ve “neo” kısmı kendine özgü özelliğini vurgular (kitapta, 9. Bölümde bu tür korteks için daha nötr bir terminoloji olan “izokorteks” kullanılmıştır).

Devrelerin yeniden düzenlenmesi kavramının çok daha umut verici bir fikir olduğuna inanıyorum. Yani, insanlar için benzersiz olan şey, fareler ya da başka herhangi bir tür için benzersiz olan şeyle aynıdır: Devreleri, türün hayatta kalmasını destekleyecek şekilde birbirine bağlanmıştır. Bu, bazı daha noktasal farklılıkların rol oynadığını inkâr etmek demek değildir. Ancak farklılıklar ne olursa olsun, en azından daha büyük vücut ölçülerine sahip primatlar düşünüldüğünde bu farklılıklar gözümüze batmaz; çünkü bu farklılıklar inceliklidir. Örneğin, tüm primatlar büyük ölçüde genişlemiş bir izokortekse sahiptir. Primatlar ayrıca, sinirbilimcilerin sıklıkla “daha yüksek bilişsel” yeteneklerle ilişkilendirdiği yanal bileşen de dâhil olmak üzere çok parçalı prefrontal kortekslere sahiptir. Daha genel olarak söylersek, insana özgü kortikal alanlar için doğrudan kanıtlar yetersizdir.

Dobzhansky’nin biyolojiyi her zaman evrimin ışığında ele alma çağrısına geri dönelim. Biyologlar buna şiddetle katılacaktır. Ancak evrim o kadar devasa derecede karmaşıktır ki, bu önere sanıldığı kadar yardımcı olmaz. Pratikte gözlemlediğimiz şey,

beyin evrimini inceleme konusunda uzman olmayan sinirbilimcilerin, evrimi nasıl uyguladıkları ve düşündükleri konusunda düpedüz naif olmasalar da zaman zaman nazik davrandıklarıdır. Böyle yaparak, açıklamalarımız sıradan *hikayelere* dönüşme riskini taşıyor.³

DAVRANIŞI 40×40×40 SANTİMETRELİK BİR KUTUNUN İÇİNE SIĞDIRMAK

Sinirbilimdeki temel soru, davranışın fiziksel temelini anlamaktır. Peki laboratuvarında ne tür davranışlar incelenebilir? Fareler ve sıçanlar, görevleri yerine getirmeleri için odalara ve labirentlere yerleştirilebilir. Daha sonra oluşturulan lezyonların davranış üzerindeki etkileri incelenebilir. Eğer ayrıca hücre kayıtları da yapılırsa, deneysel kısıtlamalar daha da ağırdır. Sadece birkaç yıl öncesine kadar bu deneylerde, beyni sinyal amplifikatörlerine ve diğer elektronik cihazlara bağlamak için oldukça fazla miktarda kablolama gerektiriyordu. Primatlar üzerinde yapılan deneyler, hayvanın vücudunu ve başını yerinde tutan bir “maymun sandalyesi” içinde gerçekleştirilir. Elbette insanlar, organik olmayan manyetik rezonans görüntüleme (MRI) tüplerinin içinde incelenir. Bu yüzden, mevcut teknoloji ile doğal davranışları incelemek mümkün olmamıştır.

40×40×40 santimetrelik bir kutunun içine sığabilen bir davranış türü klasik koşullanmadır. Gerçekten de yirminci yüzyılın başlarından bu yana klasik koşullanma psikologlar tarafından kapsamlı bir şekilde incelenmiştir ve korkunun biyolojik mekanizmalarıyla ilgilenenler için bu paradigma bulunmaz bir nimet olmuştur. Bu paradigma, sürece bir pencere açarken deneysel bilimde eğlenceli bir husus olan çalışma değişkenleri üzerinde dik-

katli bir kontrole izin verir. Sonuçta, paradigma sayesinde, “korkunun sinirbilimi” en aktif araştırma alanlarından biri olmuştur. Ancak bu göreve odaklanma şekli bir tür dar görüşlülüğe yol açmıştır.⁴ Bu alanda önde gelen araştırmacılardan Dennis Paré ve Gregory Quirk’in belirttiği gibi:

Bir sıçana, tek bir refleksif davranışsal tepkiye izin veren bir test kutusunda yalnızca bir tehdit edici uyarın sunulduğunda, deneysel durumun tam olarak izin verdiği şeyi bulmak kaçınılmazdır: CS [koşullu uyarın] ile sıkı bir şekilde bağlantılı görünen ve koşullu davranışı zorunlu olarak ortaya çıkaran nöronal tepkiler. (Paré ve Quirk 2017, 6)

Yani, bu yaklaşımın başarısı dar görüşlülüğe yol açmıştır.

Küçük, kapalı bir odaya yerleştirilen hayvan tek bir tepkiyle sınırlandırılmıştır: Hayvan CS’yi tespit ettiğinde, tüm açık davranışlarını durdurur ve olduğu yerde donakalır. Kaçmak için bir köşeye atlamak gibi diğer seçenekleri düşünemez; etrafta başka bir hayvan olmadığı için tehdit kaynağına saldırmaya da çalışamaz; çünkü şok, bir anda ortaya çıkar! Şimdi, araştırmacılar, farenin beynini bu koşullar altında incelediğinde, yakın bir ilişki kurar. Ancak Paré ve Quirk’in de uyardığı gibi, beyin ve davranış arasındaki bu sıkı bağlantı daha genel koşullar altında geçerli olmayacak kadar belirgin olabilir.

Sinirbilim son zamanlarda metodolojik bir rönesans yaşamaktadır. Kimya ve genetik alanındaki ilerlemeler artık on yıl önce bilim kurgu gibi gelebilecek şekilde bölgeleri ve devreleri hedeflemede hassasiyet sağlıyor. Ancak alanın temel dayanağı olan paradigmaları kullanmaya devam edersek, kendimizi bilimsel bir çıkmaz sokağa sokmuş olacağız.⁵ Kutunun dışına çıkıp düşünmenin zamanı geldi.

BİR DÜŞÜNCE DENEYİ

Gelecekte bir çita ve ceylanın kovalamaca sırasındaki davranışlarını, tüm kas ve iskelet hareketleri de dâhil olmak üzere en ince ayrıntısına kadar kaydetmeyi sağlayan bir cihaz düşünmeye çalışın. Aynı zamanda, çitanın kovalamacayı başlatmasından dramatik bir şekilde sonuçlanmasına kadar tüm kovalamaca boyunca iki hayvanın sinir sistemindeki milyarlarca nöronu kaydedebildiğimizi hayal edin; ne keşfederdik? Bu keşif ders kitaplarımızın ne kadarının değiştirilmesini gerektirirdi?

Böyle bir durumda radikal bir yeniden düşünme gerekebilir ve pek çok şeyin yeniden yazılması gerekebilir. Alternatif olarak, bugüne kadar kullanılan deneysel paradigmların çoğu, beynin genel ortamlardaki işleyişini yansıtan kritik mekanizmaları izole etmede oldukça etkilidir. Bu doğru, çünkü yeni cihazlar ve tekniklerle yeni bulgular elde edilecektir, ancak bunlar mevcut bilgi üzerine doğal bir şekilde inşa edilerek mevcut sinirbilimi genişletecektir. Ancak ilk senaryo boş bir spekülasyon değildir.

Örneğin, sözde natüralist deneysel paradigmlar, amigdala işlevinin farklı bir resmini çizmeye başlamıştır. Bir çalışmada, uzun bir muhafazanın bir ucuna bir sıçan ve sıçan ile potansiyel bir avcı olan “Robogator” adı verilen motorlu bir Lego cihazın arasına bir parça yiyecek yerleştirilmiştir (Şekil 12.1) (Amir ve ark. 2019). Sıçanın yiyecek topağını başarılı bir şekilde elde etmesi için, Robogator tarafından yakalanmadan önce yiyeceği geri alması gerekir (endişelenmeyin, pratikte sıçanın yakalanması gerçekleşmez). Bu deneyden elde edilen bulgular, amigdala tepkilerinin korku benzeri veya diğer ilgili savunma durumlarını yansıttığını söyleyen standart “tehdit kodlama modeli” ile tutarsızdı. Yiyecek arama sırasında, sıçanlar yiyeceğe yaklaşırken, nöronlar ateşleme hızlarını düşürdü ve Robogatorun yakınındayken aktif

değildi ve neredeyse sessizdi. Görüldüğü gibi, sıçanın tepkileri kendi başına bir tehdidi yansıtmamaktadır.



Şekil 12.1 Son çalışmalarda daha doğal deneysel paradigmlar kullanılmaya başlanmıştır. Burada, bir sıçan bir parça yiyecek alabiliyor ancak “Robogator” tarafından kovalanmadan önce onu yakalaması gerekiyor.

Bir başka çalışmada, fareler farklı koşullara maruz bırakılmış ve amigdaladaki nöronlardan birden fazla gün boyunca kayıt yapılmıştır (Gründemann ve ark. 2019). Fareler küçük bir açık alana maruz bırakıldı ve alanı keşfetmekte özgür bırakıldı. Bu hayvanlar açık alanda bulunmaktan hoşlanmazlar, bu nedenle içine konuldukları kutunun köşe kısımlarında uzun süre kaldılar. Ancak aynı zamanda açık alana çıkma cesareti gösterdiler ve kutunun merkezinde belli bir sıklıkta dolaştılar. Araştırmacılar bu deneyde aktifleşen iki grup hücre keşfetti: ilk gruptaki nöronlar fare köşelerde daha savunmacı olduğunda devreye girerken (“köşe” hücreleri bu konumlarda güçlü bir şekilde ateşlendi), diğer gruptakiler ise (“merkez” hücreleri) fare alanın merkezini ziyaret esnasında bir keşif modundayken ateşlendi. Araştırmacılar aynı hücrelerden “korku koşullandırma” ve “sönümlenme” gibi daha standart paradigmlar sırasında da kayıt yaptı. Daha sonra amigdala nöronlarının ateşlenmesinin “genel kaygıyı” izlediği fikrini test ettiler. Örneğin, hayvan açık alan koşulunda alanın merkezine girdiğinde ve deneyin koşullandırma bölümünde kul-

lanılan CS tonunu duyduklarında tepkilerini artırmaları gerekir. Şaşırtıcı bir şekilde, hücreler bu şekilde tepki vermemiştir. Bunun yerine, nöronal ateşleme, hayvanın keşif durumundaki an be an değişiklikleri yansıtmıştır; örneğin, hayvanın keşiften (yani, açık alanda gezinme) keşif dışı davranışlara (yani, donma başlar-ken) geçtiği zaman penceresi sırasında olduğu gibi.

Yukarıdaki iki örnek, beyin hakkında keşfedilecek ve yeniden gözden geçirilecek çok şey olduğuna dair kışkırtıcı ipuçları veriyor. Bunu söylemek için henüz çok erken, ancak sinirbilimin tanık olduğu teknolojik ilerlemeler göz önüne alındığında, her yerde destekleyici yeni bulgular ortaya çıkıyor. Örneğin, Karl Deisseroth ve meslektaşları tarafından yapılan bir çalışmada, 34 beyin bölgesinde (kortikal ve subkortikal) yaklaşık 24.000 nöronun aktivitesi kaydedildi.⁶ İmplant elektrotlarla elektriksel aktivitenin ölçülmesi tipik olarak bir seferde birkaç hücreyi veya son teknoloji elektrot ızgaraları kullanılarak belki yaklaşık 100 hücreyi ölçerken, çalışmada bunun yerine kalsiyum floresanını kaydeden yeni tekniklerden yararlandı. Hücreler faaliyetlerini değiştirdiğinde, ani deşarjlar da dâhil olmak üzere, kalsiyuma bağlı mekanizmalar önemlidir. Genetik müdahaleyle tasarlanmış farelerde, nöronlar kalsiyum konsantrasyonlarına bağlı olarak kelimenin tam anlamıyla parlar. Özel mikroskoplar kullanarak gri madenin küçük parçaları boyunca nöronal sinyallerin izini sürmek mümkündür. Çalışmada, fareler bir “git” uyarınının kokusunu aldıklarında, bir yalama tepkisi geliştirirse ödül olarak su verildi. Araştırmacılar fareleri su kısıtlaması altında tuttukları için, hayvanlar bu basit görevi yerine getirme konusunda oldukça motive olmuşlardır. Suyu öngören duyuşal uyarılar (“git” kokusu) susamış hayvanların beyninde hızla yayılan bir aktiviteyi ortaya çıkardı. Aktivite dalgası koku alma bölgelerinden başladı ve yaklaşık 300 milisaniye içinde kayıt yaptıkları 34 bölgenin her birin-

deki nöronlara yayıldı! “Git” uyarını tarafından tetiklenen bu tür bir bilgi yayılımı, serbestçe su tüketmesine izin verilen hayvanlarda tespit edilmedi. Dolayısıyla, suyu öngören ilk uyarın, yalnızca hayvan susamış durumda olduğunda beyin boyunca bir ateşleme kademesini başlatmaktadır.

Çığır açan bir başka çalışmada araştırmacılar, kalsiyum görüntüleme yöntemini kullanarak yüz hareketleri en ince ayrıntısına kadar filme alınırken, farenin görsel korteksindeki 10.000’den fazla nörondan kayıt yaptılar (Stringer et al. 2019). Kortikal nöronlardaki bilginin, diğer araştırmalardan ortaya çıkan kanıtlarla uyumlu olarak, bir düzineden fazla motor bilgi özelliğini (bıyıklar ve diğer yüz özellikleri dâhil olmak üzere yüz hareketleriyle ilgili) yansıttığını buldular. Bu sonuçlar dikkat çekicidir çünkü geleneksel düşünceye göre, motor ve görsel sinyaller ancak daha sonra üst düzey kortikal alanlarda birleştirilir ve kesinlikle birincil görsel kortekste birleştirilmez. Ancak sürprizler bununla sınırlı kalmadı. Araştırmacılar kortikal ve subkortikal alanlar da dâhil olmak üzere ön beynin diğer kısımlarındaki sinyalleri de kaydettiler. Şaşırtıcı bir şekilde, hayvanın davranışıyla ilgili bilgiler (en azından farenin yüzünde görülebilen motor eylemlerle aktarıldığı şekliyle) neredeyse kayıt yaptıkları her yerde gözlemlendi. Araştırmacılar, duyuşal ve motor bilgilerin bu şekilde beynin her yerinde bulunmasının faydalarını düşünürken, etkili bir şekilde davranmanın duyuşal veriler, devam eden motor eylemler ve iç durum değişkenlerinin kombinasyonuna bağlı olduğunu ileri sürdüler. Görünüşe göre bu aktiviteler birincil duyuşal korteks gibi uzun süredir karıştırılmadığına inanılan bölümleri de dâhil olmak üzere beynin hemen hemen her yerinde gerçekleşiyor.

Yukarıdaki örnekler, önümüzdeki on yıllarda sinirbilimde çok şeyin değişeceğine işaret ediyor. Yine de bu sonuçlar oldukça

kısıtlı deneysel zihinsel ortamlardan gelmektedir. Amigdala çalışmasında 40 x 40 x 40 santimetrelilik plastik bir kutu kullanıldı; susuzluk çalışmasında fareler başları sabitlenmiş şekilde incelendi ve yüz hareketleri çalışmasında farelerin “koşmasına” izin veren bir “havada yüzen top” kullanıldı. Gelecekte neler keşfedeceğimizi hayal edin!

TEKRAR, BU NE KADAR KARMAŞIK?

Kitap boyunca, beyin hakkında büyük ölçekli dağıtılmış ve dolanık devreler açısından akıl yürütmeyi teşvik eden bir sistem görüşünü tanımladık. Ancak bu duruşu benimsediğimizde, oldukça erken bir zamanda “işlerin karmaşık olduğu” açıkça ortaya çıkıyor. Gerçekten de işleri bu kadar karıştırmamız gerekip gerekmediği sorulabilir. Önce daha basit yaklaşımları ve temel açıklamaları denememiz gerekmez mi? Ne de olsa bilimde önemli bir ilke, genellikle Franciscan bir rahip olan Ockhamlı William’ın “*pluralitas non est ponenda sine necessitate*” sözüne atıfla Occam’ın usturası olarak adlandırılan şeye gönderme yapılarak tartışılan *tutumluluktur*: “Çoğulluk gereklilik olmadan ortaya atılmamalıdır.” Başka bir deyişle, işi basit tutun ya da Einstein’ın sık sık alıntıladığı gibi, “Her şey mümkün olduğunca basit yapılmalı, ama daha basit olmamalı.”

Bu fikir elbette mantıklıdır. Belirli bir dizi olguyu açıklamaya çalışan bir *T* teorisi düşünün. Şimdi *T* ‘ye bir istisna tanımlandığını varsayalım: Örneğin, *T* ile tutarsız olan yeni bir deneysel gözlem olsun. *T*’nin savunucuları için iyi olmasa da *T* ‘yi istisnayı ele alabilecek şekilde genişletmek ve böylece teorinin yanlışlanmasını önlemek mümkünse, bu bulgu teorinin ölüm çanı olmak zorunda değildir. *T* zamanla daha fazla çöktükçe,

ek gözlemleri açıklamak için bir dizi, muhtemelen “ad hoc” (çn: “amaca özel, niyete mahsus” anlamına gelen Latince bir ibaredir. Genelde bir soruna yönelik, geçici bir çözümü anlatmak için kullanılır. Bazen üstünkörü üretilen çözümleri vurgulamak için kullanılır) ilavelerle kademeli olarak genişletilebilir. Bu açıkça istenmeyen bir durumdur. Bir noktada, söz konusu teori o kadar şişer ki, daha basit açıklamalar başlangıçtaki teoriyle kıyaslandığında büyük ölçüde tercih edilir.

Ancak “tutumluluk” genel bir yaklaşım olarak son derece makul olsa da, neyin “tutumlu” sayılacağı tam olarak net değildir. İşin püf noktası da burada ortaya çıkıyor. Fizikten bir örnek verelim: 1978 yılında Amerikalı astronom Vera Rubin, galaksilerin dış eteklerindeki yıldızların, yerçekimi teorimizin öngördüğüyle çelişecek şekilde çok hızlı döndüğünü fark etti.⁷ Sanki evrende gözlemlenen kütle galaksileri kontrol altında tutmaya yetmiyordu. Bu bulgu daha sonra hesaplanmamış kütle kaynakları için yoğun bir araştırmayı tetikledi. Bu kaynak nötron yıldızları gibi diğer ağır nesneler olabilir mi? Bilinen her şey toplandığında, tutarsızlık çok büyüktü ve hâlâ da öyle. Aslında, ölçeğe koyabildiğimizden yaklaşık beş kat daha fazla kütleye ihtiyaç vardır.

Bunun üzerine fizikçiler bu bulmacayı açıklamak için, daha önce bilinmeyen ve muhtemelen henüz keşfedilmemiş atom altı parçacıklardan oluşan bir madde olan “karanlık madde” kavramını ortaya attılar. Bu madde evrenin kütlesinin yüzde 85’ini oluşturmaktadır. Sorunu çözmek için fizikçilerin standart kütle çekim teorisini (buna G diyelim) değiştirmeden bıraktıklarını, ancak tamamen yeni bir madde türü (buna m diyelim) varsaymak zorunda kaldıklarını görüyoruz. Bu küçük bir değişiklik değil! 1983 yılında İsrailli fizikçi Mordehai Milgrom, G ’de nispeten küçük bir değişiklik yaparak alternatif bir çözüm önerdi. Onun “değiştirilmiş yerçekimi” teorisinde, bu kuvvet aşağıdaki

durumlar dışında her zamanki gibi çalışır tüm galaktik sistemler gibi büyük sistemlerdir. Ayrıntılara girmeden, bu değişiklik esasen standart kütleçekim teorisine a_0 adı verilen yeni bir sabitin eklenmesini içeriyordu.⁸

Yani eski dostumuz olan G işe yaramıyor. Potansiyel çözümler olarak ya $\{G + m\}$ ya da $\{G + a_0\}$ 'ı düşünebiliriz. Fizikçiler ikinci çözüme karşı nazik davranmamış ve bunu oldukça geçici olarak değerlendirmişlerdir. Buna karşılık, birincisini benimsemişler ve teraziyi doğru yöne çevirebilecek yeni madde türleri bulmak için muazzam çabalar harcamışlardır. Şu anda gizem hâlâ çözülememiştir ve sorunu çözme umuduyla daha büyük ve daha sofistike araçlar geliştirilmeye devam edilmektedir. Bu kısa fizik gezintisinin amacı anlaşmazlığın ayrıntılarına girmek değil, tutumluluğun söylemekten daha kolay olduğunu göstermektir. Teorik açıdan neyin tutumlu sayılacağı büyük ölçüde bir bilim insanı topluluğunun entelektüel zihniyetine bağlıdır. Ayrıca bu kişiler ne kadar insan olsalar da, aynı fikirde değillerdir.

Tutumlulukla ilgili bir başka örnek de vücudu hayatta tutan otonom beyin işlevleriyle ilgilidir. Otonom işlevler gıda ve sıvı alımını, solunumu, kalp aktivitesi gibi işlevleri düzenler. Bu sistemin anatomik olarak birbiriyle bağlantılı olması, belirli işlevlerin nasıl yerine getirildiğinin deşifre edilmesinde büyük zorluklara yol açmıştır. Bu kitapta öne sürülen bir olasılık, çoklu bölge etkileşimlerinin otonomik süreçlerin nasıl işlediğini toplu olarak belirlediğidir. Ancak alternatif bir pozisyon düşünün. Etkili bir makalede Clifford Saper, “bir sistemin ağ özellikleri, karmaşık tepkiler için uygun bir açıklama sunsa da bize gerçekte bu ağların nasıl çalıştıkları hakkında çok az şey söyler ve ağ kavramı daha tutumlu açıklamalar için araştırmaları engelleme eğilimindedir” demiştir (Saper 2002,460). Ona göre, “merkezi otonomik kontrol sisteminin birbiriyle son derece bağlantılı doğası, uzun

yıllar boyunca belirli nöron gruplarına belirli otonomik modellerin sorumluluğunu atamak için bir engel teşkil etmiştir”.

Karmaşık sistemler açısından düşünmenin, çoğu biyolog için tamamen doğal olmadığını söylemek zor değil. Hatta birçoğu sanki bu yaklaşım işleri “aşırı karmaşıklştırıyormuş” gibi, önemsiz olmayan bir şüpheyile bakıyor. Ne de olsa eğitimleri başka becerileri vurgulamaktadır. Ne yazık ki, kontrol edilmediği takdirde, basit açıklamalara yönelme dürtüsü, araştırmacıların biyolojik fenomenler hakkında çarpık görüşler benimsemesine yol açabilir; tıpkı bir “şizofreni geninin” bu yıkıcı durumu açıkladığını veya “sosyal biliş beyin bölgesinin” insanların ve muhtemelen diğer primatların diğer hayvanlarda görülmeyen davranışsal yeteneklere sahip olmasını sağladığını öne sürerken olduğu gibi. Neyse ki, sinirbilim giderek daha etkileşimci bir beyin görüşünü yansıtacak şekilde değişmektedir. Bölgelerin nasıl çalıştığını inceleyen önceki hedeften yola çıkan mevcut araştırmalar, nöral devrelerin nasıl çalıştığını deşifre etme zorluğunu merkeze alıyor.

Her bilimsel girişimin önemli bir yönü kavramsaldır. Bilim insanları, en iyi dergilerdeki makaleleri kabul ya da reddederek, belirli araştırma projelerine fon sağlayarak, konferanslar için konu seçerek vb. çalışılması gereken önemli konulara karar verirler. Bu yargıların çoğu, bilim insanları tarafından toplanan verilere içkin olmadıkları için özneldir. Doğa olaylarının nasıl incelendiği, araştırmacıların kabul görmüş yaklaşım ve yöntemlerine dayanmaktadır. Buna göre, karmaşık sistemleri benimseme ya da uzak tutma pozisyonu kolektif bir bakış açısıdır. Bazılarına göre ağ tabanlı açıklamalar çok hantaldır ve basitlikten yoksundur. Bunun tam tersi olarak, ağırlıklı olarak lokalize devrelere odaklanan açıklamalar aşırı basit indirgemecilik veya tamamen naif olarak görülebilir.

Nihayetinde bilim veriler tarafından yönlendirilir ve mevcut kanıtlar benimsenen yaklaşımlar üzerinde baskı oluşturur. İnsan genomunun haritalanması başlangıçta 3 milyar dolar ve on yıl sürmüştü, gen haritalaması artık rutin olarak bin doların altında bir maliyetle iki günden daha kısa bir sürede yapılabilen ve genetiğin daha önce görülmemiş bir şekilde incelenmesine olanak sağlamaktadır. Beyin söz konusu olduğunda, artık binlerce nöronu aynı anda kaydetmek mümkün ve bu da büyük nöron gruplarının daha önce mümkün olmayan şekillerde nasıl davranışlar ürettiğine dair bir pencere açmaktadır. (Nörofizyoloji hakkında bildiklerimizin çoğunun tek tek nöronların veya çok küçük hücre kümelerinin bir seferde kaydedilmesine dayandığını unutmayın). Örneğin, çığır açan bir çalışmada, araştırmacılar küçük bir zebra balığının tüm beyindeki tekil nöronları kaydettiler.⁹ Amaçları canlının nöronlarının çoğunu değil tamamını kaydetmektir! Belki de çok uzak olmayan bir gelecekte bir gün, aynı şey daha büyük hayvanlar için de mümkün olacaktır.

KARMAŞIK SİSTEMLERDE NEDENSELLİK TAMAMEN FARKLI BİR ŞEYDİR

Nedensellik sorunuyla yüzleşirken ortaya çıkan zorluk başka hiçbir yerde karmaşık sistemleri benimserken olduğu kadar büyük değildir. “Neyin neye sebep olduğu” bilimde merkezi bir sorundur ve bilimsel girişimin tam merkezinde yer alır.

Sinirbilimin misyonlarından biri, beynin farklı bölgele-
rindeki sinyallerin doğasını ve nihayetinde bunlara neyin neden
olduğunu ortaya çıkarmaktır. Yaygın olan bir akıl yürütme türü,
benim *bilardo topu* nedensellik modeli olarak adlandırdığım şey-
dir (Pessoa 2017a, 2018a). Bu Newtoncu şemada, bir topa uygu-

lanan kuvvet, topun hedef topa çarpma kadar masa üzerinde hareket etmesine yol açar. Bu hedef topun hareket etmesinin nedeni açıktır; ilk top ona çarpar ve ona uygulanan kuvvet sayesinde hareket eder. Sinir jargonuna çevirirsek, bunu şu şekilde ifade edebiliriz: Bir beyin bölgesine dışarıdan gelen bir sinyal nöronları uyarır, bu nöronlar da onları birbirine bağlayan anatomik yollar aracılığıyla ikinci bir beyin bölgesindeki nöronları uyarır ya da inhibe eder. Ancak bilim tarihinde çok verimli olmuş olan bu düşünce tarzı, beyin gibi karmaşık sistemler düşünüldüğünde çok fakir kalmaktadır.

Beynin standart Newtoncu nedensellik için acil sorun teşkil eden iki özelliğini vurgulayabiliriz.¹⁰ Birincisi, anatomik bağlantılar sıklıkla çift yönlüdür, bu nedenle fizyolojik etkiler A'dan B'ye ve gerisin geri olmak üzere her iki yöne de gider. Eğer bir unsur diğerini nedensel olarak etkilerken ikincisi de aynı anda ilkinin nedensel olarak etkiliyorsa, baştaki temel kavram çöker. Bu gibi durumlar; filozofların “karşılıklı nedensellik” fikrini ortaya atmalarına neden olmuştur. Örneğin, üst kısımları birbirine yaslanacak şekilde A şeklinde dizilmiş iki tahta düşünün; yani her bir tahta diğerini yukarıda tutmaktadır. İkinci olarak, anatomik izdüşümlerin *yakınsaması*, birden fazla bölgenin tek bir alıcı düğümü eşzamanlı olarak etkilediğini ima eder, bu da üniter nedensel etkilerin atfedilmesini güvencesiz hâle getirir.

Yukarıdaki iki özellik hâlihazırda sorun teşkil ediyorsa, kapsamlı kortikal-subkortikal anatomik bağlantı sistemlerinden ve 9. Bölümde tartışılan muazzam kombinatoryal anatomik bağlantıdan ne anlamalıyız? Eğer, ileri sürüldüğü gibi, davranışın beyin temeli dağıtılmış, büyük ölçekli kortikal-alt kortikal ağlar içeriyorsa, nedensellik hakkında yeni düşünme yolları gerekmektedir. Sonuç olarak Newton nedenselliği, beyin gibi *izole edilemeyen* sistemlerde açıklama için son derece zayıf bir adaydır.

Sistemler hakkında düşünmenin diğer yolları nelerdir? Bireysel varlıklardan (bیلardo topları gibi) uzaklaşmak için, yerçekimi alanındaki gök cisimlerinin hareketi gibi “çok parçacıklı sistemlerin” zamansal evrimini düşünebiliriz. Fizikçiler ve matematikçiler, Newton fiziğinin merkezinde yer alan bu problem üzerinde yüzyıllardır çalışmaktadır. Örneğin, dünya ve güneş gibi iki cisim ne tür yörüngeler sergiler? Bu “sözde iki cisim problemi” 1734 yılında Johann Bernoulli tarafından çözülmüştür. Peki ya üç cisimle ilgileniyorsak, örneğin denkleme Ay’ı da eklersek ne olur? Bu sorunun yanıtı, iki cismin uzun zaman önce anlaşılmış olması nedeniyle kolay görüldüğünü düşünen okuyucular için şaşırtıcı olacaktır. Aksine, bu sorun yüzyıllardır matematikçilerin canını sıkıyor ve aslında çözülemiyor! En azından iki cisim anlamında değil, çünkü bu sorun genel bir matematiksel çözümü kabul etmiyor.

Peki, ne yapılabilir? Problemi analitik olarak çözmek yerine, yerçekimine dayalı hareket yasaları kullanılabilir ve gelecekteki yolları belirlemek için bilgisayar *simülasyonları* kullanılabilir.¹¹ Üç gezegenin belirli bir zamandaki konumunu biliyorsak, tüm ara konumları açıkça hesaplayan denklemleri uygulayarak yakın gelecekteki konumlarını belirlemeye çalışabiliriz. Oysa, karşılaştırılabilir denklemlere sahip olmadığımız beyin gibi bir organ söz konusu olduğunda aynı şeyi yapamayız. Ancak bu durumdan faydalı bir ders çıkarabilir ve belirli bir zamanda beynin birden fazla bölümünün ortak durumunu düşünebiliriz. Beyin bölgelerinin aktivite seviyesi ile özetlenebilecek bu durum zamanla nasıl değişir?

Bu fikirlerden bazılarını daha fazla açıklamadan önce, dinamikler üzerine düşünmenin faydalı olması için ek bir neden önereceğim. Bunun için, biraz düşünmemiz gerekiyor.

DÜNYA SÜREÇLERDEN OLUŞUR, NESNELERDEN DEĞİL

M.Ö. 5. yüzyılın ortalarından itibaren Leucippus, Demokritos ve Epiküros gibi Yunan düşünürler doğayı boş uzaydaki değişmez atomlardan oluşmuş olarak düşünmüşlerdir. On altıncı ve on yedinci yüzyılların bilimsel devrimi eski klasik fikirlerden uzaklaşsa da atomculuğu kutsamıştır. Yani, dünya her şeyden önce önemli parçacıklardan ya da *şeylerden* oluşur. Bu nedenle bilim, birkaç biyolojik örnek vermek gerekirse, organları, hücreleri, molekülleri ve benzerlerini açıklamaya çalışmalıdır. Bu ifade o kadar zararsız ve açık görünmektedir ki, bir gerçekçilik gibi görünmektedir. Bunun alternatifi ne olabilir?

Belki de şaşırtıcı olmayan bir şekilde, *panta rhei* (“her şey akar”) ya da “hiç kimse aynı nehirde iki kez yüzemez” şeklindeki ünlü sözde özetlenen ikinci bir görüş için Yunanlılara geri dönebiliriz. Herakleitos’un öne sürdüğü gibi:¹²

Gerçeklik bir şeyler kümesi değil, bir süreçler bütünüdür. Dünyanın temel “maddesi” maddi toz değil, uçucu akışkan, yani “ateş”tir ve her şey bunun versiyonlarıdır (puros tropai). Süreç temeldir: nehir bir nesne değil, sürekli bir akıştır; güneş bir şey değil, sürekli bir ateştir. Her şey bir süreç, faaliyet ve değişim meselesidir (panta rhei).

Yirminci yüzyılın ilk yarısında bu görüş, organikçiler olarak adlandırılan, dinamik ve sistem odaklı bir yaşam bilimi inşa etmeye çalışan biyologlar tarafından benimsenmiştir. Genetikçi Conrad Waddington’ın ileri sürdüğü gibi, biyoloji nesneleri incelemeyiz; çeşitli zaman ölçeklerinde meydana gelen süreçleri inceler (Dupré ve Nicholson 2018, 9). Bu görüşe göre, şey benzeri varlıkların ille de dışlanması gerekmez; bunlar bir öze sahip olacak kadar istikrarlı ve devamlı “süreçler” olarak kabul edilebilir; bu durumda varın bir

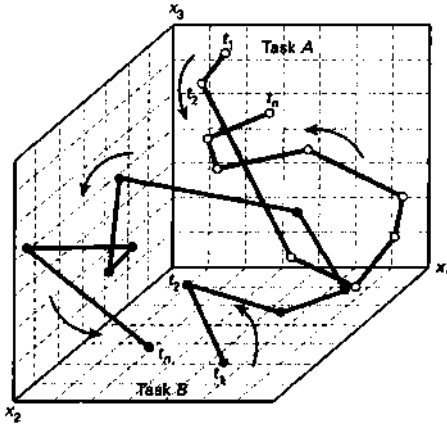
kişiyi, bir organı veya bir hücreyi düşünün. Ancak böyle bir süreç odaklı zihniyeti benimsemek -bir süreç *felsefesi- doğal olarak* bilimsel soruları formüle etmenin ve yanıtlamanın yeni yollarını ortaya çıkarır. Bu bakış açısı kasırgalar, akarsular ve girdaplar gibi olgulara açık bir şekilde yardımcı olurken, biyolojik olguları bağlama bağlı, dinamik süreçler açısından tanımlamayı teşvik eder. Böylece bu teşvik, sinirbilimcilerin alanları ve alt alanları tanımlama zorunluluğunu ortadan kaldırır, ayrıca beynin birden fazla bölümünü içeren süreçlerin davranışları desteklemek için zamansal olarak nasıl ortaya çıktığını deşifre etme hedefine yol açar.

GEÇİCİ BEYİN DİNAMİKLERİ

Bu tartışma kulağa ilgi çekici gelse de neredeyse kesinlikle belirsizdir. *Çoklu bölge dinamiklerini* anlamak için sinirbilimciler tarafından kullanılan bazı fikirleri açıklayayım. Amaç, bir dizi beyin bölgesinin *ortak durumunu* ve bunun nasıl değiştiğini tanımlamaktır.

1, 2, . . . olarak etiketlenmiş n sayıda beyin bölgesinden oluşan bir sistem hayal edin. Her biri $x_1(t)$, $x_2(t)$ ve benzeri şekilde gösterilen zamanın bir fonksiyonu olarak değişen bir aktivasyon (veya ateşleme hızı) gücüne sahip olsun. Bir vektörün basitçe üç boyutta x , y ve z gibi sıralı bir değerler kümesi olduğunu hatırlayın. t_1 zamanında, $x(t_1)$ vektörü t_1 zamanındaki bölgelerin *durumunu* (yani aktivasyonlarını) belirtir. Bu vektörün, zamanın bir fonksiyonu olarak nasıl hareket ettiğini çizerek, sistemin zamansal evrimini görselleştirmek mümkündür. Sistem tarafından ziyaret edilen t_1 , t_2 , vb. durumların ardışıklığına *yörünge* diyebiliriz. Şimdi, bir hayvanın A ve B olmak üzere iki görevi yerine getirdiğini ve üç beyin bölgesinde birden fazla zaman noktasında

yanıtlar topladığımızı varsayalım. Daha sonra her bir görev için bir yörünge oluşturabiliriz (Şekil 12.2). Her biri söz konusu görev için potansiyel olarak benzersiz bir *imza* sağlar.¹³ Böylece, her bir görevin dört boyutlu bir temsilini oluşturduk ve uzayda üç konumu (sinyallerin kaydedildiği bölgeler) ve bir zaman boyutunu dikkate aldık. Elbette üçten fazla yerden kayıt yapabiliriz; bu sadece ölçüm tekniğimizin bize ne yapmamıza izin verdiğine bağlıdır. Eğer n uzamsal konumdan kayıt yaparsak, o zaman $(n + 1)$ boyutlu bir durumla karşı karşıya kalırız (+1, zaman boyutunun eklenmesinden gelir). Neyse ki matematiksel kurallar bellidir, bu nedenle veri analizi için herhangi bir sorun teşkil etmez.



Şekil 12.2 Uzamsal-zamansal yörüngeler. Üç beyin bölgesinin aktivitesi zaman içinde gösterilmiştir. t zamanındaki üç değer bir vektör oluşturur. Üç boyutta, her bir zaman noktasında vektörler çizilebilir (örnekler için bkz. Şekil 4.3b) ve uç noktaları birleştirebiliriz. Bu gösterimde zaman sadece örtüktür ve t_1 'de başlayıp t_n 'de biten çizgiler boyunca ilerler. Zamanın bir fonksiyonu olarak üç bölgedeki faaliyetler görev A ve görev B için farklı şekilde gelişir.

Uzamsal-zamansal yörüngeler açısından düşündüğümüzde, ilgilenilen nesne -yörünge- uzamsal olarak dağıtılmış ve elbette dinamiktir. Ayrıca, bir beyin bölgesinin kısa bir uyarıcıya nasıl tepki verdiğini anlamaya çalışmak yerine süreç odaklı bir zihniyeti teşvik eder. Süreç görüşü aynı zamanda “bıardo topu” nedenselliğine (beyaz topun siyah topa çarpması ya da A bölgesinin B bölgesini uyarması) olan tipik odağı da değiştirir; çünkü bir bölgenin tepkisinden hangi tek faktörün sorumlu olduğu konusunda daha az takıntılıyızdır. Deneysel olarak, merkezi hedef, mevcut verilerden sağlam bir şekilde yörüngeleri tahmin etmek hâline gelir.

Bazı okuyucular, evet, yörüngeler iyi ama sistemi *açıklamak* yerine sadece tanımlamış olmuyor muyuz diye düşünebilir. Örneğin A görevinin yörüngesi neden B görevinin yörüngesinden farklıdır? Kuşkusuz, yörünge hikâyesinin her şeyi ve sonu değildir. Bunun nasıl ortaya çıktığını deşifre etmek nihai hedeftir ve bu da daha ayrıntılı açıklamalar gerektirecektir; ayrıca burada beyin işlevinin hesaplamalı modelleri anahtar olacaktır. Başka bir deyişle, ne tür bir sistem ve sistem unsurları arasında ne tür etkileşimler benzer girdiler ve koşullar altında benzer yörüngeler oluşturur?

SON DÜŞÜNCELER

Sinirbilim, davranışların nöral temellerini aydınlatmaya çalışmaktadır. Modern sinirbilim bunu bir buçuk asırdan fazla bir süredir ağırlıklı olarak indirgemeci bir şekilde yapmıştır.¹⁴ Bu yaklaşımın ilerlemeyi engellediğini ve alanın beynin gerçekten dinamik ve ağ bağlantılı bir açıklamanın hakim olduğu bir döneme geçmesinin zamanının geldiğini düşünüyorum. Gelecekteki araştırmaların birkaç cephede ilerleme kaydetmek için çaba göstermesi gerekecektir: dinamikler, merkezi olmayan hesaplama, belirme ve rekabet. Aynı zamanda, bir zihin-beyin bilimi, davranışları anlamaya yönelik sağlam bir temel üzerine inşa edilirken, hesaplama ve matematiksel araçların bütüncül bir şekilde kullanılması suretiyle geliştirilmelidir.

Sinirbilim alanının, kavramsal ve kuramsal yönlerini geliştirmeye yatırım yapması gerektiğine inanıyorum. Daha büyük ve daha parlak araçlar ve teknikler tek başına gerekli ilerlemeyi sağlamayacaktır; beyindeki her hücreyi (hatta hücre altı bileşenleri) teorik bir boşlukta ölçekbilme riskiyle karşı karşıyayız. Konuyu biraz daha açmak gerekirse, deneysel fizikçilerin belirli bir galaksideki her atomu ölçekbildiklerini varsayalım. Geliştirilmesi 400 yıldan fazla süren bir kütleçekim teorisi olmasaydı, bu anlayışı nasıl ilerletirdi? Alandaki mevcut nedensellik takıntısı da aynı derecede sorunludur. Kavramsal netlik olmadan (yüksek derecede dolaşık sistemlerde nedenselliği nasıl düşünmeliyiz?), “nedensel” açıklamalar aslında temel noktayı gözden kaçırabilir.

Nihayetinde, bilişsel-duygusal beyni açıklamak için, biyoloji, psikoloji, ekoloji, matematik, bilgisayar bilimi, felsefe ve benzerleri arasındaki duvarları yıkarken, beyin içindeki sınırları¹⁵-algı, biliş, eylem, duygu, motivasyon- olduğu kadar beyin dışındaki sınırları da çözmemiz gerekir. Ancak o zaman doğru yolda olacağız.

SÖZLÜK

Accumbens: Ventral striatumun orta beyinden büyük miktarda dopaminerjik girdi alan kısmı; nükleus akumbens olarak da adlandırılır.

Aksiyon potansiyeli: Bir tel boyunca akan akım gibi, nöronun uzantısı (bkz. akson) boyunca yayılan bir elektrik sinyali.

Amigdala: Aversif koşullanma bağlamında kapsamlı olarak incelenen ancak çok geniş bir işlevler dizisinde yer alan subkortikal yapı. “Amigdala kompleksi” en az bir düzine alt çekirdekten oluşur. Çok geniş anlamda, bir “bazolateral amigdala” ve bir “merkezi amigdala” düşünmek yararlıdır.

Alan: Birçok sinirbilimci tarafından anatomik ve işlevsel olarak anlamlı olduğu düşünülen bir birim. Kitapta, bir alan büyük ölçekli, dağıtılmış devrelere katıldığında işlevsel olarak anlamlı olarak görülür. Kortekste, bir alan tipik olarak hücre tipi ve yoğunluğu da dahil olmak üzere laminasyon modelinin sitoarkitektonik farklılıklarına dayanarak tanımlanır (örnek: oksipital lobda birincil görsel korteks). Subkortekste, bir alan tipik olarak hücre tipi ve yoğunluğunun yanı sıra varsayılan sınırların diğer belirteçlerine göre tanımlanır (örnek: amigdala; bkz. Şekil 5.5).

Otonom sinir sistemi: Periferik sinir sisteminin salgı bezleri ve organları kaplayan düz kaslarla (kalp gibi) bağlantılı olan kısmı. Böylece bu sistem, iç organların işlevini etkiler ve iç organlar da merkezi sinir sistemini etkiler.

Akson: Nöronun diğer nöronlarla yakın temasa geçen ve tipik olarak sinaps yoluyla postsinaptik bir hücrenin dendritini etkileyen uzantısı.

* Çeviren: Mustafa Bilici.

- Bazal ganglionlar:** Tipik olarak striatum (kaudat artı putamen) ve globus pallidus dahil olmak üzere bir grup subkortikal çekirdeği ifade eder.
- Beyin sapı:** İnsan beyninin serebrumu omuriliğe bağlayan arka sap benzeri kısmı; orta beyin, pons ve medulla oblongata'dan oluşur.
- Merkezi sinir sistemi:** Öncelikle beyin ve omurilikten oluşur. Buna karşılık, periferik sinir sistemi ise beyin ve omurilik dışında kalan sinirler ve gangliyonlardan (yani hücre kitlelerinden) oluşur.
- Serebrum:** Serebral korteksin yanı sıra hipokampus, bazal ganglionlar ve koku bulbusu dahil olmak üzere çeşitli subkortikal yapıları içeren beynin en büyük kısmı; telensefalon olarak da adlandırılır.
- Karmaşık sistem:** Sistemin özelliklerinin büyük ölçüde birçok parçasının etkileşimine bağlı olduğu, muhtemelen geri bildirim ve döngülerin yanı sıra doğrusal olmayanları da içeren sistem. Bu bağlamda, "karmaşık", birçok bileşeni olan bir sisteme atıfta bulunacak olan "çapraşık" ile eş anlamlı düşünülmemelidir.
- Koşullu uyarıcı:** Doğası gereği tiksindirici veya olumsuz olan (şok gibi) koşulsuz bir uyarı ile eşleştirilerek duygusal önem kazanan başlangıçta nötr bir uyarı. Koşullu bir uyarı, koşulsuz bir ödüllendirici uyarı veya olayla (yiyecek gibi) eşleştirilerek pozitif bir önem kazanabilir.
- Korteks:** Serebral manto olarak da bilinen serebral korteks, memelilerde beynin serebrumunun dış gri madde nöral dokusudur. Bir dizi katman halinde düzenlenmiştir.
- Dendrit:** Nöronun tipik olarak diğer aksonlardan uyarım alan uzantısı.
- Ortaya çıkış (zuhur, belirme):** Sistem özelliklerinin, parçalarının doğrusal olmayan kombinasyonundan zuhur ettiği fikri. Bu nedenle, bir sistemin parçalarını karakterize etmek ve bunları "basitçe toplayarak" birleştirmek sistemin önemli özelliklerini gözden kaçırır.
- Sönme:** Koşullu bir uyarıcının (bkz. tanıma) güvenli olduğunun öğrenildiği öğrenme süreci. Bu şekilde, uyarıcı hayvan tarafından güvenli olarak kabul edilir.
- Ön beyin:** Dik duruşlu hayvanlarda, beyin yarım kürelerini içeren beynin en üst kısmıdır. İnsanlarda korteks ve subkortikal yapıları içerir.

Frontal: Bkz. lob.

Ganglia (ganglionun çoğulu): Büyük nöronal hücre kitleleri. Serebral korteks katmanlı bir yapı iken, beynin geri kalan neredeyse tüm diğer kısımları (amigdala gibi) ganglioniktir.

Gri madde (cevher): Bkz. Cevher kısmı.

Girus: Serebral korteks üzerinde, genellikle bir veya daha fazla sulkusla çevrili bir kabartı (bkz. sulkus). Giruslar ve sulkuslar insanlarda ve diğer bazı memelilerde beynin katlanmış görünümünü oluşturur.

Arka beyin: Omurgalılarda merkezi sinir sisteminin medulla, pons ve serebellumu içeren kısmı.

Homoloji: Ortak bir atadan miras kalan, biçim ve işlevinden bağımsız olarak farklı hayvanlarda bulunan benzer özellik. Aynı yapı planını paylaşan hayvansal uzuvları veya organları (beyin gibi) ima eder. Yapı planı içinde aynı embriyonik kökene sahip olmak, homolojiyi tanımlamak için ana ölçütlerden biridir.

Lob: Korteks tipik olarak lob adı verilen makro bölgelere ayrılır: oksipital (başın arkasında), temporal (şakaklara yakın ve başın yan tarafında), pariyetal (başın arkasına doğru yanlarda ve üstte) ve frontal (başın ön kısmının etrafında). Tüm bu konumlandırmalar insanlar içindir.

Cevher/madde (gri veya beyaz): Gri cevher, beyin dokusunun nöronlardan ve glial hücreler gibi diğer ilgili hücre tiplerinden oluşan kısmıdır. Beyaz madde çoğunlukla uzun menzilli aksonlardan oluşur.

Medulla: Medulla oblongata veya sadece medulla, beyin sapının alt kısmını oluşturan uzun sap benzeri bir yapıdır.

Orta beyin: Beyin sapının ön beyne en yakın olan kısmı. Metinde tartışılan superior colliculus ve nörotransmitter dopamini üreten bölgeler gibi yapılar (ventral tegmental alan ve substantia nigra) burada bulunmaktadır.

Modülerlik: İlgili bir sistemi oluşturan birçok parçanın birbirine bağımlılık derecesi. Ayırıştırılabilir bir sistemin modüler olduğu söylenebilir, oysa ayırıştırılamayan bir sistem modüler değildir. Daha genel olarak, modülerlik düşükten yükseğe doğru değişen bir şekilde kavramsallaştırılabilir.

MRI (MRG): Manyetik rezonans görüntüleme, ilgilenilen dokulardaki zayıf manyetik sinyalleri toplayarak insan beyninin (ve diğer vücut bölümlerinin) görüntülenmesini sağlayan bir tekniktir. Yapısal MRI, beyaz maddeyi görüntülemek gibi nispeten statik doku özelliklerini incelemek için kullanılır. Fonksiyonel MRI tipik olarak, belirli görevler veya koşullar sırasında beynin belirli bölümleri “aktive edildiğinde” oluşan oksijenasyon seviyesindeki farklılıkların ölçülmesine dayanır.

Neokorteks: Memelilerin dorsal kabuğunda bulunan altı katmanlı korteks; - izokorteks olarak da adlandırılır.

Nörotransmitter: Nöronal iletişim için gerekli olan, tipik olarak presinaptik hücre üzerindeki akson terminalinden salınan ve postsinaptik hücreye bağlanan kimyasallar. Bazı yaygın nörotransmitterler arasında dopamin, serotonin, asetilkolin, norepinefrin ve GABA bulunur.

Çekirdek (nükleus): Ön beynin bazı subkortikal alanları çekirdek adı verilen çeşitli bölümlere ayrılabilir. Amigdalanın bazı çekirdekleri için bkz. Şekil 5.5.

Oksipital: Bkz. lob.

Pallial amigdala: Amigdalanın kortikal kökenli bileşeni. Memelilerde lateral, bazal ve aksesuar bazal çekirdekleri içerir.

Palyum/korteks: Telensefalonun (ön beyin) dorsal bölümü. Omurgalılar arasında karşılaştırılabilir olan birkaç alt bölüm içerir. Memelilerde, dorsal alt bölümü (dorsal palyum) önemli ölçüde genişlemiştir ve serebral korteksi meydana getirir. Palyum ayrıca gelişim sırasında hipokampus ve palyal amigdalayı oluşturur, bu nedenle palyal kökenli oldukları söylenir.

Parietal: Bkz. lob.

Prefrontal korteks: Frontal korteksin en ön kısmı (bkz. Şekil 7.3).

Projeksiyon: İki alanı birbirine bağlayan akson demetlerinden oluşan anatomik yol.

İndirgemecilik: Sistemleri veya mekanizmaları temel parçalar veya birimler açısından anlama yaklaşımı. Mekanik bir saatin, çarkları da dahil olmak üzere tüm parçalarına dayanarak nasıl çalıştığını anlamak buna en iyi örnektir.

Bölge: Bkz. Alan.

Spike: Bkz. aksiyon potansiyeli.

Striatum: Kaudat ve putamenden oluşan subkorteksin (ön beyinde) bir bölümü.

Subpallial amigdala: Amigdalanın subpallial kökenli bileşeni. Memelilerde amigdalanın merkezi çekirdeği ve stria terminalisin bed nükleusunun bir kısmını içerir.

Subpallium: Telensefalonun (ön beyin) ventral bölümü. Striatum (kaudat-putamen) ve amigdalanın bazı kısımlarını (merkezi amigdala gibi) içerir.

Sulkus: Sulkus, serebral kortekste ki yarık veya oluk. Sulkuslar bir girusu çevreleyerek insan beyininin katlanmış görünümünü oluşturur. Daha büyük sulkuslara fissür adı verilir. Ayrıca gyrus.

Sinaps: Presinaptik nöronun postsinaptik hücreye kimyasal bir sinyal iletmesine izin veren iki nöron arasındaki boşluk.

Sistem: Bkz. Karmaşık sistem.

Telensefalon: Bkz. serebrum.

Temporal: Bkz. lob.

Koşulsuz uyarıcı: Bkz. koşullu uyarıcı.

Ventral striatum: Striatumun (kaudat artı putamen) en alt kısmındaki bölümü. Bu terim zaman zaman nucleus accumbens'i ifade etmek için de kullanılır. Ayrıca bkz. accumbens.

Beyaz cevher/madde: Bkz. Cevher.

NOTLAR

1. BÖLÜM

1. Makalenin özetinden tam alıntı “kortikal mimari, işlev, bağlantı ve/veya topografyadaki keskin değişikliklerle sınırlandırılmış her bir yarıküre için 180 alan belirledik” şeklindedir.
2. Sinirbilimciler “alan” terimini daha yaygın olarak beynin varsayılan olarak iyi tanımlanmış bölümlerini belirtmek için kullansalar da kitapta ikisi arasında ayırım yapmadık.
3. Ramon y Cajal, sinir sisteminin yapısı üzerine yaptığı çalışmalar nedeniyle 1906 yılında Nobel Ödülü’ne layık görülmüştür.
4. Burdach aslında şu anda “bazolateral amigdala” olarak adlandırılan kısmı tanımlamıştır. Diğer kısımlar daha sonra başkaları tarafından eklenmiştir.
5. Medya tarafından aktarıldığında, sinirbilim bulguları neredeyse sadece son derece modüler terimlerle ifade edilir. Hepimiz amigdalanın “beyindeki korku merkezi” olduğuna, bir “ödül merkezi”nin varlığına ve ayrıca hafıza, dil ve benzerlerinin yer aldığı “noktalar”a dair başlıklar duymuşuzdur. Medyanın aşırı basitleştirme eğilimi belki de kaçınılmaz olsa da bazı sinirbilimciler de bu hataya düşer.
6. İlgili bir tartışma için bkz. Krakauer ve diğerleri (2017).
7. Navqi ve arkadaşları (2007) tarafından yapılan bağımlılık çalışmasına; Kanwisher, McDermott ve Chun (1997) tarafından yapılan bir yüz çalışmasına ve Noudoost ve arkadaşları (2010) tarafından açıklanan bir dikkat çalışmasına atıfta bulunuyoruz. Noudoost ve arkadaşları (2010)

* Çeviren: Mustafa Bilici.

tarafından açıklanan uyarım çalışmaları mekanizmalar hakkında bilgi vermeye en yakın olanıdır.

8. “Dolgucu terimi” terimi Krakauer ve diğerlerinden (2017) alınmıştır.
9. Alıntılanan ifade “birçok bölgeye” atıfta bulunsa da bu nokta (hepsi olmasa da) çoğu beyin bölgesi için geçerlidir.
10. Örnek Woodward’dan (2013, 43) esinlenmiştir.
11. Örnek, Endler’in (1995) çalışmasına dayanan Striedter’den (2005) ödünç alınmıştır.
12. Mazzocchi’den (2008, 10) Newton ve Descartes’tan alıntı. Paragrafın tamamı Mazzocchi’ye (2008) dayanmaktadır.

2. BÖLÜM

1. Cécile Vogt’un kısa bir biyografisi için bkz.: M. Favero, S. Mele ve T. Metitieri, “Pro file of Cécile Mugnier Vogt,” WiNEu, European Women in Neuroscience, Untold Stories: Avrupa’da Nörobilimin Kadın Öncüleri, 2017, <http://wineurope.eu/vogt-2/>.
2. “Korbinian Brodmann,” Whonamedit? A Dictionary of Medical Eponyms, 9 Ocak 2015, <http://www.whonamedit.com/doctor.cfm/1264.html>.
3. Bölge sayısı ve diğer tarihsel hususlara ilişkin bir tartışma için bkz. Šimic ve Hof (2015), Finger (1994) ve Amunts ve Zilles (2015).
4. Galen’in kullandığı “thalamus” muhtemelen ventriküllerden birine atıfta bulunmaktadır (Rikhye, Wimmer ve Halassa 2018).
5. Bir yüzyıl sonra, Leopoldo Calzini köpekler, koyunlar ve keçiler üzerindeki lezyon deneylerine dayanarak bu rolün kanıtlandığını iddia etmiştir (Finger 1994, 216): “[Striatumun] büyük ya da küçük lezyonlarını az ya da çok şiddetli ve az ya da çok kapsamlı felçlerin izlediğini deneyler ve (klinik) gözlemler yoluyla kanıtlamış olmaktan memnunum.”
6. Bkz. Bu bölümün ilk birkaç paragrafının alındığı Bear, Connors ve Paradiso’ya (2020). 86 milyar nöron rakamı Herculano-Houzel’den (2009) alınmıştır.

7. Thiebaut de Schotten ve diğerleri (2015) bu ve bir sonraki paragraf için iyi bir referanstır.

3. BÖLÜM

1. Orijinal çalışma prestijli Brain dergisinde yayınlanmasına rağmen, onlarca yıl boyunca büyük ölçüde göz ardı edilmiştir. Bir sonraki paragrafta atıfta bulunulan 1973 tarihli çalışma Pöppel, Held ve Frost (1973) tarafından yapılmıştır.
2. Buradaki klasik referans Cowey'e (2004) aittir.
3. Teknik olarak "superior colliculi" (çoğul) olmalıdır. Metin boyunca, kulağa ağır gelen Latince çoğul şeklinden kaçındım (aynı nedenle Amerika Birleşik Devletleri'nde "musea" yerine "museums" demiyoruz). Dolayısıyla, örneğin amigdaladan (amigdal'in için çoğulu) bahsetmiyorum bile.
4. Snyder, Killackey ve Diamond (1969) ve Diamond ve Hall (1969) striat korteksin tamamen çıkarılmasından sonra ağaç fareleri ve sincapların görsel davranışlarını test etmiştir. Ayrıca bkz. Day- Brown ve diğerleri (2010).
5. Klasik referans Dean, Redgrave ve Westby'dir (1989) ve alttaki paragraf buna dayanmaktadır. Superior colliculus'un savunma davranışlarına dahil olduğu fikri yaygın bir ilgi görmemiştir. Ancak, giderek artan bulgular bu bölgenin basit bir sensorimotor ara yüz olarak görülmesini değiştirmektedir. Primatlarda savunma davranışlarına katılımına dair kanıtlar için bkz. Desjar din ve diğerleri (2013). Daha fazla tartışma için bkz. Pessoa, Medina ve Desfilis (2022).
6. Memelilerde hipotalamus aynı zamanda superior colliculus'un ara katmanlarıyla da bağlantılıdır; bkz. Nieuwenhuys, ten Donkelaar ve Nicholson (1998), Bölüm 22, 1804.
7. Paragraf doğrudan Dean, Redgrave ve Westby'ye (1989, 146) dayanmaktadır.
8. Daha yeni yöntemler ortaya çıktıkça, PAG'de kesin bir sütun düzeninin aşırı

basitleştirme olduğu görülmektedir. Bunun yerine, hücreler aktif veya pasif savunma davranışlarını seçmek için farklı beyin alanlarından gelen çoklu inhibitör ve uyarıcı girdileri entegre ediyor gibi görünmektedir (Tovote ve ark. 2016).

9. Bağlantılar, oradaki hücre gövdelerinin yoğun paketlenmesi nedeniyle "kompakt" olarak adlandırılan substantia nigranın alt kısmındadır. Substantia nigranın görsel aktivasyonu için bkz. Comoli ve diğerleri (2003).
10. "Mesaj molekülde değildir" ifadesi Thompson'ın (2000) 5. bölümünden alınmıştır.
11. Bu ve sonraki paragraflar doğrudan Thompson'dan (2000, 140- 141) alınmıştır.

4. BÖLÜM

1. Bu paragraftaki açıklama Broca'dan (1861) alınmıştır. Çevrimiçi çeviri, Toronto York Üniversitesi'nden Christopher D. Green tarafından geliştirilen bir internet kaynağı olan Classics in the History of Psychology'de mevcuttur, <http://psychclassics.yorku.ca/Broca/aphemie-e.htm>.
2. Bu ve sonraki iki paragraftaki tartışma büyük ölçüde Finger'a (1994, 38-40) dayanmaktadır.
3. Bu paragraftaki ve sonraki iki paragraftaki metin Dunn ve Kirsner'e (2003) dayanmaktadır. Tarihsel olarak iki önemli makale Lashley (1952) ve Teuber'dir (1955). Mükemmel bir modern tartışma için Young, Hilgetag ve Scannell'e (2000) bkz..
4. Tartışma Plaut'a (1995) dayanmaktadır. Hasta PW Patterson ve Marcel (1977) tarafından ve hasta CAV Warrington (1981) tarafından bildirilmiştir.
5. Ancak modüler olmayan sistemler de baraj yaşlandığında çifte ayrışmalara yol açabilir; bkz. Plaut (1995, 314).
6. Shallice ve Cooper (2011) tarafından yapılan tanımlar.
7. A1, A2, vb. bölgeler bir F fonksiyonunu ortaklaşa uyguladıklarında, durum

kavramsal olarak tanımlanmakta olan senaryodan oldukça farklıdır. Bölüm 10'da geliştirildiği gibi, bölgeler kümesini {A1, A2, . . . } bölgeler kümesini, birlikte F fonksiyonunu üreten bir bölgeler ağı olarak düşünebiliriz. Bu konuları gündeme getirdiği için Marco Viola'ya teşekkür ederim.

8. Bu paragraftaki örnek Passingham, Stephan ve Kötter (2002) tarafından tanımlanmıştır.
9. Mayr (2004) tarafından mükemmel ve kısa bir inceleme yapılmıştır.

5. BÖLÜM

1. Parvizi'nin (2009) mükemmel makalesine bkz.; ayrıca Finger'a (1994, 271) bkz..
2. Walter Cannon'ın çalışmalarının tarihsel tartışması Carroll'a (2016, 17- 21) dayanmaktadır. Cannon hakkındaki diğer materyaller Finger'dan (1994) alınmıştır.
3. İlginç bir şekilde, Bard bağımsız olarak çalışmış ve Cannon ile yalnızca tiroid bezinin innervasyonu üzerine yapılan ve olumsuz sonuçlara yol açan ve yayınlanmayan ilgisiz çalışmalarda iş birliği yapmıştır (Bard 1973).
4. Bard (1934) "bilinç" terimini açıkça kullanmaktadır.
5. Tartışma ve referanslar için bkz. Pessoa (2013, 230- 231).
6. Bkz. McEwen (1998); O'Connor, O'Halloran ve Shanahan (2000); ve paragrafın sonunda kardiyovasküler hastalık geliştirme olasılığının kaynağı olan Bross chot, Gerin ve Thayer (2006).
7. Paragraf Feinstein ve diğerlerinden (2013, ek materyal) kopyalanmıştır. Sonraki paragrafta alıntılanan SM hastasının yaşı Feinstein ve arkadaşları (2011) tarafından bildirilmiştir.
8. Örneğin, merkezi amigdala dopaminerjik ventral tegmental alana ve komşu substantia nigra pars compacta'ya; noradrenerjik locus coeruleus'a; serotonerjik raphé çekirdeklerine ve kolinerjik bazal ön beyin çekirdeklerine projeksiyon yapar.
9. İlgili konuların olağanüstü bir tartışması için Paré ve Quirk'e (2017) bkz..

10. Tartışma hala sonuçlanmış değil, ancak bugün daha nüanslı olduğunu söylemek belki de güvenlidir. Birçok çalışma “otomatik” ve “otomatik olmayan” işleme odaklanmak yerine, duygusal algının hangi koşullarda ve ne ölçüde tercih edildiğini belirlemeye çalışmaktadır.
11. Görsel korteksin modülasyonunun kısmen amigdalanın görsel kortekse olan bağlantılarıyla ilişkili olduğuna inanılmaktadır. Ancak muhtemelen başka birçok devre de işin içindedir (Pessoa 2013).
12. Yine, Paré ve Quirk (2017) tarafından hazırlanan mükemmel makaleye bkz..
13. Bkz. Pessoa (2010, 2013). Bir sonraki paragrafta tartışılan al yanaklı maymunlarda tasarruf ve harcama davranışı çalışması Grabenhorst, Hernádi ve Schultz’a (2012); insan fonksiyonel MRI çalışması ise Zangemeister, Grabenhorst ve Schultz’a (2016) aittir.
14. Thompson (1999, 5- 6, 13) tarafından aktarıldığı üzere.
15. Olds ve Milner (1954) ve Olds’a (1958) dayanmaktadır.
16. Bu farklı kortikal bölgelere projeksiyon yapan orta beyin hücreleri birbirleriyle iç içe geçmiştir (frontal kortekse projeksiyon yapan bir hücre temporal kortekse projeksiyon yapan bir hücreye komşu olabilir). Buna ek olarak, tekil nöronlar sıklıkla dallanarak farklı kortikal bölgelere kollateral aksonlar gönderir (örneğin, bir hücre hem prefrontal hem de parietal kortekse yansıyabilir). Genel olarak, projeksiyon sistemi oldukça dağınıktır.
17. Bu paragraf Schultz’dan (2016, 24) kelimesi kelimesine alınmıştır. Sonraki paragraf aynı kaynağa dayanmaktadır.

6. BÖLÜM

1. Macmillan (2002) Gage vakasını kapsamlı bir şekilde ele almakta ve Gage’in kişiliğindeki değişiklikler de dahil olmak üzere Gage hakkında yazılanların çoğunun büyük ölçüde folklorik olduğunu güçlü bir şekilde savunmaktadır.
2. Şaşırtıcı bir şekilde, Gage hakkındaki Wikipedia girişi oldukça dikkatli bir şekilde tanımlanmış ve referans verilmiştir; bkz. “Phineas Gage,” Wikipedia,

M8n, Macmillan'dan (2004) alıntı, https://en.wikipedia.org/wiki/Phineas_Gage#M8.

3. James'in (1884) ünlü makalesi bir duygunun ne olduğunu önermiştir; "bilince getirilme" ile ilgili alıntı Lange'den ([1885] 1922, 75) alınmıştır.
4. Vogt (2009, 12) tarafından yapılan alıntı, beyin cerrahları J. Bancaud ve J. Talairach (1992) tarafından yapılan orijinal çalışmaya dayanmaktadır.
5. Finger'a (1994, 40) bkz.. Örneğin, 1931 yılında, bu alandaki liderlerden biri olan Otfried Foerster şöyle demiştir: "Güçlü faradik [elektriksel] stimülasyon bir konvülsiyon üretir. . ."
(Foerster 1931, 310).
6. Broca'nın orijinali Fransızca olan anıtsal makalesinin İngilizce çevirisini yıllarca aradıktan ama bulamadıktan sonra, çevirisini yaptırmaya çalıştım. Journal of Comparative Neurology'nin (Broca'nın çalışmasının ilk olarak ortaya çıkmasından kısa bir süre sonra, 1891'de kurulan bir yayın) desteğiyle, makale tam olarak yayınlandı ve nihayet İngilizce konuşan okuyuculara sunuldu. Bkz: Broca (2015).
7. Bkz. Neafsey (1990, 155- 156). Bu makale otonom sinir sistemi üzerine yapılan araştırmalara dair iyi bir tarihsel perspektif sunmaktadır.
8. Bkz. Vogt ve Vogt (1926). Vogt (2009) tarafından singulat korteks üzerine hazırlanan derleme mükemmel bir çalışmadır.
9. Bkz. örneğin Etkin, Egner ve Kalisch (2011). Spesifik çalışma Raczka ve diğerleri tarafından yapılmıştır (2010).
10. Bkz. Wager ve diğerleri (2013). Bu etkili ilk rapordan bu yana, araştırma grubu bu konuda kapsamlı yayınlar yapmıştır.
11. Ben de dahil olmak üzere uzun bir nörobilimci listesi geçtiğimiz on yıllar boyunca bu noktaya dikkat çekmiştir.
12. Benim de yararlandığım Saper (2002) iyi bir kaynaktır.
13. Bkz. Craig (2002, 2009); ayrıca bkz. Damasio (1999).
14. İn en bağlantılar çoğunlukla posterior insulada bulunur (Yasui ve ark., 1991); ancak muhtemelen anterior insulada da mevcuttur.
15. Koenigs ve Tranel'den (2006) alınan açıklama.

16. “Edinilmiş sosyopati” Eslinger ve Damasio (1985) tarafından tartışılmış ve “Psikopati” girişinde güzel bir şekilde özetlenmiştir, Wikipedia, son değişiklik 4 Ocak 2022, 20:19 UTC, <https://en.wikipedia.org/wiki/Psychopathy>.

7. BÖLÜM

1. Tarihsel tartışma için bkz. Finger (1994).
2. Alıntı için bkz. Broca’nın 1878 tarihli makalesinin Journal of Comparative Neurology’deki çevirisi (Broca 2015, 2553). Ayrıca bkz. Pessoa ve Hof’un (2015) yorumu.
3. Quiroga ve diğerleri (2005); ayrıca bkz. A. Gosline, “Why Your Brain Has a ‘Jennifer Aniston Cell,’” New Scientist, 22 Haziran 2005, <https://www.newscientist.com/article/dn7567-why-your-brain-has-a-jennifer-aniston-cell/>.
4. Bkz. Moran ve Desimone (1985) tarafından yapılan ve sonraki yirmi yılda daha ayrıntılı olarak incelenen çalışma.
5. Bu paragraftaki tartışma Gazzaniga, Ivry ve Mangun’dan (2009, 426) alınmıştır.
6. Bu paragrafta Fransız nörolog tarafından yapılan sıra dışı çalışma Lhermitte’e (1983) aittir. “Kalçalara sağlıklı bir fiske” şeklindeki alıntı Gazzaniga, Ivry ve Mangun’dan (2009, 426) alınmıştır.
7. Stroop görevi ve Wisconsin kart sıralama görevine ilişkin tartışmalar Miller ve Cohen’e (2001) dayanmaktadır. Brenda Milner’in dönüm noktası niteliğindeki çalışması Milner’da (1963) rapor edilmiştir.
8. Bu paragraf, “oyunun kuralları” ifadesi de dahil olmak üzere Miller ve Cohen’e (2001, 168) dayanmaktadır.
9. Bu, Stephen Grossberg’in çalışmasının temel fikirlerinden biridir; örneğin bkz. Grossberg’e (2021).

8. BÖLÜM

1. “Sezgi pompaları” terimi Dennett’ten (2013) alınmıştır.
2. Bu ekosistem örneği Carroll’dan (2017, 126) alınmıştır.
3. Bu bakteri örneği de Carroll’dan (2017, bölüm 3) alınmıştır.
4. Bkz. “Lotka-Volterra Denklemleri,” Wikipedia, erişim tarihi 28 Temmuz 2020, https://en.wikipedia.org/wiki/Lotka-Volterra_equations.
5. Bu paragraf büyük ölçüde Juarrero’ya (1999, 7) dayanmaktadır. “zuhur etme” terimi ilk olarak 1870’lerde George Henry Lewes tarafından Problems of Life and Mind adlı kitabında önerilmiş ve Wilhelm Wundt tarafından Introduction to Psychology adlı kitabında ele alınmıştır.
6. Bu ifade Deacon’dan (2011, 166) alınmıştır.
7. Paragraf Levine ve diğerlerinden (2017) alınmıştır.
8. Bkz. Bairey, Kelsic ve Kishony (2016). Sadece birkaç yıl önce, Levine ve diğerleri (2017, 61) “ekolojistlerin bir arada yaşamayı nasıl tasavvur ettiklerinin düzenli bir parçası haline gelmek için üst düzey etkileşimlerin gizeminin çözülmesi gerektiğine ve bunların mekanik temellerinin tanımlanmasının bunu yapmanın bir yolu olduğuna” işaret etmiştir.
9. İstikrar sorunu gök mekaniğinin merkezinde yer alıyordu. Örneğin, dünya ve güneş gibi iki cisim ne tür yörüngeler sergiler? İki cisim problemi 1734 yılında Johann Bernoulli tarafından tamamen çözülmüştür (kardeşi Jacob, büyük sayılar yasasının ilk versiyonu da dahil olmak üzere olasılık alanındaki katkılarıyla ünlüdür). İki den fazla cisim için (örneğin ay, dünya ve güneş) bu problem yüzyıllar boyunca matematikçileri uğraştırmıştır. Dikkat çekici bir şekilde, üç cismin hareketi, özel durumlar haricinde, genellikle tekrar etmez. Bkz. “Three- Body Problem,” Wikipedia, son değişiklik 3 Ocak 2022, 09:31 UTC, https://en.wikipedia.org/wiki/Three-body_problem, ve J. Cartwright, “Physicists Discover a Whopping 13 New Solutions to Three- Body Problem,” Science, 8 Mart 2013, <http://www.sciencemag.org/news/2013/03/physicists-discover-whopping-13-new-solutions-three-body-problem>.
10. Daha teknik olarak, 1960’lara kadar, çekimi cisimler faz uzayının basit

geometrik alt kümeleri (bir sistemin olası durumlarıyla bağlantılı), örneğin noktalar, çizgiler, yüzeyler ve üç boyutlu uzayın basit bölgeleri olarak düşünülüyordu (bkz. "Attrac tor," Wikipedia, son değişiklik 24 Ekim 2021, 13:11 UTC, <https://en.wikipedia.org/wiki/Attractor>).

11. Von Bertalanffy (1950), "sistem" ve "bütünlük" gibi kavramların, ki bunlara "zuhur etme" ve "karmaşıklık" kavramlarını da ekleyebiliriz, muğlak ve hatta biraz mistik olduğunu ve gerçekten de birçok bilim insanının bu kavramlarla karşılaştığında güvensizlik gösterdiğini belirtmiştir.
12. Ayrıca daha önce bahsedilen "Üç Cisim Problemi", Wikipedia ve J. Cartwright, "Physicists Discover a Whopping 13 New Solutions to Three-Body Problem," Newton'un gezegen hareketine olan ilgisinin tartışıldığı bölümde belirtildiği gibi.

9. BÖLÜM

1. Üç katmanlı basit bir korteks biçimine sahip olan bazı sürüngeleler bunun bir istisnasıdır.
2. "Hiçbir sıçan hiçbir maymunun atası olmamıştır" ifadesi, bu bölümün ilk iki paragrafının dayandığı Hodos ve Campbell'den (1969, 345) alıntılanmıştır.
3. Bu paragrafın kaynakları arasında Bernardi (2012), Burghardt (2013), Mikhalevich, Powell ve Logan (2017) bulunmaktadır.
4. Temel çalışmalardan bazıları J.- P. Ewert tarafından yapılmış ve Ewert (1987)'de özetlenmiştir.
5. Daha fazla tartışma ve başlıca referanslar için Pessoa'ya (2018b) bkz..
6. Bkz. Bu bölümde tartışılan temaların çoğunun önemli ölçüde derinlemesine geliştirildiği Pessoa ve diğerlerine (2019).
7. Bu kısımlar anterior singulat korteks ve temporal lobu içermektedir.
8. İyi bir tartışma Salamone ve Correa (2012) tarafından yapılmıştır ve aşağıdaki paragraf buradan alınmıştır.
9. Aktif modeller arasında Pezzulo ve Cisek (2016) ve Pezzulo, Rigoli ve Friston

(2015) yer almaktadır.

10. Schneider (2014, 581) beyinevrimi üzerine yazdığı mükemmel kitabında çok benzer bir şey önermektedir: “Neokorteks memelilerde baskın girdi kaynağı haline geldikçe, neokorteksin tüm işlevlerini striatal devreye getirmiştir.”
11. Amigdala’nın evrimiyle ilgili olarak nöroanatomistler tarafından yapılmış pek çok mükemmel çalışma bulunmaktadır. Yakın tarihli, kapsamlı bir çalışma Medina ve diğerleri (2017) tarafından yapılmıştır.
12. Bazolateral amigdala ve ventral striatum arasındaki bağlantılar çok önemlidir; ancak dorsal striatuma giden yollar da vardır (Amaral ve ark., 1992). Tartışılan yollar, pallial amigdalanın intra-telensefalik devrelerini, bazal ganglionların pallial-subpallial devreleri ve ön beyin tabanının diğer bölgeleri (genişletilmiş amigdala gibi) ile ilişkilendirir.
13. Wagner (2014) tarafından kapsamlı bir şekilde ele alınmıştır.
14. Analizler, türler arasında amigdala boyutundaki genel farklılıkları hesaba katmıştır. Örneğin, insanlar ve goriller diğer tüm hayvanlardan önemli ölçüde daha büyüktür ve bu nedenle sadece genel vücut ve beyin boyutlarına göre daha büyük bir amigdalaya sahip olmaları beklenir. Bkz. Barger ve diğerleri (2012, 2014). Korteksin karşılaştırılmasıyla ilgili olarak bkz. Rill ing ve Insel (1999); ön lobla ilgili olarak bkz. Semendeferi ve diğerleri (2002).

10. BÖLÜM

1. Bu bölümdeki fikirler Pessoa’da (2014, 2017b) daha teknik olarak geliştirilmiştir.
2. Kısa bir süre sonra Barabási ve Albert (1999) tarafından çok etkili bir makale daha yayınlanmıştır. Bu makaleleri takip eden yıllarda muazzam miktarda araştırma yapılmıştır.
3. Burada Kennedy ve işbirlikçilerinin çalışmaları özellikle faydalıdır (örneğin, Markov ve ark. 2013). Fare ve primat verilerinin tartışılması için bkz. Gămănuț ve diğerleri (2018).

4. Kortikal-alt kortikal-orta beyin sistemlerinin olağanüstü bir incelemesi için bkz. Heimer ve diğerleri (2007); ayrıca bkz. Pessoa ve diğerleri (2019).
5. Bu örnekler laboratuvarımın araştırmalarından alınmıştır; bkz. Pessoa (2013).
6. Bkz. Bourdy ve Barrot'a (2012). Bu bölümde tartışılan anatomi için ayrıca bkz. Nieuwenhuys, Voogd ve van Huijzen'e (2008).
7. Pessoa'da (2017b) geliştirilen kavram.

11. BÖLÜM

1. Bkz. "Tüm Nobel Ödülleri," Nobel Prize Outreach AB 2022, NobelPrize.org, erişim tarihi 8 Ocak 2022, <https://www.nobelprize.org/prizes/lists/all-nobel-prizes/>.
2. Dunsmoor ve diğerleri (2015) tarafından iyi bir tartışma sunulmuştur.
3. Bkz. Herry ve diğerleri (2006). Sinapslardaki morfolojik değişiklikler için bkz. Tovote ve diğerleri (2016).
4. Bkz: Herry ve diğerleri (2008) ve Do- Monte ve diğerleri (2015).
5. Bu ve bir sonraki paragraf Scoville ve Milner'a (1957) dayanmaktadır.
6. Bu ve sonraki paragraflarda yer alan materyaller için bkz. Wiken heiser ve Schoenbaum (2016), Eichenbaum ve diğerleri (2016), Jeffery (2018) ve Barry ve Maguire (2018) tarafından yapılan tartışmalar. Hipokampus ve "hafıza haritası" fikri için Buzsáki ve Moser'e (2013).
7. Maren, Phan ve Liberzon'a (2013) dayanmaktadır; ayrıca bkz. Maren (2011).
8. Bkz. Jones ve Mishkin'e (1972). Bu ve bir sonraki paragraftaki materyal için iyi bir kaynak Schoenbaum ve diğerleridir (2011).
9. Wikenheiser ve Schoenbaum'da (2016) gözden geçirilmiştir.
10. Bkz. Fanselow ve Lester'a (1988). Paragrafın sonundaki sincap yılanı örneği Hirsch ve Bolles'e (1980) aittir.
11. Kaçış davranışları üzerine yakın tarihli mükemmel bir bakış açısı için bkz. Evans ve diğerlerine (2019). Ayrıca bkz. Pessoa, Medina ve Desfilis (2022).

12. BÖLÜM

1. Bkz. "Homolojiler," Evrimi Anlamak, Kaliforniya Üniversitesi Paleontoloji Müzesi web sitesi, Haziran 2020, https://evolution.berkeley.edu/evolibrary/article/0_0_0/lines_04.
2. Cümle Murray, Wise ve Graham'dan (2017, 35) ödünç alınmıştır: "Bir yapı evrim sırasında yeni işlevler kazanır, ancak atası daha temel bir şeye kadar izlenebilir." Paragrafın sonuna kadar hipokampüsün tartışılması da onların mükemmel çalışmasından ödünç alınmıştır.
3. Bkz. Striedter (2005). Wikipedia'nın just-so- stories sayfası aslında oldukça iyi; bkz. "Just- So Story," Wikipedia, son değişiklik 13 Aralık 2021, 18:52 UTC, https://en.wikipedia.org/wiki/Just-so_story.
4. Buradaki metin doğrudan Paré ve Quirk'ten (2017) alınmıştır.
5. "Cul- de- sac" ifadesi Kim ve Jung'dan (2018) esinlenmiştir.
6. Bkz. Allen ve diğerleri (2019).
7. "MOND Teorisi," Astronoo.com, erişim tarihi 5 Ocak 2022, <http://www.astronoo.com/tr/articles/mond-theory.html>.
8. Mordehai Milgrom, "The MOND Paradigm of Modified Dynamics," Scholarpedia 9, no. 6 (2014): 31410, http://www.scholarpedia.org/article/The_MOND_paradigm_of_modified_dynamics.
9. Zebra balığı larva evresinde incelenmiştir; bkz. Ahrens ve diğerleri (2012).
10. Bkz. Mannino ve Bressler (2015). "Karşılıklı nedensellik" için bkz. Hausman (1984) ve Frankel (1986).
11. Geçtiğimiz yıllarda yapılan hesaplamalı incelemeler çok sayıda periyodik yörünge ailesini ortaya çıkarmıştır; bkz. Šuvakov ve Dmitrašinović (2003). Ayrıca bkz., 8. bölümde tartışıldığı üzere, "Üç Cisim Problemi," Wikipedia, son değişiklik 3 Ocak 2022, 09:31 UTC, https://en.wikipedia.org/wiki/Three-body_problem, ve J. Cartwright, "Physicists Discover a Whopping 13 New Solutions to Three- Body Problem," Science, 8 Mart 2013.
12. "Process Philosophy," Wikipedia, erişim tarihi 1 Ağustos 2020, https://en.wikipedia.org/wiki/Process_philosophy. Burada sunulan yorum

Rescher (2000, 3) tarafından modern terimler kullanılarak yapılmıştır. 13. Yörüngelerin yakınlığı, söz konusu sistemin boyutluluğuna (genellikle bilinmez) ve verilerin değerlendirildiği uzayın boyutluluğuna (örneğin, boyut azaltma işleminden sonra) bağlıdır. Doğal olarak, daha düşük boyutlu bir temsile yansıtılan noktalar, orijinal yüksek boyutlu uzaydan daha yakın olabilir. Bu bölümdeki kavramların mükemmel bir tartışması için bkz. Buonomano ve Maass'a (2009) .

14. "Modern nörobilimin" Broca'nın klinik raporu (Broca 1861) ile başladığını keyfi olarak düşünebiliriz.
15. Burada iyi bir örnek, deneysel fizik, teorik fizik ve felsefe arasındaki yoğun (zaman zaman gergin olsa da) alışverişten son derece faydalanmış olan kuantum fiziğidir.

KAYNAKLAR

- Adolphs, R., and D. J. Anderson. 2018. *The Neuroscience of Emotion: A New Synthesis*. Princeton University Press.
- Ahrens, M. B., J. M. Li, M. B. Orger, D. N. Robson, A. F. Schier, F. Engert, and R. Portugues. 2012. "Brain-wide Neuronal Dynamics during Motor Adaptation in Zebra fish." *Nature* 485 (7399): 471.
- Allen, W. E., M. Z. Chen, N. Pichamoorthy, R. H. Tien, M. Pachitariu, L. Luo, and K. Deisseroth. 2019. "Thirst Regulates Motivated Behavior through Modulation of Brainwide Neural Population Dynamics." *Science* 364 (6437): 253-253.
- Amaral, D. G., J. L. Price, A. Pitkanen, and S. T. Carmichael. 1992. "Anatomical Organization of the Primate Amygdaloid Complex." In *The Amygdala: Neurobiological Aspects of Emotion, Memory, and Mental Dysfunction*, edited by J. Aggleton, 1-66. Wiley- Liss.
- Amir, A., P. Kyriazi, S. C. Lee, D. B. Headley, and D. Paré. 2019. "Basolateral Amygdala Neurons Are Activated during Threat Expectation." *Journal of Neurophysiology* 121 (5): 1761-1777.
- Amunts, K., and K. Zilles. 2015. "Architectonic Mapping of the Human Brain beyond Brodmann." *Neuron* 88 (6): 1086-1107.
- Anderson, M. L., J. Kinnison, and L. Pessoa. 2013. "Describing Functional Diversity of Brain Regions and Brain Networks." *Neuroimage* 73:50-58.
- Averbeck, B. B., and M. Seo. 2008. "The Statistical Neuroanatomy of Frontal Networks in the Macaque." *PLoS Computational Biology* 4 (4): e1000050.
- Bairey, E., E. D. Kelsic, and R. Kishony. 2016. "Higher- Order Species Interac-

- tions Shape Ecosystem Diversity." *Nature Communications* 7 (1): 1-7.
- Bancaud J., and J. Talairach 1992. "Clinical Semiology of Frontal Lobe Seizures." *Advances in Neurology* 57:3-58.
- Bandler, R., and M. T. Shipley. 1994. "Columnar Organization in the Midbrain Peri aqueductal Gray: Modules for Emotional Expression?" *Trends in Neurosciences* 17 (9): 379-389.
- Barabási, A. L., and R. Albert. 1999. "Emergence of Scaling in Random Networks." *Science* 286 (5439): 509-512.
- Bard, P. 1934. "On Emotional Expression after Decortication with Some Remarks on Certain Theoretical Views: Part I." *Psychological Review* 41 (4): 309.
- Bard, P. 1973. "The Ontogenesis of One Physiologist." *Annual Review of Physiology* 35 (1): 1-16.
- Barger, N., K. L. Hanson, K. Teffer, N. M. Schenker- Ahmed, and K. Semendeferi. 2014. "Evidence for Evolutionary Specialization in Human Limbic Structures." *Frontiers in Human Neuroscience* 8:277.
- Barger, N., L. Stefanacci, C. M. Schumann, C. C. Sherwood, J. Annese, J. M. Allman, J. A. Buckwalter, P. R. Hof, and K. Semendeferi. 2012. "Neuronal Populations in the Basolateral Nuclei of the Amygdala Are Differentially Increased in Humans Compared with Apes: A Stereological Study." *Journal of Comparative Neurology* 520 (13): 3035-3054.
- Barry, D. N., and E. A. Maguire. 2018. "Remote Memory and the Hippocampus: A Constructive Critique." *Trends in Cognitive Sciences* 23 (2): 128-142.
- Bear, M. F., B. W. Connors, and M. A. Paradiso. 2020. *Neuroscience: Exploring the Brain*. 4th ed. Jones & Bartlett Learning.
- Bechtel, W. 2008. *Mental Mechanisms: Philosophical Perspectives on Cognitive Neuroscience*. Taylor & Francis.
- Bechtel, W., and R. C. Richardson. 2010. *Discovering Complexity: Decomposition and Localization as Strategies in Scientific Research*. MIT Press.
- Bernardi, G. 2012. "The Use of Tools by Wrasses (Labridae)." *Coral Reefs* 31 (1): 39-39.
- Bourdy, R., and M. Barrot. 2012. "A New Control Center for Do-

- paminergic Systems: Pulling the VTA by the Tail." *Trends in Neurosciences* 35 (11): 681-690.
- Brandão, M. L., V. Z. Anseloni, J. E. Pandossio, J. E. De Araujo, and V. M. Castilho. 1999. "Neurochemical Mechanisms of the Defensive Behavior in the Dorsal Mid brain." *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 23 (6): 863-875.
- Broca, P. 1861. "Remarques sur le siège de la faculté du langage articulé, suivies d'une observation d'aphémie (perte de la parole)." *Bulletin de la Société Anatomique* 6:330-357.
- Broca, P. 2015. "Comparative Anatomy of the Cerebral Convolutions: The Great Limbic Lobe and the Limbic Fissure in the Mammalian Series." Translated by D. Furlani. *Journal of Comparative Neurology* 523 (17): 2501-2554.
- Brosschot, J. F., W. Gerin, and J. F. Thayer. 2006. "The Perseverative Cognition Hypothesis: A Review of Worry, Prolonged Stress- Related Physiological Activation, and Health." *Journal of Psychosomatic Research* 60 (2): 113-124.
- Brosschot, J. F., B. Verkuil, and J. F. Thayer. 2018. "Generalized Unsafety Theory of Stress: Unsafe Environments and Conditions, and the Default Stress Response." *International Journal of Environmental Research and Public Health* 15 (3): 464.
- Buonomano, D. V., and W. Maass. 2009. "State- Dependent Computations: Spatiotemporal Processing in Cortical Networks." *Nature Reviews Neuroscience* 10 (2): 113-125.
- Burghardt, G. M. 2013. "Environmental Enrichment and Cognitive Complexity in Reptiles and Amphibians: Concepts, Review, and Implications for Captive Populations." *Applied Animal Behaviour Science* 147 (3-4): 286-298.
- Buzsáki, G., and E. I. Moser. 2013. "Memory, Navigation and Theta Rhythm in the Hippocampal-Entorhinal System." *Nature Neuroscience* 16:130-138.
- Cannon, W. B., and S. W. Britton. 1925. "Studies on the Conditions of Activity in Endocrine Glands: XV. Pseud affective Medulliadrenal Secretion." *American Journal of Physiology* 72 (2): 283-294.
- Card, J. P., L. W. Swanson, and R. Y. Moore. 2003. "The Hypothalamus: An Overview of Regulatory Systems." In *Fundamental Neuroscience*, 2nd ed.,

- edited by L. R. Squire, F. E. Bloom, S. K. McConnell, J. L. Roberts, N. C. Spitzer, and M. J. Zigmond, 897-909. Academic Press.
- Carroll, S. B. 2017. *The Serengeti Rules: The Quest to Discover How Life Works and Why It Matters*. Princeton University Press.
- Chareyron, L. J., P. Banta Lavenex, D. G. Amaral, and P. Lavenex. 2011. "Stereological Analysis of the Rat and Monkey Amygdala." *Journal of Comparative Neurology* 519 (16): 3218–3239.
- Comoli, E., V. Coizet, J. Boyes, J. P. Bolam, N. S. Canteras, R. H. Quirk, P. G. Overton, and P. Redgrave. 2003. "A Direct Projection from Superior Colliculus to Substantia Nigra for Detecting Salient Visual Events." *Nature Neuroscience* 6 (9): 974.
- Constantinidis, C., M. N. Franowicz, and P. S. Goldman-Rakic. 2001. "The Sensory Nature of Mnemonic Representation in the Primate Prefrontal Cortex." *Nature Neuroscience* 4 (3): 311-316.
- Cowey, A. 2004. "The 30th Sir Frederick Bartlett Lecture: Fact, Artefact, and Myth about Blindsight." *Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A* 57 (4): 577-609.
- Craig, A. D. 2002. "How Do You Feel? Interoception: The Sense of the Physiological Condition of the Body." *Nature Reviews Neuroscience* 3 (8): 655-666.
- Craig, A. D. 2009. "How Do You Feel— Now? The Anterior Insula and Human Awareness." *Nature Reviews Neuroscience* 10 (1): 59-70.
- Crow, T. J. 1980. "Molecular Pathology of Schizophrenia: More than One Disease Process?" *British Medical Journal* 280 (6207): 66-68.
- Damasio, A. 1979. "The Frontal Lobes." In *Clinical Neuropsychology*, edited by K. M. Heilman and E. Valenstein, 360-412. Oxford University Press.
- Damasio, A. R. 1999. *The Feeling of What Happens: Body and Emotion in the Making of Consciousness*. Houghton Mifflin Harcourt.
- Day-Brown, J. D., H. Wei, R. D. Chomsung, H. M. Petry, and M. E. Bickford. 2010. "Pulvinar Projections to the Striatum and Amygdala in the Tree Shrew." *Frontiers in Neuroanatomy* 4:143.
- Deacon, T. W. 2011. *Incomplete Nature: How Mind Emerged from Matter*. W.

- W. Norton. Dean, P., P. Redgrave, and G. M. Westby. 1989. "Event or Emergency? Two Response Systems in the Mammalian Superior Colliculus." *Trends in Neurosciences* 12 (4): 137–147.
- Dennett, D. C. 2013. *Intuition Pumps and Other Tools for Thinking*. W. W. Norton.
- Desjardin, J. T., A. L. Holmes, P. A. Forcelli, C. E. Cole, J. T. Gale, L. L. Wellman, K. Gale, and L. Malkova. 2013. "Defense- like Behaviors Evoked by Pharmacological Disinhibition of the Superior Colliculus in the Primate." *Journal of Neuroscience* 33 (1): 150–155.
- Diamond, I. T., and W. C. Hall. 1969. "Evolution of Neocortex." *Science* 164:251–262.
- Do- Monte, F. H., G. Manzano- Nieves, K. Quiñones-Laracuente, L. Ramos-Medina, and G. J. Quirk. 2015. "Revisiting the Role of Infralimbic Cortex in Fear Extinction with Optogenetics." *Journal of Neuroscience* 35 (8): 3607–3615.
- Dugas- Ford, J., and C. W. Ragsdale. 2015. "Levels of Homology and the Problem of Neocortex." *Annual Review of Neuroscience* 38:351–368.
- Dunbar, K., and D. Sussman. 1995. "Toward a Cognitive Account of Frontal Lobe Function: Simulating Frontal Lobe Deficits in Normal Subjects." *Annals of the New York Academy of Sciences* 769:289–304.
- Dunn, J. C., and K. Kirsner. 2003. "What Can We Infer from Double Dissociations?" *Cortex* 39 (1): 1–8.
- Dunsmoor, J. E., Y. Niv, N. Daw, and E. A. Phelps. 2015. "Rethinking Extinction." *Neuron* 88 (1): 47–63.
- Dupré, J. A., and D. J. Nicholson. 2018. "A Manifesto for a Processual Philosophy of Biology." In *Everything Flows: Towards a Processual Philosophy of Biology*, edited by D. J. Nicholson and J. Dupré, 3–45. Oxford University Press.
- Edinger, L. 1908. "The Relations of Comparative Anatomy to Comparative Psychology." Translated by H. W. Rand. *Journal of Comparative Neurology and Psychology* 53 (5): 437–457.
- Eichenbaum, H., D. G. Amaral, E. A. Buffalo, G. Buzsáki, N. Cohen, L. Davachi, L. Frank, S. Heckers, R.G.M Morris, E. I Moser, L. Nadel, J. O'Keefe, A. Preston, C. Ranganath, A. Silva, and M. Witter. 2016. "Hippocampus at 25." *Hippocampus* 26 (10): 1238–1249.

- Ellis, A. W. 1987. "Intimations of Modularity, Or, the Modelarity of Mind: Doing Cognitive Neuropsychology without Syndromes." In *The Cognitive Neuropsychology of Language*, edited by M. Coltheart, G. Sartori, and R. Job, 397-408. Lawrence Erlbaum Associates.
- Emery, N. J., and N. S. Clayton. 2004. "The Mentality of Crows: Convergent Evolution of Intelligence in Corvids and Apes." *Science* 306 (5703): 1903-1907.
- Endler, J. A. 1995. "Multiple-Trait Coevolution and Environmental Gradients in Guppies." *Trends in Ecology & Evolution* 10 (1): 22-29.
- Eslinger, P. J., and A. R. Damasio. 1985. "Severe Disturbance of Higher Cognition after Bilateral Frontal Lobe Ablation: Patient EVR." *Neurology* 35 (12): 1731-1741.
- Etkin, A., T. Egner, and R. Kalisch. 2011. "Emotional Processing in Anterior Cingulate and Medial Prefrontal Cortex." *Trends in Cognitive Sciences* 15 (2): 85-93.
- Evans, D. A., A. V. Stempel, R. Vale, and T. Branco. 2019. "Cognitive Control of Escape Behaviour." *Trends in Cognitive Sciences* 23 (4): 334-348.
- Ewert, J.-P. 1987. "Neuroethology: Toward a Functional Analysis of Stimulus-Response Mediating and Modulating Neural Circuitries." In *Cognitive Processes and Spatial Orientation in Animal and Man*, vol. 1, *Experimental Animal Psychology and Ethology*, edited by P. Ellen and C. Thinus-Blanc, 177-200. Springer.
- Fanselow, M. S., and L. S. Lester. 1988. "A Functional Behavioristic Approach to Aversively Motivated Behavior: Predatory Imminence as a Determinant of the Topography of Defensive Behavior." In *Evolution and Learning*, edited by R. C. Bolles and M. D. Beecher, 185-212. Lawrence Elbaum Associates.
- Feinstein, J. S., R. Adolphs, A. Damasio, and D. Tranel. 2011. "The Human Amygdala and the Induction and Experience of Fear." *Current Biology* 21 (1): 34-38.
- Feinstein, J. S., C. Buzza, R. Hurlmann, R. L. Follmer, N. S. Dahdaleh, W. H. Coryell, M. J. Welsh, D. Tranel, and J. A. Wemmie. 2013. "Fear and Panic

- in Humans with Bilateral Amygdala Damage." *Nature Neuroscience* 16 (3): 270-272.
- Finger, S. 1994. *Origins of Neuroscience: A History of Explorations into Brain Function*. Oxford University Press.
- Foerster, O. 1931. "The Cerebral Cortex in Man." *Lancet* 2:309-312.
- Frankel, L. 1986. "Mutual Causation, Simultaneity and Event Description." *Philosophical Studies* 49 (3): 361-372.
- Gămănuț, R., H. Kennedy, Z. Toroczkai, M. Ercsey-Ravasz, D. C. Van Essen, K. Knoblauch, and A. Burkhalter. 2018. "The Mouse Cortical Connectome, Characterized by an Ultra-Dense Cortical Graph, Maintains Specificity by Distinct Connectivity Profiles." *Neuron* 97 (3): 698-715.
- Gazzaniga, M. S., R. B. Ivry, and G. R. Mangun. 2009. *Cognitive Neuroscience: The Biology of the Mind*. W. W. Norton.
- Genon, S., A. Reid, R. Langner, K. Amunts, and S. B. Eickhoff. 2018. "How to Characterize the Function of a Brain Region." *Trends in Cognitive Sciences* 22 (4): 350-364.
- Glasser, M. F., T. S. Coalson, E. C. Robinson, C. D. Hacker, J. Harwell, E. Yacoub, K. Ugurbil, J. Andersson, C. F. Beckmann, M. Jenkinson, S. M. Smith, and D. C. Van Essen. 2016. "A Multi-Modal Parcellation of Human Cerebral Cortex." *Nature* 536 (7615): 171-178.
- Goldman-Rakic, P. S. 1988. "Topography of Cognition: Parallel Distributed Networks in Primate Association Cortex." *Annual Review of Neuroscience* 11 (1): 137-156.
- Grabenhorst, F., I. Hernádi, and W. Schultz. 2012. "Prediction of Economic Choice by Primate Amygdala Neurons." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109 (46): 18950-18955.
- Grayson, D. S., E. Bliss-Moreau, C. J. Machado, J. Bennett, K. Shen, K. A. Grant, D. A. Fair, and D. G. Amaral. 2016. "The Rhesus Monkey Connectome Predicts Disrupted Functional Networks Resulting from Pharmacogenetic Inactivation of the Amygdala." *Neuron* 91 (2): 453-466.
- Grossberg, S. 2021. *Conscious Mind, Resonant Brain: How Each Brain Makes a Mind*. Oxford University Press.
- Gründemann, J., Y. Bitterman, T. Lu, S.

- Krabbe, B. F. Grewe, M. J. Schnitzer, and A. Lüthi. 2019. "Amygdala Ensembles Encode Behavioral States." *Science* 364:6437.
- Guimera, R., and L. Nunes Amaral. (2005). "Functional Cartography of Complex Metabolic Networks." *Nature* 433 (7028): 895-900.
- Hausman, D. M. 1984. "Causal Priority." *Noûs* 18 (2): 261-279.
- Hebb, D. O. 1949. *The Organization of Behavior: A Neuropsychological Theory*. John Wiley and Chapman & Hall.
- Heimer, L., G. W. Van Hoesen, M. Trimble, and D. S. Zahm. 2007. *Anatomy of Neuro psychiatry: The New Anatomy of the Basal Forebrain and Its Implications for Neuropsychiatric Illness*. Academic Press.
- Herculano- Houzel, S. 2009. "The Human Brain in Numbers: A Linearly Scaled- Up Primate Brain." *Frontiers in Human Neuroscience* 3 (November).
- Herry, C., S. Ciochi, V. Senn, L. Demmou, C. Müller, and A. Lüthi. 2008. "Switch ing On and Off Fear by Distinct Neuronal Circuits." *Nature* 454 (7204): 600-606.
- Herry, C., P. Trifilieff, J. Micheau, A. Luthi, and N. Mons. 2006. "Extinction of Audi tory Fear Conditioning Requires MAPK/ERK Activation in the Basolat- eral Amyg dala." *European Journal of Neuroscience* 24:261-269.
- Hirsch, S. M., and R. C. Bolles. 1980. "On the Ability of Prey to Recognize Predators." *Zeitschrift für Tierpsychologie* 54 (1): 71-84.
- Hodos, W., and C.B.G. Campbell. 1969. "Scala Naturae: Why There Is No The- ory in Comparative Psychology." *Psychological Review* 76 (4): 337-350.
- Holstege, G. 1991. "Descending Pathways from the Periaqueductal Gray and Adja cent Areas." In *The Midbrain Periaqueductal Gray Matter*, edited by A. Depaulis and R. Bandler, 239-265. Plenum Press.
- James, W. 1884. "What Is an Emotion?" *Mind* 9 (34): 188-205.
- Jeffery, K. J. (2018). "The Hippocampus: From Memory, to Map, to Memory Map." *Trends in Neurosciences* 41 (2): 64-66.
- Jones, B., and M. Mishkin. 1972. "Limbic Lesions and the Problem of Stimu- lus— Reinforcement Associations." *Experimental Neurology* 36 (2): 362-377.
- Juarrero, A. 1999. *Dynamics in Action: Intentional Behavior as a Complex Sys-*

- tem. MIT Press.
- Kaada, B. R. 1960. "Cingulate, Posterior Orbital, Anterior Insular and Temporal Pole Cortex." In *Handbook of Physiology: Neurophysiology II*, edited by J. Field and H. W. Magoun, 1345-1371. American Physiological Society.
- Kaada, B. R. 1972. "Stimulation and Regional Ablation of the Amygdaloid Complex with Reference to Functional Representations." In *The Neurobiology of the Amygdala*, edited by B. E. Eleftheriou, 205-281. Plenum Press.
- Kanwisher, N., J. McDermott, and M. M. Chun. 1997. "The Fusiform Face Area: A Module in Human Extrastriate Cortex Specialized for Face Perception." *Journal of Neuroscience* 17 (11): 4302-4311.
- Kapp, B. S., R. C. Frysinger, M. Gallagher, and J. R. Haselton. 1979. "Amygdala Central Nucleus Lesions: Effect on Heart Rate Conditioning in the Rabbit." *Physiology & Behavior* 23 (6): 1109-1117.
- Kim, J. J., and M. W. Jung. 2018. "Fear Paradigms: The Times They Are a-Changin'." *Current Opinion in Behavioral Sciences* 24:38-43.
- Koenigs, M., and D. Tranel. 2006. "Pseudopsychopathy: A Perspective from Cognitive Neuroscience." In *The Orbitofrontal Cortex*, edited by D. Zald and S. Rauch, 597-619. Oxford University Press.
- Krakauer, J. W., A. A. Ghazanfar, A. Gomez-Marin, M. A. MacIver, and D. Poeppel. 2017. "Neuroscience Needs Behavior: Correcting a Reductionist Bias." *Neuron* 93 (3): 480-490.
- Lange, C. G. (1885) 1922. "The Emotions: A Psychophysiological Study." In *Psychology Classics: A Series of Reprints and Translations*, edited by K. Dunlap, translated by I. A. Haupt, 33-90. Williams & Wilkins.
- Lashley, K. S. 1952. "Functional Interpretation of Anatomic Patterns." *Research Publications Association for Research in Nervous and Mental Disease* 30:529-547.
- Levine, J. M., J. Bascompte, P. B. Adler, and S. Allesina. 2017. "Beyond Pairwise Mechanisms of Species Coexistence in Complex Communities." *Nature* 546 (7656): 56-64.
- Lhermitte, F. 1983. "'Utilization Behaviour' and Its Relation to Lesions of the

- Frontal Lobes." *Brain* 106 (2): 237-255.
- Lim, S. L., S. Padmala, and L. Pessoa. 2009. "Segregating the Significant from the Mundane on a Moment-to-Moment Basis via Direct and Indirect Amygdala Contributions." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106 (39): 16841-16846.
- Macmillan, M. 2002. *An Odd Kind of Fame: Stories of Phineas Gage*. MIT Press.
- Macmillan, M. B. 2004. "Inhibition and Phineas Gage: Repression and Sigmund Freud." *Neuropsychanalysis* 6 (2): 181-192.
- Mannino, M., and S. L. Bressler. 2015. "Foundational Perspectives on Causality in Large-Scale Brain Networks." *Physics of Life Reviews* 15:107-123.
- Maren, S. 2011. "Seeking a Spotless Mind: Extinction, Deconsolidation, and Erasure of Fear Memory." *Neuron* 70 (5): 830-845.
- Maren, S., K. L. Phan, and I. Liberzon. 2013. "The Contextual Brain: Implications for Fear Conditioning, Extinction, and Psychopathology." *Nature Reviews Neuroscience* 14 (6): 417-428.
- Markov, N. T., M. Ercsey-Ravasz, D. C. Van Essen, K. Knoblauch, Z. Toroczkai, and H. Kennedy. 2013. "Cortical High-Density Counterstream Architectures." *Science* 342 (6158).
- Mayr, E. 2004. *What Makes Biology Unique? Considerations on the Autonomy of a Scientific Discipline*. Cambridge University Press.
- Mazzocchi, F. 2008. "Complexity in Biology." *EMBO Reports* 9 (1): 10-14.
- McEwen, B. S. 1998. "Stress, Adaptation, and Disease: Allostasis and Allostatic Load." *Annals of the New York Academy of Sciences* 840 (1): 33-44.
- Medina, L., A. Abellán, A. Vicario, B. Castro-Robles, and E. Desfilis. 2017. "The Amygdala." In *Evolution of Nervous Systems*. Vol. 2, edited by J. Kaas, 427-478. Elsevier.
- Mesulam, M. M. 1981. "A Cortical Network for Directed Attention and Unilateral Neglect." *Annals of Neurology* 10 (4): 309-325.
- Mikhalevich, I., R. Powell, and C. Logan. 2017. "Is Behavioural Flexibility Evidence of Cognitive Complexity? How Evolution Can Inform Comparative Cognition." *Interface Focus* 7 (3): 20160121.

- Miller, E. K., and J. D. Cohen. 2001. "An Integrative Theory of Prefrontal Cortex Function." *Annual Review of Neuroscience* 24 (1): 167-202.
- Milner, B. 1963. "Effects of Different Brain Lesions on Card Sorting: The Role of the Frontal Lobes." *Archives of Neurology* 9 (1): 90-100.
- Modha, D. S., and R. Singh. 2010. "Network Architecture of the Long- Distance Path ways in the Macaque Brain." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107 (30): 13485-13490.
- Moran, J., and R. Desimone. 1985. "Selective Attention Gates Visual Processing in the Extrastriate Cortex." *Science* 229 (4715): 782-784.
- Morgan, M. A., L. M. Romanski, and J. E. LeDoux. 1993. "Extinction of Emotional Learning: Contribution of Medial Prefrontal Cortex." *Neuroscience Letters* 163 (1): 109-113.
- Morgane, P. J. 1979. "Historical and Modern Concepts of Hypothalamic Organization and Function." In *Handbook of the Hypothalamus: Vol. 1: Anatomy of the Hypothalamus*, edited by P. J. Morgane and J. Panksepp, 1-64.
- Marcel Dekker. Murray, E. A., S. P. Wise, and K. S. Graham. 2017. *The Evolution of Memory Systems: Ancestors, Anatomy, and Adaptations*. Oxford University Press.
- Najafi, M., B. W. McMenamin, J. Z. Simon, and L. Pessoa. 2016. "Overlapping Communities Reveal Rich Structure in Large- Scale Brain Networks during Rest and Task Conditions." *Neuroimage* 135:92-106.
- Naqvi, N. H., D. Rudrauf, H. Damasio, and A. Bechara. 2007. "Damage to the Insula Disrupts Addiction to Cigarette Smoking." *Science* 315 (5811): 531-534.
- Neafsey, E. J. 1990. "Prefrontal Cortical Control of the Autonomic Nervous System: Anatomical and Physiological Observations." *Progress in Brain Research* 85:147-166.
- Nieuwenhuys, R., H. J. ten Donkelaar, and C. Nicholson. 1998. *The Central Nervous System of Vertebrates*. Vol. 3. Springer- Verlag.
- Nieuwenhuys, R., J. Voogd, and C. van Huijzen. 2008. *The Human Central Nervous System: A Synopsis and Atlas*. 4th ed. Springer Science and Business

Media.

- Noudoost, B., M. H. Chang, N. A. Steinmetz, and T. Moore. 2010. "Top-Down Control of Visual Attention." *Current Opinion in Neurobiology* 20 (2): 183-190.
- O'Connor, T. M., D. J. O'Halloran, and F. Shanahan. 2000. "The Stress Response and the Hypothalamic-Pituitary-Adrenal Axis: From Molecule to Melancholia." *QJM: An International Journal of Medicine* 93 (6): 323-333.
- Olds, J. 1958. "Self-Stimulation of the Brain: Its Use to Study Local Effects of Hunger, Sex, and Drugs." *Science* 127 (3294): 315-324.
- Olds, J., and P. Milner. 1954. "Positive Reinforcement Produced by Electrical Stimulation of Septal Area and Other Regions of Rat Brain." *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 47 (6): 419.
- Palla, G., I. Derényi, I. Farkas, and T. Vicsek. 2005. "Uncovering the Overlapping Community Structure of Complex Networks in Nature and Society." *Nature* 435 (7043): 814-818.
- Paré, D., and G. J. Quirk. 2017. "When Scientific Paradigms Lead to Tunnel Vision: Lessons from the Study of Fear." *npj Science of Learning* 2 (1): 1-8.
- Parvizi, J. 2009. "Corticocentric Myopia: Old Bias in New Cognitive Sciences." *Trends in Cognitive Sciences* 13 (8): 354-359.
- Passingham, R. E., K. E. Stephan, and R. Kötter. 2002. "The Anatomical Basis of Functional Localization in the Cortex." *Nature Reviews Neuroscience* 3 (8): 606-616.
- Patterson, K. E., and A. J. Marcel. 1977. "Aphasia, Dyslexia and the Phonological Coding of Written Words." *Quarterly Journal of Experimental Psychology* 29 (2): 307-318.
- Pavlov, I. P. 1927. *Conditioned Reflexes: An Investigation of the Physiological Activity of the Cerebral Cortex*. Translated by G. V. Anrep. Oxford University Press.
- Pessoa, L. 2010. "Emotion and Cognition and the Amygdala: From 'What Is It?' to 'What's to Be Done?'" *Neuropsychologia* 48 (12): 3416-3429.
- Pessoa, L. 2013. *The Cognitive-Emotional Brain: From Interactions to Integra-*

- tion. MIT Press. Pessoa, L. 2014. "Understanding Brain Networks and Brain Organization." *Physics of Life Reviews* 11 (3): 400-435.
- Pessoa, L. 2017a. "Cognitive- Motivational Interactions: Beyond Boxes- and Arrows Models of the Mind- Brain." *Motivation Science* 3 (3): 287-303.
- Pessoa, L. 2017b. "A Network Model of the Emotional Brain." *Trends in Cognitive Sciences*, 21 (5): 357-371.
- Pessoa, L. 2018a. "Understanding Emotion with Brain Networks." *Current Opinion in Behavioral Sciences* 19:19-25.
- Pessoa, L. 2018b. "Emotion and the Interactive Brain: Insights from Comparative Neuroanatomy and Complex Systems." *Emotion Review* 10 (3): 204-216.
- Pessoa, L., and R. Adolphs. 2010. "Emotion Processing and the Amygdala: From a 'Low Road' to 'Many Roads' of Evaluating Biological Significance." *Nature Reviews Neuroscience*, 11 (11): 773-782.
- Pessoa, L., and P. R. Hof. 2015. "From Paul Broca's Great Limbic Lobe to the Limbic System." *Journal of Comparative Neurology* 523(17): 2495-2500.
- Pessoa, L., E. Gutierrez, P. A. Bandettini, and L. G. Ungerleider. 2002. "Neural Cor relates of Visual Working Memory: fMRI Amplitude Predicts Task Performance." *Neuron* 35 (5): 975-987.
- Pessoa, L., L. Medina, and E. Desfilis. 2022. "Refocusing Neuroscience: Moving Away from Mental Categories and toward Complex Behaviors." *Proceedings of the Transactions of the Royal Society B* 377 (1844): 20200534.
- Pessoa, L., L. Medina, P. R. Hof, and E. Desfilis. 2019. "Neural Architecture of the Vertebrate Brain: Implications for the Interaction between Emotion and Cognition." *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 107: 296-312.
- Pezzulo, G., and P. Cisek. 2016. "Navigating the Affordance Landscape: Feedback Control as a Process Model of Behavior and Cognition." *Trends in Cognitive Sciences* 20 (6): 414-424.
- Pezzulo, G., F. Rigoli, and K. Friston. 2015. "Active Inference, Homeostatic Regulation and Adaptive Behavioral Control." *Progress in Neurobiology* 134:17-35.
- Plaut, D. C. 1995. "Double Dissociation without Modularity: Evidence from

- Connectionist Neuropsychology." *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology* 17 (2): 291-321.
- Pöppel, E., R. Held, and D. Frost. 1973. "Residual Visual Function after Brain Wounds Involving the Central Visual Pathways in Man." *Nature* 243 (5405): 295-296.
- Pribram, K. H. 1960. "A Review of Theory in Physiological Psychology." *Annual Review of Psychology* 11 (1): 1-40.
- Price, C. J., and K. J. Friston. 2005. "Functional Ontologies for Cognition: The Systematic Definition of Structure and Function." *Cognitive Neuropsychology* 22 (3-4): 262-275.
- Quiroga, R. Q., L. Reddy, G. Kreiman, C. Koch, and I. Fried. 2005. "Invariant Visual Representation by Single Neurons in the Human Brain." *Nature* 435 (7045): 1102-1107.
- Raczka, K. A., N. Gartmann, M.-L. Mechias, A. Reif, C. Büchel, J. Deckert, and R. Kalisch. 2010. "A Neuropeptide S Receptor Variant Associated with Overinterpretation of Fear Reactions: A Potential Neurogenetic Basis for Catastrophizing." *Molecular Psychiatry* 15:1067-1074.
- Rescher, N. (2000). *Process Philosophy: A Survey of Basic Issues*. University of Pittsburgh Press.
- Riddoch, G. 1917. "Dissociation of Visual Perceptions due to Occipital Injuries, with Especial Reference to Appreciation of Movement." *Brain* 40 (1): 15-57.
- Rikhye, R. V., R. D. Wimmer, and M. M. Halassa. 2018. "Toward an Integrative Theory of Thalamic Function." *Annual Review of Neuroscience* 41:163-183.
- Rilling, J. K., and T. R. Insel. 1999. "The Primate Neocortex in Comparative Perspective Using Magnetic Resonance Imaging." *Journal of Human Evolution* 37 (2): 191-223.
- Roesch, M., and G. Schoenbaum. 2006. "From Associations to Expectancies: Orbitofrontal Cortex as Gateway between the Limbic System and Representational Memory." In *The Orbitofrontal Cortex*, edited by D. H. Zald and S. L. Rauch, 199-236. Oxford University Press.
- Salamone, J. D., and M. Correa. 2012. "The Mysterious Motivational Functions

- of Mesolimbic Dopamine." *Neuron* 76 (3): 470-485.
- Saper, C. B. 2002. "The Central Autonomic Nervous System: Conscious Visceral Perception and Autonomic Pattern Generation." *Annual Review of Neuroscience* 25 (1): 433-469.
- Schneider, G. E. 2014. *Brain Structure and Its Origins: In Development and in Evolution of Behavior and the Mind*. MIT Press.
- Schoenbaum, G., Y. Takahashi, T. L. Liu, and M. A. McDannald. 2011. "Does the Orbitofrontal Cortex Signal Value?" *Annals of the New York Academy of Sciences* 1239:87-99.
- Schultz, W. 2016. "Dopamine Reward Prediction Error Coding." *Dialogues in Clinical Neuroscience* 18 (1): 23-32.
- Scoville, W. B., and B. Milner. 1957. "Loss of Recent Memory after Bilateral Hippocampal Lesions." *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry* 20 (1): 11-21.
- Semendeferi, K., A. Lu, N. Schenker, and H. Damasio. 2002. "Humans and Great Apes Share a Large Frontal Cortex." *Nature Neuroscience* 5 (3): 272-276.
- Shallice, T., and R. Cooper. 2011. *The Organization of Mind*. Oxford University Press.
- Shepherd, G. M. 2011. "The Microcircuit Concept Applied to Cortical Evolution: From Three-Layer to Six-Layer Cortex." *Frontiers in Neuroanatomy* 5 (30): 1-15.
- Shipp, S. 2017. "The Functional Logic of Corticostriatal Connections." *Brain Structure and Function* 222 (2): 669-706.
- Silva, B. A., C. Mattucci, P. Krzykowski, E. Murana, A. Illarionova, V. Grinevich, N. S. Canteras, D. Ragozzino, and C. T. Gross. 2013. "Independent Hypothalamic Circuits for Social and Predator Fear." *Nature Neuroscience* 16 (12): 1731-1733.
- Šimic, G., and P. R. Hof. 2015. "In Search of the Definitive Brodmann's Map of Cortical Areas in Human." *Journal of Comparative Neurology* 523 (1): 5-14.
- Snyder, M., H. Killackey, and I. T. Diamond. 1969. "Color Vision in the Tree Shrew after Removal of Posterior Neocortex." *Journal of Neurophysiology*

- Strehler, B. L. 1991. "Where Is the Self? A Neuroanatomical Theory of Consciousness." *Synapse* 7 (1): 44-91.
- Striedter, G. F. 2005. *Principles of Brain Evolution*. Sinauer Associates. Stringer, C., M. Pachitariu, N. Steinmetz, C. B. Reddy, M. Carandini, and K. D. Harris. 2019. "Spontaneous Behaviors Drive Multidimensional, Brainwide Activity." *Science* 364 (6437): 255-255.
- Šuvakov, M., and V. Dmitrašinović. 2013. "Three Classes of Newtonian Three-Body Planar Periodic Orbits." *Physical Review Letters* 110 (11): 114301.
- Teuber, H. L. 1955. "Physiological Psychology." *Annual Review of Psychology* 6 (1): 267-296.
- Thiebaut de Schotten, M., F. Dell'Acqua, P. Ratiu, A. Leslie, H. Howells, E. Cabanis, M. T. Iba-Zizen, O. Plaisant, A. Simmons, N. F. Dronkers, S. Corkin, and M. Catani. 2015. "From Phineas Gage and Monsieur Leborgne to HM: Revisiting Disconnection Syndromes." *Cerebral Cortex* 25 (12): 4812-4827.
- Thompson, R. F. 1999. "James Olds: 1922-1976, a Biographical Memoir." In *Biographical Memoirs: Volume 77*, 246-263. National Academy Press.
- Thompson, R. F. 2000. *The Brain: A Neuroscience Primer*. Macmillan. Thorpe, S. J., E. T. Rolls, and S. Maddison. 1983. "The Orbitofrontal Cortex: Neural Activity in the Behaving Monkey." *Experimental Brain Research* 49 (1): 93-115.
- Tovote, P., M. S. Esposito, P. Botta, F. Chaudun, J. P. Fadok, M. Markovic, S.B.E. Wolff, C. Ramakrishnan, L. Fenno, K. Deisseroth, C. Herry, S. Arber, and A. Lüthi. 2016. "Midbrain Circuits for Defensive Behaviour." *Nature* 534 (7606): 206-212.
- Tyszka, J. M., D. P. Kennedy, R. Adolphs, and L. K. Paul. 2011. "Intact Bilateral Resting-State Networks in the Absence of the Corpus Callosum." *Journal of Neuroscience* 31 (42): 15154-15162.
- Vogt, B. A. 2009. "Regions and Subregions of the Cingulate Cortex." In *Cingulate Neurobiology and Disease*, edited by B. A. Vogt, 3-30. Oxford University Press.
- Vogt, C., and O. Vogt. 1926. "Die vergleichend-architektonische und die vergleichend-

- reizphysiologische Felderung der Großhirnrinde unter besonderer Berücksichtigung der menschlichen." *Die Naturwissenschaften* 14 (50): 1190-1194.
- Volkow, N. D., J. S. Fowler, G. J. Wang, R. Baler, and F. Telang. 2009. "Imaging Dopamine's Role in Drug Abuse and Addiction." *Neuropharmacology* 56 (supp. 1): 3-8.
- Von Bertalanffy, L. 1950. "An Outline of General System Theory." *British Journal for the Philosophy of Science* 1:134-165.
- Wager, T. D., L. Y. Atlas, M. A. Lindquist, M. Roy, C. W. Woo, and E. Kross. 2013. "An fMRI-Based Neurologic Signature of Physical Pain." *New England Journal of Medicine* 368 (15): 1388-1397.
- Wagner, G. P. 2014. *Homology, Genes and Evolutionary Innovation*. Princeton University Press.
- Wang, G. H. 1965. "Johann Paul Karplus (1866-1936) and Alois Kreidl (1864-1928): Two Pioneers in the Study of Central Mechanisms of Vegetative Function." *Bulletin of the History of Medicine* 39 (6): 529-539.
- Warrington, E. K. 1981. "Concrete Word Dyslexia." *British Journal of Psychology* 72 (2): 175-196.
- Watts, D. J., and S. H. Strogatz. 1998. "Collective Dynamics of 'Small-World' Networks." *Nature* 393 (6844): 440-442.
- Wikenheiser, A. M., and G. Schoenbaum. (2016). "Over the River, through the Woods: Cognitive Maps in the Hippocampus and Orbitofrontal Cortex." *Nature Reviews Neuroscience* 17 (8): 513.
- Woodward, J. 2013. "II—Mechanistic Explanation: Its Scope and Limits." *Proceedings of the Aristotelian Society, Supplementary Volumes* 87:39-65.
- Yasui, Y., C. D. Breder, C. B. Safer, and D. F. Cechetto. 1991. "Autonomic Responses and Efferent Pathways from the Insular Cortex in the Rat." *Journal of Comparative Neurology* 303 (3): 355-374.
- Yeo, B.T.T., F. M. Krienen, J. Sepulcre, M. R. Sabuncu, D. Lashkari, M. Hollinshead, J. L. Roffman, et al. 2011. "The Organization of the Human Cerebral Cortex Estimated by Intrinsic Functional Connectivity." *Journal of Neurophysiology* 106 (3): 1125-1165.
- Young, M. P., C. C. Hilgetag, and J. W. Scannell. 2000. "On Imputing Function

to Structure from the Behavioural Effects of Brain Lesions.” Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences 355 (1393): 147-161.

Zangemeister, L., F. Grabenhorst, and W. Schultz. 2016. “Neural Basis for Economic Saving Strategies in Human Amygdala- Prefrontal Reward Circuits.” Current Biology 26 (22): 3004-3013.

DİZİN

- Accumbens 333
Addiction 363, 369
Adolphs, Ralph 33, 58,
130, 132, 353, 358,
365, 368
Albert, Réka 28, 279,
349, 354
Amphibians 355
Amygdala 353, 354,
356, 358, 359, 360,
361, 362, 364, 365,
370
Anderson, David 15,
33, 58, 102, 164, 353
Attention 362, 363, 364
Barabási, Albert-Laszlo
28, 349, 354
Bard, Phillip 112, 113,
114, 117, 153, 343,
354
Bartholow, Roberts
148, 149
Bechtel, William 31,
93, 354
Bernoulli, Johann 325,
347
Bertalanffy, Von 199,
200, 201, 348, 369
Brodmann, Korbinian
12, 21, 24, 47, 48, 49,
60, 62, 92, 94, 340,
353, 367
Burdach, Karl 24, 121,
339
Cajal, Ramon y 23,
79, 339
Cannon, Walter 111,
112, 113, 114, 117,
153, 343, 355
Causation 359
Church, Alonzo 50
Cognition 355, 358,
359, 362, 364, 365,
366
Complexity 354, 355,
362
Cortex 356, 357, 358,
359, 361, 363, 364,
366, 367, 368, 369
Crick, Francis 36
Cushing, Harvey 79,
114, 149, 150
D'Ancona, Umberto
198
Darwin, Charles 94,
108, 109, 216, 311
Deacon, Terrence 201,
347, 356
Deisseroth, Karl 317,
353, 368
Descartes, René 36,
340
Dobzhansky,
Theodosius 309, 312
Dopamine 367
Dostrovsky, Jonathan
289
Dynamics 351, 353,
360, 369

- Ecology 358
- Edinger, Ludwig 225, 226, 357
- Elton, Charles 198
- Emergence 200, 354
- Escape 358
- Evolution 357, 358, 362, 363, 366, 367, 368
- Fanselow, Michael 303, 350, 358
- Fear 357, 358, 360, 361, 362, 364, 366, 367
- Feedback 365
- Foerster, Otfried 149, 345, 359
- Forebrain 360
- Freud, Sigmund 109, 362
- frontal 45, 46, 53, 61, 84, 96, 97, 99, 110, 140, 146, 151, 152, 153, 165, 170, 171, 173, 178, 180, 181, 187, 191, 242, 252, 259, 261, 263, 270, 271, 272, 283, 335, 344
- Frontal Lobe 354, 357, 358
- GABA 336
- Gage, Phineas 145, 146, 151, 165, 344, 362, 368
- Ganglia 334
- Goldberg, Rube 34
- Goldman-Rakic, Patricia 176, 189, 190
- Goltz, Friedrich 108
- Gödel, Kurt 50
- Grossberg, Stephen 188, 208, 346, 359
- Harlow, John 146
- Hebb, Donald 258, 360
- Hippocampus 354, 357, 360, 369
- Homology 357, 369
- Hubel, David 64
- Hypothalamus 355, 363
- Insula 356, 363
- Integration 364
- Interoception 356
- Jackson, John Hughlings 109
- James, Henry 135, 147, 151, 345, 360, 368
- James, William 135, 147, 151, 345, 360, 368
- Juarrero, Alicia 203, 347, 360
- Karplus, Johann Paul 111, 369
- Kim, Jeansok J. 351, 361
- Kreidl, Alois 111, 369
- Lange, Carl 147, 345, 361
- Language 358
- Lashley, Karl 25, 26, 342, 361
- Learning 354, 358, 363, 364
- LeDoux, Joseph 283, 284, 363
- Leibniz, Gottfried 209
- Lesions 360, 361, 363, 367, 370
- Lester, Laurie 350, 358
- Lhermitte, F. 180, 184, 346, 361
- Lobes 356, 362, 363
- Localization 354, 364
- Lotka, Alfred 198, 199, 205, 347

MacLean, Paul 153, 160	291, 350, 355, 357	165, 166, 255, 263, 294, 295, 296, 297, 298, 299, 302
Maps 369	291, 350, 355, 357	Orientation 358
Matter 356, 360	Motivation 365	
May, Robert 207, 290	MRI (magnetic resonance imaging)	PAG (periaqueductal gray) 44, 66, 73, 74, 75, 80, 114, 115, 125, 127, 154, 220, 306, 310, 341
medial prefrontal 255, 283, 286, 292, 298, 299	28, 63, 101, 103, 257, 260, 265, 266, 313, 335, 336, 344	Papez, James 151, 153, 159, 160
Medulla 335	Munk, Hermann 64	Paré, Dennis 314, 343, 344, 351, 353, 364
Memory 353, 354, 355, 360, 362, 363, 365, 366, 367	Nadel, Lynn 290, 357	parietal 97, 167
Mesulam, Marsel 191, 362	Neocortex 357, 366, 367	Patient EVR 358
Midbrain 354, 360, 368	Networks 353, 354, 355, 359, 360, 362, 363, 364, 365, 368	Pavlov, Ivan 121, 140, 280, 282, 364
Milgrom, Mordehai 320, 351	Neumann, John von 50, 203	Penfield, Wilder 150, 161, 178
Milner, Brenda 136, 140, 141, 181, 288, 344, 346, 350, 363, 364, 367	Neurosurgery 367	Pons 54
Milner, Peter 136, 140, 141, 181, 288, 344, 346, 350, 363, 364, 367	Newton, Isaac 36, 209, 212, 324, 325, 340, 348	prefrontal 13, 30, 62, 96, 100, 123, 146, 167, 169, 170, 174, 176, 178, 179, 180, 181, 184, 185, 186, 187, 192, 213, 247, 248, 249, 252, 255, 261, 263, 282, 283, 286, 292, 298, 299, 312, 344
Modha, Dharmendra 252, 363	O'Keefe, John 289, 290, 291, 357	
Modularity 358, 365	Olds, James 135, 136, 140, 141, 344, 364, 368	
Morgane, Paul 104, 363	orbitofrontal 145, 147,	
Moser, Edvard 290,		

- premotor 178, 187
 Prey 360
 Pribram, Karl 111, 288, 366
 Projection 356
 Quirk, Gregory 314, 343, 344, 351, 356, 357, 364
 Rayner, Rosalie 279, 280
 Reinforcement 360, 364
 Reptiles 355
 Resonance 366
 Retina 66
 Reward 367, 370
 Riddoch, George 64, 65, 366
 Rubin, Vera 320
 Rutherford, Ernest 200
 Saper, Clifford 321, 345, 367
 Schizophrenia 356
 Schultz, Wolfram 140, 142, 344, 359, 367, 370
 Scoville, William 287, 288, 350, 367
 Singh, Raghavendra 252, 363
 Spencer, Herbert 109
 SSRI (selective serotonin reuptake inhibitor) 58
 Stimulation 361, 364
 Striatum 53, 235, 262, 337, 356
 Strogozt, Steven 27, 28, 250, 369
 Subpallium 337
 Superior colliculus 341
 temporal 24, 45, 46, 52, 99, 121, 133, 140, 167, 172, 186, 252, 259, 272, 292, 335, 344, 348
 Thorndike, Edward 140, 141
 Threat 353
 Tolman, Edward 290
 Topography 358, 359
 Turing, Alan 50
 Value 367
 Ventral striatum 232, 337
 Vertebrates 363
 Vesalius, Andreas 60
 Vogt, Cécile 47, 49, 148, 340, 345, 368
 Vogt, Oskar 47, 49, 148, 340, 345, 368
 Volterra, Vito 198, 199, 205, 347
 Waddington, Conrad 326
 Wager, Tor 157, 158, 159, 162, 345, 369
 Wallace, Alfred Russel 311
 Watson, John 279, 280
 Watts, Duncan 27, 28, 250, 369
 Wiesel, Torsten 64
 Willis, Thomas 23, 53
 Yeo, Thomas 259, 260, 266, 369

Beyin-davranış ilişkisini inceleyen kitaplar ya tüm insan davranışlarını beyne indirgemekte ya da beynin davranışların oluşumundaki rolünü çok fazla detaya girerek anlaşılmaz kılmaktadır. Luiz Pessoa'nın *Dolanık Beyin* kitabı ise, alandaki diğer çalışmalardan ayrılan bir özelliğe sahip. İnsan beyninin karmaşık ve çok katmanlı yapısına yönelik kapsamlı bir araştırma yürüten Pessoa, zihinsel süreçlerimiz ile duygusal deneyimlerimizin birbirleriyle nasıl iç içe geçtiğini ele alıyor ve beyin-davranış ilişkisi incelerken indirgemeci ve detaycı yaklaşımlardan uzak durmaya özen gösteriyor. VakıfBank Kültür Yayınları olarak okuyucuyla buluşturduğumuz Pessoa'nın bu kitabı, beyin davranış ilişkisini en temelden kavramak isteyen psikiyatristler, nörologlar, nörobilimciler, psikologlar ve ilgi duyan herkes için bir kılavuz niteliğinde.



vbky
kitap özetlerine
erişmek için
karekodu okutunuz.

