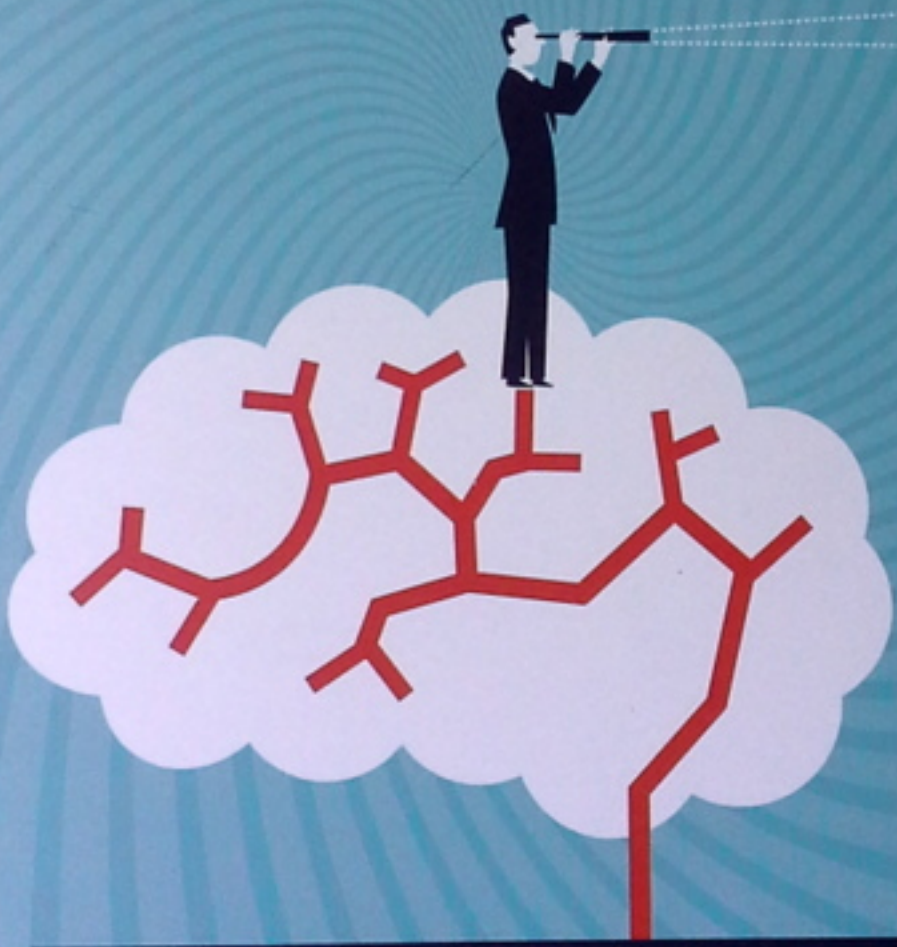
CORRADO SINIGAGLIA

GIACOMO RIZZOLATTI

"Ayna nöronların kaşiflerinden"

BEYİNDEKİ AYNALAR



Zihinlerimiz, Eylemleri ve Duyguları Nasıl Paylaşır

ALFA | BİLİM

3126 | ALFA | BİLİM | 127

BEYİNDEKİ AYNALAR
Zihinlerimiz, Eylemleri ve Duyguları Nasıl Paylaşır

GIACOMO RIZZOLATTI

Dünyanın en ünlü nörofizyologları arasında yer alan Prof. Rizzolatti, Parma Üniversitesi Nörobilim Bölümü Başkanıdır. 1990'ların başında ayna nöronlarını keşfeden ekibin başı olan Prof. Rizzolatti'nin kortikal motor sistemler ve ayna nöronları üzerine olan araştırmaları *Science*, *Neuron*, *PNAS*, *PLoS*, *Brain*, *Trends in Neuroscience* vb gibi prestijli dergilerde yayımlanmış ve bilişsel bilimlerde derin etkiler yaratmıştır. Avrupa ve Amerika'da bir çok bilim akademisi üyeliği bulunmaktadır. Aldığı ödüller arasında en önemlileri Golgi Fizyoloji Ödülü, George Miller Bilişsel Bilimler Derneği Ödülü ve Accademia dei Lincei'nin verdiği Feltrinelli Tıp Ödülüdür.

CORRADO SINIGAGLIA

Milano Üniversitesinde bilim felsefesi doçenti olan Sinigaglia, Leuven, Cologne ve Paris Üniversitelerinde algı fenomenolojisi ve eylem felsefesi çalışmıştır. Bilim ve matematik tarihi, epistemoloji ve olasılığın temelleri üzerine çok sayıda makalesi bulunmaktadır. İtalyan Mantık ve Bilim Felsefesi Derneği yönetim kurulu üyesidir.

DEVİN KELEŞ

İlk ve orta öğrenimini İstanbul'da tamamladı. 2014 yılında Hacettepe Üniversitesi, İngilizce Mütercim-Tercümanlık Bölümünü bitirdi. Tiyatro, sanat, sosyal bilimler gibi birçok başka alanda çeviriler yaptı. Çevirdiği ilk kitap olan *Beynin Yaşamları* 2015 yılında Alfa Yayıncılık tarafından basıldı.

Beyindeki Aynalar: Zihinlerimiz, Eylemleri ve Duyguları Nasıl Paylaşır
© 2016, ALFA Basım Yayım Dağıtım San. ve Tic. Ltd. Şti.

So Quel Che Fai
© 2006, Raffaello Cortina Editore

Kitabın Türkçe yayın hakları Akcalı Telif Hakları Ajansı aracılığıyla Alfa Basım Yayım Dağıtım Ltd. Şti.'ne aittir. Tanıtım amacıyla, kaynak göstermek şartıyla yapılacak kısa alıntılar dışında, yayıncının yazılı izni olmaksızın hiçbir elektronik veya mekanik araçla çoğaltılamaz. Eser sahiplerinin manevi ve mali hakları saklıdır.

Yayıncı ve Genel Yayın Yönetmeni M. Faruk Bayrak
Genel Müdür Vedat Bayrak
Yayın Yönetmeni Mustafa Küpüşoğlu
Dizi Editörü Kerem Cankoçak
Redaksiyon Mehmet Ata Arslan
Kapak Tasarımı Füsun Turcan Elmasoğlu
Sayfa Tasarımı Mürüvet Durna

ISBN 978-605-171-454-7
1. Basım: Ocak 2017

Baskı ve Cilt
Melisa Matbaacılık
Çiftehavuzlar Yolu Acar Sanayi Sitesi No: 8 Bayrampaşa-İstanbul
Tel: 0(212) 674 97 23 Faks: 0(212) 674 97 29
Sertifika no: 12088

Alfa Basım Yayım Dağıtım San. ve Tic. Ltd. Şti.
Alemdar Mahallesi Ticarethane Sokak No: 15 34110 Cağaloğlu-İstanbul
Tel: 0(212) 511 53 03 Faks: 0(212) 519 33 00
www.alfakitap.com - info@alfakitap.com
Sertifika no: 10905

CORRADO SINIGAGLIA
GIACOMO RIZZOLATTI

"Ayna nöronların kaşiflerinden"

BEYİNDEKİ AYNALAR

Zihinlerimiz, Eylemleri ve Duyguları Nasıl Paylaşır

Çeviri
Devin Keleş

ALFA | BİLİM

İÇİNDEKİLER

Türkçe Basıma Önsöz, 7

Teşekkür, 9

Önsöz, 11

1. MOTOR SİSTEM, 15

2. EYLEMDEKİ BEYİN, 32

3. ÇEVREMİZDEKİ UZAM, 58

4. EYLEMLERİ ANLAMA, 80

5. İNSANLARDA AYNA NÖRONLAR, 112

6. TAKLİT VE DİL, 128

7. DUYGULARIN PAYLAŞILMASI, 161

Kaynakça, 177

Dizin, 205

TÜRKÇE BASIMA ÖNSÖZ

1990'ların başında Parma Üniversitesinde Giacomo Rizzolatti ve meslektaşları bazı nöronların şaşırtıcı özellikleri olduğu keşfetti. Ayna nöronları olarak adlandırılan bu nöronlar, denek (çoğunlukla maymun) hem belirli bir eylemi gerçekleştirirken, hem de başka birinin aynı eylemi gerçekleştirmesini izlerken aynı tepkiyi veriyordu. Bu sonuçlar bilişsel nörobilimi derinden etkiledi. Ramachandran gibi kimi nörobilimcilere göre "DNA biyoloji için ne anlama geliyorsa, ayna nöronları da psikoloji için aynı anlama geliyordu." Bu nöronların beklenmedik özellikleri yalnızca nörobilimcilerin dikkatini çekmekle kalmamış, ayrıca birçok sosyolog, antropolog ve hatta ressamı da derinden etkilemiştir. Yönetmen ve tiyatro yazarı Peter Brook ayna nöronların, oyuncular her sahneye çıkığında ve seyirciyle her yüzleştiğinde ortaya çıkan o gizemli bağlantıya yeni bir açıklama getirdiğini vurgulamıştır; iyi bir oyuncuyu izlemek, gözlemcinin beyninde hem eylemler hem de duygular bakımından belirli alanları aktifleştirir. Bu bölgeler ile oyuncunun beyninde aktif olan bölgeler aynıdır.

Bilimde ne zaman paradigmaları yıkan bir keşif yapılsa, bu keşif kabul görmeden önce üç aşamadan geçer. İnsanlar ilk olarak inanmaz; sonra ilgilenmediklerini iddia eder; üçüncü olarak da zaten eskiden beri bildiklerini söylerler. Ayna nöronların 1990'ların başında Giacomo Rizzolatti, Vittorio Gallese, Marco Iacoboni tarafından keşfedilmesi bu üç aşamadan da geçti. Ayna nöronlarının keşfi yalnızca insan

beynine bakışımızı değil, her şeyi değiştirdi. Ayna nöronları, bizi çevreleyen kişilerin davranış ve duygularına, başkalarını bizim bir parçamız haline getirecek şekilde ayna tutarlar. Bu hücrelerin mevcudiyeti insan davranışının birçok gizemli yönünü açıklayabilir. Örneğin, yanınızdaki birinin diyet gereği sizin yememeniz gereken bir şeyi yediğini görmeniz, diyetinize bağlı kalmanızı zorlaştırır. Başka bir örneği ele alalım: Acınız olduğu zaman, beyin hücrelerinin belirli bir ağ örgüsü etkinleşir; yalnızca acı hissettiğiniz zaman değil, aynı zamanda, başka bir kişiyi acı içinde gördüğünüzde de etkinleşirler. Bu acı hücreleri ayna nöronlarının bir örneğidir. Başkalarının hissettiklerini sezinlememizi sağlarlar. Ayna nöronları bizi toplumsallaştırır, empati gibi duygularımızın nedeninin açıklar, insan duygularının, algılarının, sezgilerinin, konuşma yeteneğinin ve paylaşma etkinliğinin altında yatan mekanizmayı ortaya koyar. Bu nörolojik keşif, psikolojiden toplumbilime, hukuktan etiğe kadar, toplumsal yaşamdaki hemen her olgunun kökenini açıklamakta.

Dolayısıyla bir birey ve aynı zamanda da toplumun bir üyesi olarak hareket etme kapasitemizin özünde bulunan deneyimlerin paylaşılması bakımından, ayna nöron sistemi, olmazsa olmaz gibi görünmektedir. Bu bizi başkalarına bağlayan bağın ne kadar güçlü ve köklü olduğunu veya başka bir deyişle, *biz* olmadan *beni* düşünmenin ne kadar tuhaf olacağını gösterir.

Beyindeki Aynalar'ın dili diğer popüler bilim kitaplarındakilerden biraz daha tekniktir. Ancak bu önemli keşfin birinci elden paylaşılmasının Türkçe bilim literatürüne katkı yapacağını düşünüyorum.

Kerem Cankoçak

TEŞEKKÜR

İlk olarak bu kitaba olan inancı için Giulio Giorello'ya teşekkür ederiz; onun desteği olmadan bu projeyi gerçekleştirmek son derece güç olacaktı.

Bu kitapta betimlenen araştırma ve bulguların birçoğu, Parma Üniversitesinde birçok arkadaş ve meslektaşımızın etkin olarak katıldığı, yıllar boyunca yürütülen çalışmaların sonucudur. Massimo Matelli, Maurizio Gentilucci ve Giuseppe Luppino birçok kortikal motor alanın tanımlanmasına ve işlevlerinin araştırılmasına çok büyük katkılarda bulundu. Luciano Fadiga, Leonardo Fogassi ve Vittorio Gallese en başından beri ayna nöronlarının şaşırtıcı özelliklerinin keşfedilmesinde görev aldı. Michael Arbib, Marc Jeannerod ve Hideo Sakata bu kitapta sunulan kuramın olgunlaşmasında büyük bir rol oynadı. Scott Grafton, Marco Iacoboni, Giovanni Buccino'ya ve Ferruccio Fazio'nun yönetimindeki Milan Beyin Görüntüleme Grubuna, sayısız PET ve fMRI deneyindeki yardımları için teşekkürü borç biliriz. Laila Craighero, Pier Francesco Ferrari, Christian Keysers ve Maria Alessandra Umiltà kapsamlı deney çalışmalarına katıldı: onlara ve Parma ekibinin geçmişteki ve mevcut diğer tüm üyelerine içten teşekkürlerimizi sunarız.

Taslağı okuyup, değerli yorumlarını ve önerilerini paylaşan Claudio Bartocci, Giorgio Bertolotti, Antonio Cilluffo, Gabriella Morandi ve Stefano Moriggi'ye minnetarız. Domenico Mallamo da resim ve diyagramlar konusunda bize yardımcı oldu.

Son olarak projenin her bir aşamasında gösterdiği tutku ve yetkinliğinden dolayı Mariella Agostinelli'ye, sabırları ve değer biçilemez editöryal yardımları için Raffaella Voi ve Giorgio Catalano'ya ve bu çalışmayı azami dikkatle ve hevesle çevirdiği için Frances Anderson'a en derin minnetlerimizi sunarız.

ÖNSÖZ

Bir süre önce büyük tiyatro yönetmeni Peter Brook röportajlarından birinde, ayna nöronların keşfiyle nörobilimin nihayet, tiyatroda uzun zamandır bilinen bir şeyi anlamaya başladığını söylemiştir: eğer aktör tüm kültürel ve dilsel engelleri aşmayı ve etkinliğe katkıda bulunarak sahnedeki oyuncularla bir olan seyirciyle vücut seslerini ve hareketlerini paylaşmayı başaramıyorsa, çabaları boşunadır. Bu paylaşım tiyatronun üzerinde gelişip odaklandığı bir temeldir ve birey hem bir eylemi gerçekleştirirken, hem de başkaları tarafından gerçekleştirilen eylemleri gözlemlediğinde etkinleşen ayna nöronlar, artık bu paylaşıma biyolojik bir açıklama sağlamaktadır.

Brook'un ayna nöronlar hakkındaki yorumu, bu nöronların beklenmedik özelliklerinin nöro-fizyoloji dışındaki alanlarda büyük bir ilgi uyandırdığını kanıtlar niteliktedir. Ressamlar, psikologlar, pedagoglar, sosyologlar, antropologlar ve diğer birçoğu ayna nöronlarla yakından ilgilenmiştir. Ama muhtemelen yalnızca birkaçı keşfedilme tarihleri ve bulunmalarını mümkün kılan deneysel araştırma ve kuramsal çıkarımlardan haberdardır; bu keşfin beynin mimarisi ve işleyişini algılama ve anlama şeklimizi nasıl değiştireceğini düşünebilenlerse daha bile azdır.

İşte kitabın konusu da budur. Kitap, bir nesneye uzanıp elle tutmak, yiyeceği ağıza taşımak gibi rutin oldukları için çok önem verilmeyen belirli günlük beden dili hareketlerinin analiziyle başlar. Nörobilim (ve diğer disiplinler) yıllarca be-

den dilinde başlıca role sahip olan motor sistemini yalnızca bir fazlalık olarak görerek önemsizleştirmiştir.

On yıllar boyunca, serebral korteksteki motor alanların yalnızca yönetimsel görevleri yerine getirdiği düşüncesi hâkim olmuştur; bunlarda, bilişsel değer bir yana, etkili hiçbir algısal değer olmadığı düşünülmüştür. Bu görüşe göre bilişsel süreçlerin altında yatan nöral temelin farklılaşması ve farklı duyusal girdilerin detaylandırılması, motor davranışımızda açıklanması en zor olan istemler, inançlar ve isteklerin üretilmesiyle bağlantılıdır. Beynin dışarıdan gelen bilgi akışını seçebildiği ve bunları neredeyse otomatik olarak yaratılmış zihinsel temsillerle birleştirebildiği kabul edildiği anda, harekete özgü sorunlar hareketin uygulanma mekaniğine indirgenir; klasik düzen şudur: algı, bilişsellik, hareket.

Bu düzen fazlaca basitleştirilmiş motor sistemi görüşü ortaya çıkana dek son derece tatmin ediciydi. Ancak günümüzde bu görüş değişti. Artık bu sistemin yalnızca görsel, işitsel ve dokunsal alanlarla yakından bağlantılı frontal ve parietal alanların birleşiminden oluşmadığını, bunun yanında sanıldığından çok daha karmaşık işlevsel özelliklerle donanmış olduğunu biliyoruz. Özellikle belli alanlarda, yalnızca basit hareketler değil, amaca yönelik motor eylemler karşısında etkinleşen nöronlar bulundu; ayrıca bu nöronlar nesnelerin şekil ve boyutlarına göre, hem onlarla etkileşime geçtiğimizde, hem de onları gözlemlediğimizde tepki gösterir. Bu nöronlar somut bir eyleme dönüşüp dönüşmeyeceklerinden bağımsız olarak, duyusal bilgiyi ayırıp, bu bilgiyi ortaya konulan potansiyel hareket çeşitleri bağlamında kodlama becerisine sahipler.

Davranışlarımızla ilgili bazı açıklamalar, kasıtlı hareketlerimizi, bu hareketlerin gerçekleştirilmesi için gerekli olan saf fiziksel hareketten ayırmaktadır. Beynin çalışma şekli altında yatan mekanizmalara bakıldığında, bu alışıldık açıklamaların ne kadar soyut olduğu görülüyor. Aslına bakarsanız bu açıklamalar en az, nöron etkinliği kaydetmek için, kul-

lanılan maymun gibi hayvanların yalnızca belirli görevleri yapmaya programlanan küçük robotlar olarak değerlendirildiği birçok deney kadar soyuttur. Diğer yandan hayvan, sunulan yiyecek ve nesne alma konusunda istediği gibi serbest bırakılarak, nöron etkinliği etolojik bir bağlamda kaydediliyorsa motor sistemin kortikal düzeyde yalnızca tekil hareketlerle değil eylemlerle de ilgili olduğu açığa kavuşur. Bir düşünün; insanlar için de aynı şey geçerlidir: kollarımızı, ellerimizi ve ağzımızı nadiren bir amacımız olmadan oynatırız; genelde uzanılacak, tutulacak veya ısırılacak bir nesne söz konusudur.

Bu hareketler *amaca yönelik* olup, *sadece basit hareketler* olmadıkları sürece çevremizdeki şeyleri deneyimlememiz için bir temel oluşturur ve nesnelerin bize doğrudan bir anlam ifade etmesini sağlar. Algısal, motor ve bilişsel işlem arasındaki bu güçlü ayrım büyük ölçüde yapaydır; geçmişte düşünüldüğünden çok daha karmaşık hale gelen algı, hareketin dinamiklerinde saklıdır. Ancak hepsinin yanı sıra *eylemdeki beyin* ayrıca *anlayan beyindir.* Daha sonra da göreceğimiz gibi buradaki "anlamak", anlamanın pragmatik, kavrayış öncesi ve dil öncesi biçimi olmakla birlikte kesinlikle daha az önemli değildir, çünkü bilinen birçok bilişsel kabiliyetimizin temelinde yatmaktadır.

Bu tür bir anlama ayrıca ayna nöronlarının etkinleşmesinde kendini gösterir. Ayna nöronlar 1990'ların başında keşfedilmiştir ve başkalarının hareketleri ve hatta niyetlerinin tanınmasının her şeyden önce motor dağarcığımıza dayandığını gösterir. Kavrama gibi temel hareketlerden, piyanoda sonat çalmak veya karmaşık dans adımları atmak gibi belirli beceriler gerektiren daha karmaşık hareketlere kadar, ayna nöronları beynin kendimizin yaptığı hareketler ile gözlemlediğimiz hareketleri eşleştirmesine, böylece onları anlamasına olanak tanır. Bir ayna mekanizması olmadan hâlâ duyusal temsile, yani diğerlerinin davranışlarının "resimsel" bir tasvirine sahip olsak da onların aslında ne yaptığını bilemeyiz. Şüphesiz ki algıladıklarımız üzerine düşünmek ve

başkalarının niyetleri, beklentileri veya güdülerinden anlam çıkararak eylemlerinin nedenini anlamak için yüksek bilişsel yetilerimizi kullanabiliriz. Ancak ikinci durumda beynimiz herhangi bir mantığa ihtiyaç duymadan yalnızca motor yeteneklerimize dayanarak anlama kabiliyetine sahiptir.

Bu yüzden bir birey ve aynı zamanda da toplumun bir üyesi olarak hareket etme kapasitemizin özünde bulunan deneyimlerin paylaşılması bakımından, ayna nöron sistemi, olmazsa olmaz gibi görünmektedir. Sözlü ve bedensel iletişim ile öğrenmenin hem basit hem de karmaşık taklit biçimleri belirli ayna devrelerinin etkinleşmesine bağlıdır. Aynı zamanda başkalarının duygusal tepkilerini anlama kapasitemiz, yansıtma özellikleriyle bilinen belirli bir grup alanla ilişkilidir. Duygular, aynı hareketler gibi, anında paylaşılır; başkalarının yaşadığı acı, yas ya da iğrenmeyi algılamak, serebral kortekste bu duyguları kendimiz hissettiğimizde çalışan aynı alanları etkinleştirir.

Bu bizi başkalarına bağlayan bağın ne kadar güçlü ve köklü olduğunu veya başka bir deyişle, *biz* olmadan *beni* düşünmenin ne kadar tuhaf olacağını gösterir. Peter Brook'un bize hatırlattığı gibi, sahnedeki oyuncular izleyicileri hareket ve duyguların ortak deneyimine dahil etmek için tüm dilsel ve kültürel engelleri aşarlar. Ayna nöron araştırması ilk defa, tiyatronun sağladığı ve aslında ortak deneyimlerimizin temelini oluşturan bu tür bir ortak katılımın şifresini çözen, deneysel ve kuramsal bölünmez bir yapı önermektedir.

Bölüm 1

MOTOR SİSTEM

Bir Fincan Kahve

Hadi gerçekçi bir örnekle başlayalım. Bir fincan kahveyi almaktan daha basit ne olabilir ki? Oysaki bu basit beden hareketi ilk bakışta biri diğerinden ayrılamayacak kadar birbirine bağlı çok miktarda işlem gerektirir. Öncelikle fincana dikkatimizi yöneltmek için fincanı onunla yarışan çeşitli nesnelerden ayırmamız gerekir; bunun için fincanın görüntüsü ilk olarak görme keskinliğinin en yüksek olduğu göz çukurumuza düşmelidir; daha sonra fincanın çeşitli yönlerini incelemek için (şekli, tutacağın yönü, rengi vb) kafamızı ve gözlerimizi döndürmemiz gerekir. Ardından fincanı gerçekten alabilmek için vücudumuza göre fincanın tam konumunu belirleriz. Ancak tüm bunlardan sonra, fincanı en uygun biçimde tutmak için aynı anda ellerimizi ona doğru uzatabilir ve dolayısıyla fincanın ne olduğunu anlayabiliriz.

Fincan *geometrik özellikleri* ve *tutma yollarıyla* ilgili bilgi verir: Bu bilgiye göre nasıl davranacağımıza karar vermek, en uygun olduğunu düşündüğümüz veya en alışık olduğumuz kavrayışı seçmek bizim elimizdedir. Bu başlangıç hareketlerinin her zaman farkında olmasak da fincana dokunmadan önce bile, fincanın hedeflediğimiz kısmının geometrik şeklini tahmin ederek, parmaklarımız kıvrılmaya ve elimiz bükülmeye başlar. Fincana dokunduğumuz anda el, mükemmel bir

şekilde kavramamızı ve fincanı ağza taşımamızı sağlayan derimiz, eklemlerimiz ve kaslarımızdan bilgi alır.

Yani bir fincan kahve almak gibi basit bir beden hareketinin ardında, bu hareketlerin her birinin yapılışını ve sonuçlarını tahmin eden ve vücudun dinamik dengesi için gereken kontrolü güvence altına alan postural ayarlamalarla, öğrenme sürecinde oynanan rol ve genel olarak nesneleri tanımlama, yerini belirleme, uzanma ve tutma sırasında kazandığımız uzmanlık bir yana, duyular (görme, dokunma, koklama, propriyoseptif), güdüsel bağlantılar, vücut ayarlamaları ve motor performansın karmaşık bir şekilde birlikteliği söz konusudur. Tüm bu unsurlar birbiriyle ve dünyamızı dolduran nesnelerle iyi kötü bir uyum içinde etkileşir.

Şimdi bir fincan kahveyi alırken meydana gelen işlemin karmaşıklığını çok kısaca anlatmış olduk, peki ama nörofizyoloji alanına baktığımızda, orada ne olmaktadır? Bu işlemlerin anatomik ve işlevsel perspektiflerden bakıldığında oldukça farklı olan kortikal devrelerle bağlantılı olduğunu beklememiz mi gerekir? O kahve fincanını aldığımızda kortikal düzeyde dahil olan nöral sistemlerimiz hangileridir? Bunlar nasıl etkileşir?

Frontal Motor Alanlarının Düzenlenmesi

Bunun gibi günlük hayatta yapılan bir beden hareketinin, bilişsel bilimlerin yanı sıra nörobilim hakkında konuşmak için kullanılması okuyucularımızın birçoğunu şaşırtabilir ama kavramak gibi temel hareketlerin altında yatan nöral mekanizmalar üzerine son yirmi yılda yapılan analizler, özellikle motor sistemin düzenlenmesi ve bunun diğer sistemlerle (duyusal sistemler gibi) işlevsel ilişkisiyle ilgili olarak beynin nasıl çalıştığı geleneksel görüşünün ana özelliklerine ikinci bir kez bakmamızı sağladı.

Uzun bir süredir duyusal, algısal ve motor mekanizmaların, tamamen farklı kortikal alanlarda bulunduğu düşünülmektedir: Bir tarafta oksipital lobda konumlanmış görsel alanlar, postsantral girustaki bedensel-duyusal [somatosen-

sori] alanlar, superior temporal* girustaki işitsel alanlar ve diğerlerinin de dahil olduğu *duyusal alanlar* varken, diğer *motor alanlar, agranular frontal korteks* olarak da bilinen frontal lobun posterior bölgesinde bulunur. Bu görüşe göre *iletim alanları* olarak tanımlanan çok büyük kortikal bölgeler genelde duyusal ve motor alanların arasındadır; bu iletim alanlarında, özellikle temporo-parietal bölgelerde, çeşitli duyusal alanlardan gelen bilginin bir araya getirildiği, ayrıca duyulur nesne algısının ve mekânsal algının hareketin düzenlenmesi için motor alanlara gönderilmek üzere oluştuğu sanılmaktadır (Şekil 1.1).

Bu modele göre ellerimizle bir nesne aldığımızda, beyin entegrasyon için duyusal alanlardan iletim alanlarına giden bilgiyi gönderen, seri olarak düzenlenmiş birçok işlem gerçekleştirir. Daha sonra uygun hareketleri etkinleştirmek için sonuçtaki verileri motor kortekse iletir.

Bu yüzden motor sisteminin rolü çevresel olup, hemen hemen tüm nöroloji ve nörobilim kılavuzlarında bulunan işlevsel haritalarda da görülebileceği gibi neredeyse sadece düzenleyicidir. Maymunların (*simiunculus*) ve insanların (*homunculus*) motor korteks yüzeylerine yerleştirilen makro-elektrotların yarattığı elektrik uyarımı ile yirminci yüzyılda elde edilen Clinton Woolsey'in klasik *simiunculus*'u ve Wilder Penfield'ın aynı derece klasikleşmiş *homunculus*'u buna örnek olarak verilebilir (Şekil 1.2).[1] Her ikisi de motor alanı ikiye ayırmıştır: birincil motor alan (MI) ve tamamlayıcı motor alan (SMA, bazen ayrıca MII olarak da belirtilir); MI'da daha detaylı ve SMA'da biraz daha detaysız olmak üzere, hareketlerin bütün bir temsili tarafından nitelenir.

Ne var ki bu haritalar yirminci yüzyılın başında Korbinian Brodmann'ın[2] tanımladığı, primatlarda frontal lobun posterior bölgesindeki (motor korteks) sitoarşitektonik† or-

---

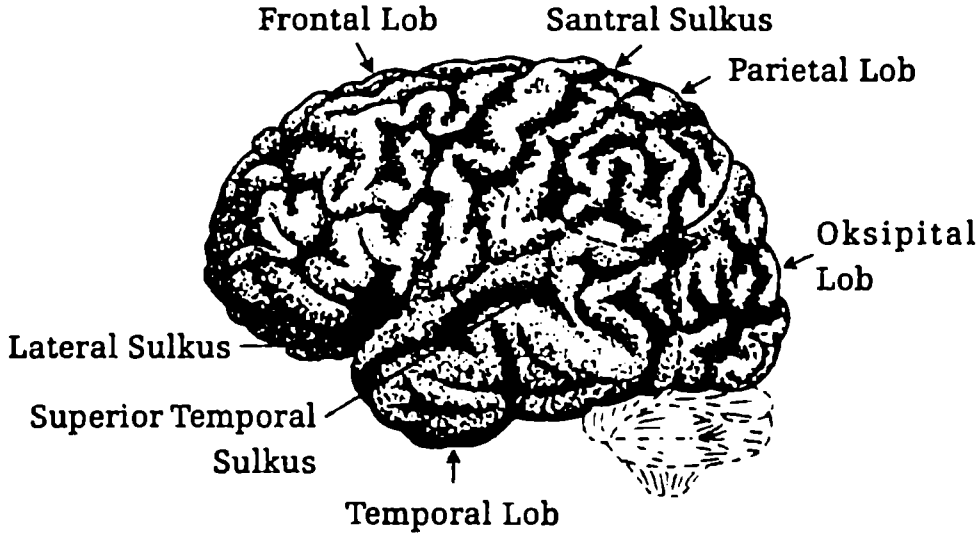
* Şakak bölgesi –yn.

[1] Woolsey *vd* (1952); Woolsey (1958); Penfield ve Rasmussen (1950).

[2] Brodmann (1909).

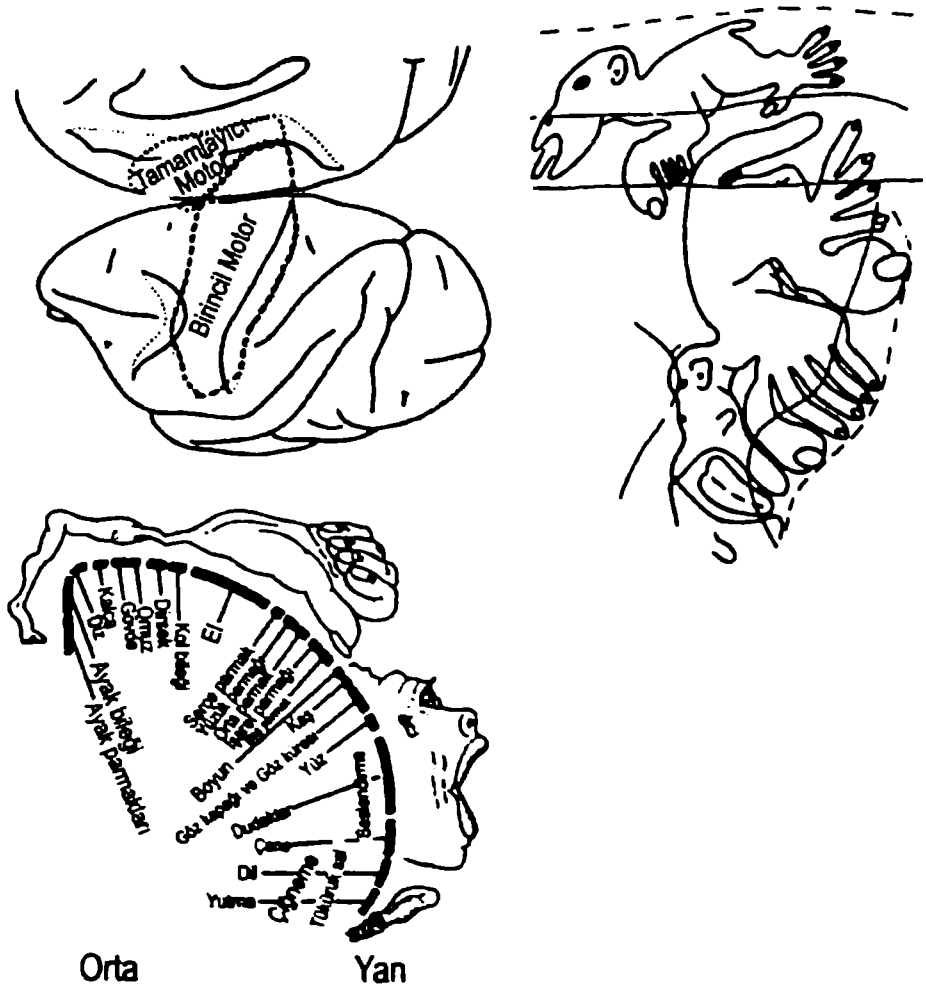
† *Cytoarchitecture* veya *cytoarchitectonics* (yunanca κύτος= "hücre" + αρχιτεκτονική= "mimari"), vücut dokusundaki hücresel mimariyi araştırma dalıdır –yn.

ganizasyonla tam olarak uyumlu değildir. Brodmann frontal lobun bu bölgesini V kortikal katmandaki piramit hücrelerin dağıtımına dayanarak iki ayrı alana bölmüştür (4 ve 6. alanlar) (Şekil 1.3). Aslında MI 4. alanın tümü ve 6. alanın büyük bir kısmını kapsarken, SMA 6. alanın mesiyal yüzeyde konumlanan bir kısmıyla örtüşür. Woolsey bu tutarsızlığı açıklamak için 4 ve 6. alanlar arasındaki sitoarşitektonik uyuşmazlığın işlevsel bir ayrım değil, farklı bir somatotopik* temsile sahip olduğunu ifade etmiştir. Bu yüzden el, ağız ve ayağın hareketleri (distal hareketler) 4. alanda bulunurken, 6. alan kol ve bacak hareketlerinin (proksimal hareketler) ve gövde hareketlerinin (eksenel hareketler) gerçekleştiği bölgedir.



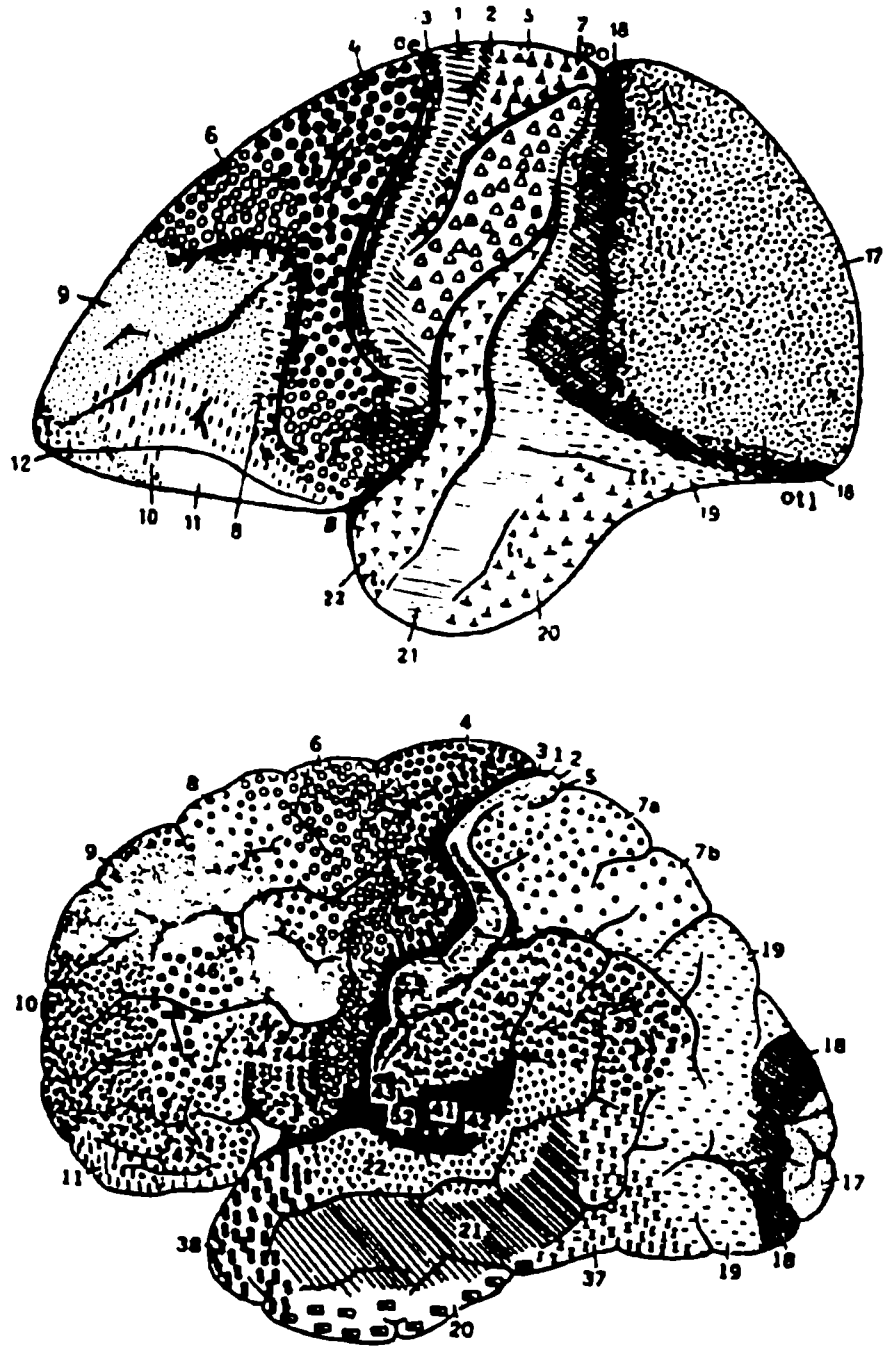
Şekil 1.1 İnsan korteksinin yandan görünümü. Oksipital lob ve temporal lobun temporal sulkusun altında bulunan kısmının görsel işlevleri vardır. Birincil işitsel alanlar ayrıca Silvius fisürü (Silvian fisür) olarak bilinen lateral sulkusta bulunur. Superior temporal girus (superior temporal sulkusun üstündeki korteks) genelde işitsel işlevlere sahiptir. Superior temporal sulkus hem yüksek kademeli görsel alanları hem de çok modlu alanları (görsel, işitsel ve somatik duyuların birleştiği alanlar) kapsar. Parietal lobun ön kısmı dokunma ve propriyoseptif uyarıya tepki veren alanlar içerirken, arka kısmı genelde iletim olarak sınıflandırılan işlevleri olan alanlara ev sahipliği yapar. Frontal lobun arka bölümü motor alanları kapsarken, ön kısmı (prefrontal lob) bilişsel işlevleri olan alanları barındırır.

* Bedenin özel alanlarına ilişkin; beynin motor alanlarının ve korteksin motor kontrolle ilgili belli bölgelerinin örgütlenmesini betimleyen –yn.



Şekil 1.2 Sol üst: maymun beyninin ortadan ve yandan görünüşü. Kesikli çizgiler birincil ve tamamlayıcı motor alanları klasik nörolojide haritalandığı gibi belirtmektedir. Sağ üst: Clinton Woolsey'in *simiunculi*'si. İki *simiunculi* birincil ve tamamlayıcı motor kortekslerdeki hareketlerin temsilini şematik olarak resmetmektedir. Sol alt: Wilder Penfield'ın motor *homunculus*'u.

Bu birçok kişi tarafından her ne kadar geçici bir çözüm olarak görülse ve azımsanamayacak kadar eleştiri almış olsa da genel iki *simiunculi* kavramı yıllar boyunca nörolojinin köşe taşlarından biri olarak kabul edilmişti. Bunun en az iki nedeni vardı: ilk olarak motor korteksteki hareketlerin sınırlarının belirlenmesi sorununa, klinik perspektiften kolayca uygulanabilir, doğrudan bir açıklama sağlamaktadır; ikincisi, herhangi bir algısal veya bilişsel rolden tamamen yoksun olarak, iletim alanlarının işlediği duyusal bilginin varış noktası olarak kabul edilen ve bugün geçmişe göre çok daha yaygın olan motor korteksin işlevsel birliği kuramını yansıtmaktadır.



Şekil 1.3 İnsan (sırasıyla sol ve sağ) ve maymun (*Cercopithecus aethiops*) kortekslerinin sitoarşitektonik haritası. Bu haritalar hücre gövdelerini lekeleyen histolojik bir yöntem kullanarak (Nissl yöntemi) Brodmann tarafından çizilmiştir. Bu yöntem katmanların sayı (genelde altı) ve büyüklüğüne, içerdikleri nöron sayısına ve kortikal nöronların temel türlerinin (piramit, yıldız, granüller ve iğsi nöronlar) dağılımına göre ayrılan kortikal alanların tanınmasına olanak tanımaktadır. Bu haritalar maymun ve insan kortekslerinin birkaç temel benzerliği olduğunu göstermektedir: ikisi de aynı ana sulkusa (santral sulkus, lateral sulkus, superior temporal sulkus) ve birkaç istisna olmakla birlikte aynı sitoarşitektonik alanlara sahiptir. Ancak bunların yanı sıra bazı önemli farklılıklar da bulunur: örneğin, parietotemporal oksipital bölge insanda, maymuna kıyasla çok daha büyüktür. Bu, görsel alanlarda bir kaymaya

neden olur; insan korteksinde yarımkürenin orta yüzeyini kaplarken, maymunlarda yan yüzeydeki (17. Alan) beyin yarımkürelerinin kaudal kutbunun geniş bir kısmını oluşturur. Ayrıca insanlarda frontal lob fark edilebilir biçimde büyümüştür. Diğer bir yandan maymunlar insanlarda bulunmayan ve frontal lobu hem sitoarşitektonik hem de işlevsel olarak farklı iki kısma ayıran bir sulkus olan arkuat sulkusa sahiptir. 4 ve 6. alanlar tarafından biçimlendirilen arka kısım neredeyse hiç granüle sahip olmamasıyla ve 4. katmanın (iç granüller katman) bulunmamasıyla (agranular korteks teriminin kullanılmasının nedeni) tanınır. İnsanlardaki makroskopik incelemeler frontal lobun tam belirlenmiş bir alt bölgesini göstermese de sitoarşitektonik araştırmalar ve işlevsel analizler bu lobda, ilki (4 ve 6. alanı içerir) öncelikle motor eylemlerle ve ikincisiyse (genelde prefrontal lob olarak söz edilir) bilişsel işlevlerle ilgili olan ön ve arka kısmın insanlarda da birbirinden ayırabilir olduğunu gösterir.

Elwood Henneman'ın sözleriyle, böyle bir sistem beyinde yalnızca "düşünce ve hislerin harekete aktarılması"[3] için var olabilir. Şüphesiz ki buradaki asıl mesele böyle bir aktarımın *nasıl* ve *ne zaman* gerçekleştiğidir. Başka bir deyişle *düşünce* ve *his* ne zaman kendileri olmayı bırakıp *hareket* haline dönüşür? Henneman "şu anda bu işlemin ilk adımının analiz olduğunu"[4] eklemiştir. Ancak "şu andan" yalnızca birkaç yıl sonra (1984) motor sistemin "düşünce ve hisle" ilgili serebral etkinlikten sorumlu kortikal alanlarla anatomik olarak bağlantılı olmasının yanı sıra, düzenleyici bir harita kavramıyla tamamen uyumlu olmayan çok sayıda işleve sahip olduğu açığa kavuşmuştur.

Sadece iki alanda (MI ve SMA) organize olmuş olması mümkün olmayan kortikal motor sistem, birçok alanın kümelenmesiyle oluşur.[5] Kısa süre önce ortaya atılan, agranular korteksi anatomik-işlevsel bölümlerine ayırma görüşünün, Şekil 1.2 ve 1.3'te gösterilen haritalarla Şekil 1.4'te gösterildiği gibi bir karşılaştırması, Woolsey'in varsayımının aksine birincil motor korteksin (MI, burada F1 olarak söz edeceğiz)

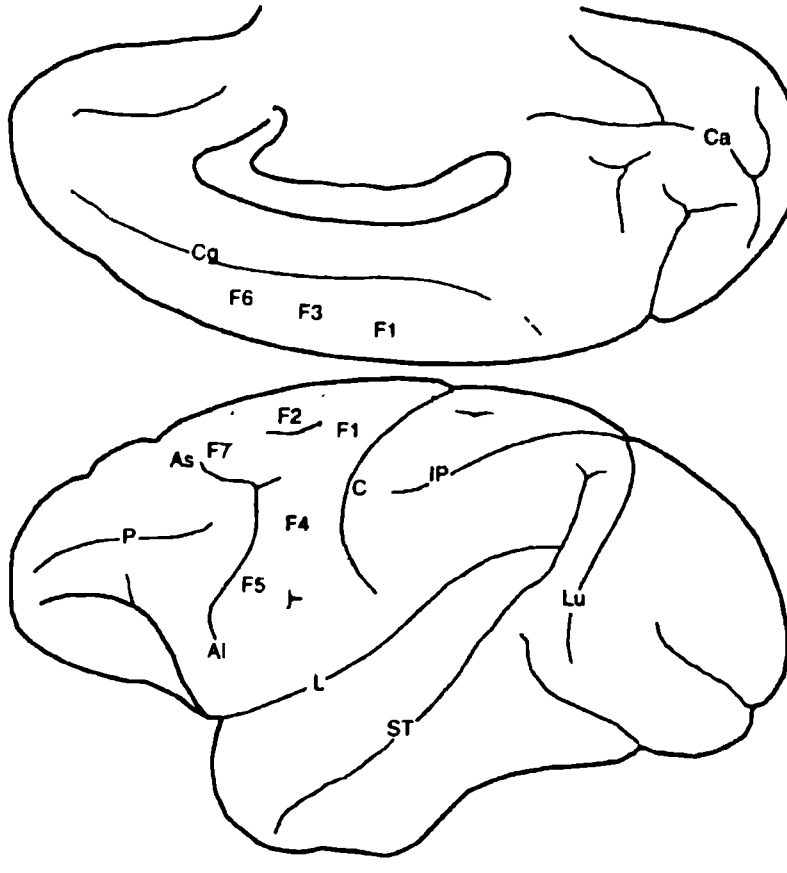
---

[3] Henneman (1984, s. 670).

[4] Ibidem.

[5] Matelli *vd* (1985; 1991); Petrides ve Pandya (1997).

nasıl 4. Brodmann alanıyla kesiştiğini göstermektedir. Diğer yandan 6. alan üç ana bölgeye (*mesiyal, dorsal* ve *ventral*), onlar da rostral (ön) ve kaudal (arka) kısımlara ayrılmıştır: *mesiyal bölge* F3 (SMA) ve F6 (ön-SMA) olmak üzere iki alandan; *dorsal bölge* (premotor dorsal korteks) F2 (PMd olarak da bilinir) ve F7'den (ön-PMd); *ventral bölgeyse* (premotor ventral korteks, PMv) F4 ve F5'ten oluşur.



Şekil 1.4 Maymun beyninin ortadan ve yandan görünüşü frontal motor korteksin anatomik-işlevsel bölümlere ayrılmasını gösteriyor. F harfini takip eden rakam frontal agranular korteksin alanlarını belirtmektedir. Bu adlandırma insan korteksinin alanlarını sınıflandırmak için von Economo ve Koskinas tarafından 1925'te kullanılan adlandırma sisteminden türemiştir. Kullanılan diğer kısaltmalar: Ai; inferior arkuat sulkus, As; superior arkuat sulkus, C; santral sulkus, Ca; salkarin fisür, Cg; singulat sulkus, IP; intraparietal sulkus, L; lateral fisür veya Silvius fisürü, Lu; lunate sulkus, P; ana sulkus, ST; superior temporal sulkus.

Küçük projeksiyon nöronu gruplarını uyarabilen mikroelektrotların kortekse yerleştirildiği daha gelişmiş elektrofizyolojik tekniklerin kullanılması, motor korteksin işlevsel

olarak birbirinden farklı ve yukarıda listelenen alanları sınırlayan birçok harita içerdiğini gösterdi. 6. alanın mesiyal bölgesiyle ilgili olarak, F3'ün düşük yoğunluklu akımlarla elektriksel olarak uyarılabileceği ve vücut hareketlerinin bütün bir temsilini kapsadığı; F6'nın ise yalnızca daha yoğun akımlarla uyarılabileceği ve yalnızca yavaş ve karmaşık kol hareketlerine yol açtığı keşfedildi. Dorsal bölgede F2 alanı elektrikle uyarılabilir nitelikte olup kaba bir somatotopik organizasyonu vardır (bacak ve kol temsilleri sırasıyla dorsal ve ventrali superior presantral çukurda konumlamıştır); diğer bir yandan F7 alanı elektrik uyarımına özellikle tepki vermez ve işlevsel özellikleri çok az bilinmektedir. Son olarak ventral bölgeyle ilgili olarak, hem F4 hem de F5 alanı elektrik uyarımına tepki verir ama ilkinin motor temsilleri kol, boyun ve yüz hareketleriyle ilgiliyken, ikincisininkiler el ve ağızla ilgilidir.

İşlevsel bakış açısından daha önemlisiyse tek tek nöronların kaydedilmesiyle elde edilen verileridir. Bu veriler motor korteksteki çeşitli alanların duyusal uyarıya nasıl farklı şekilde tepki verdiklerini göstermiş, ayrıca etkin hareketler arasındaki önemli farklılıkları açığa çıkarmışlardır. Bu yüzden motor korteksin iki alana ayrılması çok basit gibi gelebilir ve eğer Woolsey'in *simiunculi* kuramını doğrudan reddetmek istemiyorsak, en azından klasik ikili temsili, çoklu bir somatotopik tanımla değiştirerek bazı ayarlamalar yapmamız gerekir. Dahası agranular frontal korteksin anatomik-işlevsel yapısının geçmişte sanıldığından daha karmaşık olduğu buluşu motor sistem ile duyusal sistemler (görme, işitme, koku, bedensel-duyusal vb) arasındaki bariz ikilemi aşmaya yardımcı olmuştur.

Retina ve koklearın serebral kortekste birden çok temsili olduğu konusunda genel bir uzlaşı söz konusudur; aynısı bağımsız bedensel-duyusal temsillere sahip çeşitli sitoarşitektonik alanlar için de geçerlidir. Öyleyse motor korteks farklı temsillerde benzer çokluklar gösterdiğinde neden şaşıralım? Anatomik ve işlevsel bolluk düşünüldüğünde, ha-

reketin ayarlanması ve kontrolünde farklı alanların nasıl çalıştığını belirlemek asıl sorundur. Bir hiyerarşi içinde mi, yoksa paralel olarak mı çalışırlar? Hareket alanları onlara doğal olarak verilen işlevlerle mi sınırlıdır, yoksa genelde duyusal bilginin motor emirlere "çevrilmesinde" kritik olan "iletim alanları" için ayrılan başka işlevler de taşırlar mı?

Parietofrontal devreler

Motor korteks sisteminin niteliğini ve amacını tamamen anlamak için yalnızca agranular korteksteki anatomik ve işlevsel olarak farklı alanlarını oluşturan çeşitli parçaların tanımlanmasından çok daha fazlası gerekir. Ayrıca diğer motor alanlarla bağlantılarını (*iç bağlantılar*), agranular frontal korteksin dışında kortikal alanlara sahip olanları (*dış bağlantılar*) ve subkortikal merkezler ve omuriliğe olan yansımalarının organizasyonunu da (*azalan bağlantılar*), göz önünde bulundurmamız gerekir.

Artık agranular frontal korteksin arka kısmındaki motor alanlar (F2-F5) ile anterior motor alanlar (F6-F7) arasında azımsanamayacak bir farklılık olduğunu biliyoruz. Arka kısımdaki bu motor alanlar doğrudan F1 ile bağlantılı olup birbirleriyle somatotopik olarak bağlı gibi görünürken, anterior motor alanlar F1'e uzanmaz ama diğer motor alanlarla güçlü bağlantıları vardır.[6] Benzer bir bölünmeyi azalan bağlantılarda da görürüz. F1, F2, F3 ve F4 ile F5'in kısımları kortikospinal yolu oluşturur ama F6 ve F7 aslında omuriliğe bağlı değildir; beyin sapının diğer kısımlarıyla bağlantılıdır, bu da posterior alanların aksine hareketi yalnızca dolaylı olarak subkortikal nakiller aracılığıyla kontrol edebilecekleri anlamına gelir.[7]

Diğer motor alanlardan başlayan (F2-F5) sinir lifleri neredeyse yalnızca omuriliğin orta bölgesinde biterken, F1'den gelen sinir liflerinin omuriliğin orta kısmında ve motor nö-

---

[6] *Bkz.* Matsumara ve Kubota (1979); Muakkassa ve Strick (1979); Matelli *vd* (1986); Lupino *vd* (1993).

[7] Daha fazla bilgi için *bkz.* Keizer ve Kuypers (1989); He *vd* (1993; 1995); Galea ve Darian-Smith (1994); Rizzolatti ve Luppino (2001).

ronların bulunduğu laminada sona ermesi ilginçtir. Bu anatomik farklılık, işlevin de farklılaşmasına neden olur: F2, F3, F4 ve F5'in bağlantıları, hareketin genel çerçevesini belirleyen önceden biçimlenmiş medüler devreleri etkinleştirir; diğer bir yandan F1'in bağlantıları doğrudan motor nöronlarda sona erdiği için fiziksel bağlantılı sinerjileri bozar ve hareketin detaylı morfolojisinden sorumludur.

Dış bağlantılara ilişkin olarak, agranular frontal korteks alanları üç ana bölgeden gelen kortikal girdileri alır: prefrontal lob, singulat korteks ve parietal lob (birincil bedensel-duyusal korteks veya SI ve posterior parietal korteks).

Prefrontal lobun çalışma belleği ve zamansal eylem planlama gibi yüksek düzeydeki işlevlerde önemli bir rol oynadığı genelde kabul görür. Ayrıca çoğu zaman, istemin uyumluluğuna katkıda bulunduğu düşünülmüştür: prefrontal lezyonlara sahip kişilerin istemleri doğrultusunda hareket etmede zorlandığı ve kolayca dikkatlerinin dağıldığı çok iyi bilinir.[8] Bu yüzden prefrontal bölgelerin eylemlerimizden önce beliren ve onlara yön veren istemlerin biçimlendiği nöral alt katmanları barındırdığı görüşü ortaya çıkmıştır.

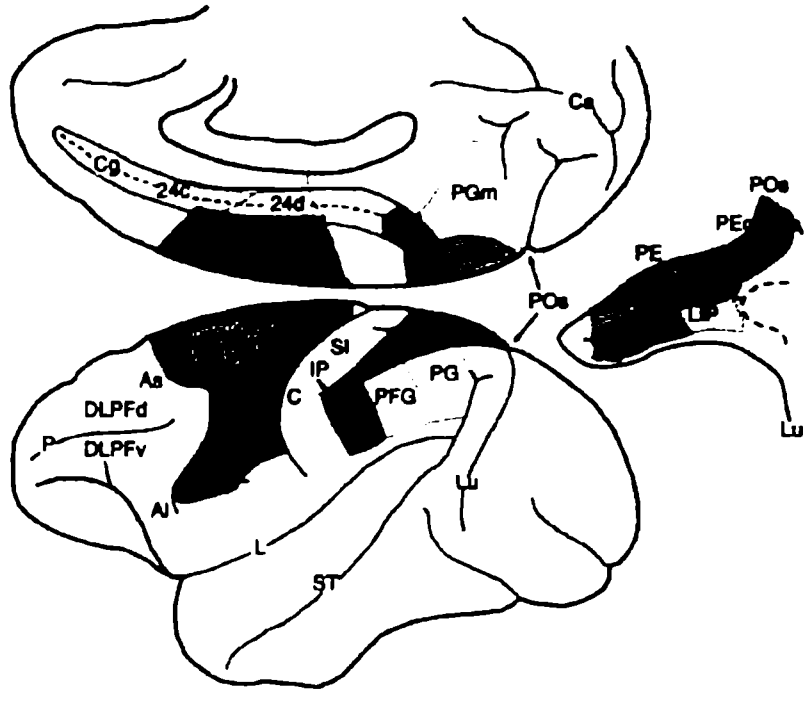
Singulat korteks hakkında çok az şey bilinmektedir; ne var ki bu bölgenin çoğunlukla, istemlerimizin temeli olan ve eylemlerimizin gidişatını etkileyen güdüsel ve duygusal bilginin işlenmesiyle ilgili olduğu düşünülmektedir.

Son olarak *posterior parietal* lob konusunda daha detaylı bir anatomik betimleme gerekmektedir. Bu betimleme olmadan çeşitli motor devrelerinin olası işlevlerini tamamen anlamak mümkün olmayacaktır.

Primatlarda posterior parietal lob evrimsel açıdan en eski sulkuslardan biri olan intraparietal sulkus (IP) tarafından iki ana bölgeye ayrılır: superior parietal lob (SPL) ve inferior parietal lob (IPL) (Şekil 1.5). Bu bölgelerin her ikisi de, duyusal bilginin kimi özelliklerini işlemden geçiren çok sayıda bağımsız alan tarafından oluşmakta olup, özel etken-

[8] *Bkz.* Fuster (1989).

lere bağlıdır. Bu alanların bazıları bedensel-duyusal, bazıları görsel kiplerle, bazılarıysa her ikisiyle de bağlantılıdır.[9]



Şekil 1.5 Maymun beyninin ortadan ve yandan görünüşü. Motor korteks ve posterior parietal korteks bir dizi anatomik ve işlevsel alana ayrılmıştır. Posterior parietal korteksin alanları P harfi ve arkasından gelen bir veya daha fazla harfle belirtilmiştir. Sağdaki çizim intraparietal sulkusta (IP) bulunan alanları göstermektedir: AIP; anterior intraparietal alan, LIP; lateral intraparietal alan, MIP; mediyal intraparietal alan, PEIp; intraparietal PE alan, VIP; ventral intraparietal alan. Kullanılan diğer kısaltmalar: Cg; singulat sulkus, DLPFd; ventral dorsolateral prefrontal korteks, SI; birincil bedensel-duyusal korteks, Pos; parieto-oksipital sulkus. Yukarıda listelenenlerin dışındaki kısaltmalar için Şekil 1.4'e bakınız (Luppino, Rizzolatti, 2000).

Posterior parietal kortekste motor kortekste bulunana benzer şekilde zengin bir bölümlenme görülür. Nöral etkinliğin, uzun zamandır *iletim* bölgeleri olarak sınıflandırılan posterior parietal bölgelerdeki motor eylemlerle bağlantılı bir şekilde gözlemlendiğini unutmamak gerekir.[10] Bu yüzden eğer *motor* nöronlarının hareketle bağlantılı nöronlar

---

9 *Bkz.* Colby *vd* (1988); Colby ve Duhamel (1991); Tanné *vd* (1995); Lacquaniti *vd* (1995); Caminiti *vd* (1996); Rizzolatti *vd* (1997); Wise *vd* (1997)

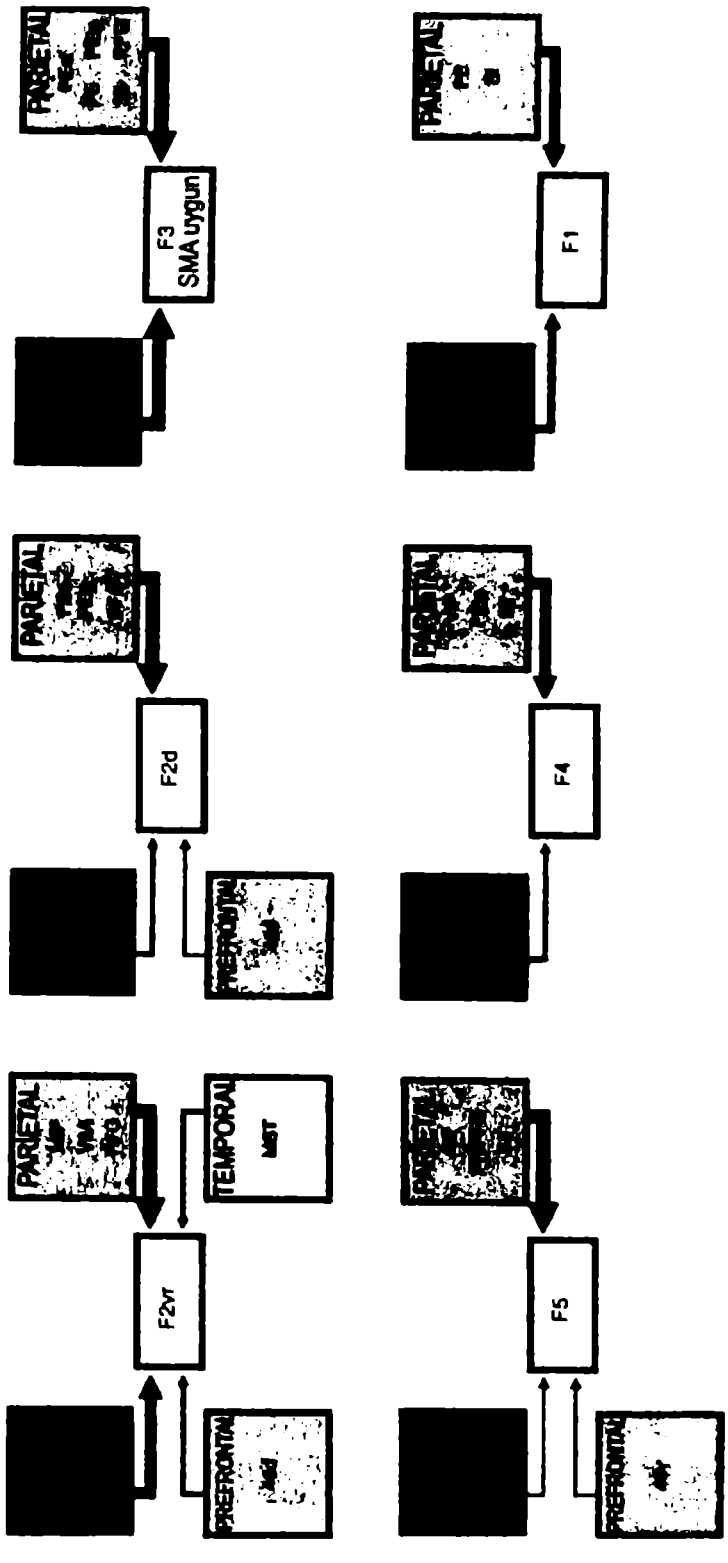
10 *Bkz.* Mountcastle *vd* (1975); Hyvärinen (1981); Andersen (1987); Sakata *vd* (1995).

olduğu tanımı doğruysa, posterior parietal korteks kortikal motor sistemin bir parçası olarak değerlendirilmelidir. Anatomik bir bakış açısıyla bakıldığında, frontal parietal bağlantıların yüksek düzey özgüllük göstermesi ve sonuç olarak anatomik olarak birbirinden ayrılmış bir dizi devre oluşması bunun kanıtıdır. Bu durumun işlevsel ilişkisi, bu devrelerin her birinin, özel duyusal-motor dönüşümde veya başka bir deyişle duyusal uyaranın motor uyarana özel bir şekilde "tercüme edilmesinde" rol oynamasıdır.

Şimdi kısaca frontal motor alanlara dönelim. Frontal motor alanların nasıl posterior (F1-F5) ve anterior (F6 ve F7) alanlara bölündüğünü gördük. Aşağıdaki şemalar böyle bir alt bölümün nasıl *dış bağlantılar* için de uygulanabilir olduğunu göstermektedir. Posterior motor alanlar ana kortikal girdilerini parietal lobdan alır (Şekil 1.6); diğer bir yandan anterior motor alanlar kendi girdilerini prefrontal korteks ve singulat korteksten alır (Şekil 1.7).

O nedenle bu iki tür motor alanın farklı işlevleri olduğu sonucuna ulaşılabilir. Posterior alanlar parietal lobdan büyük miktarda duyusal bilgi alırlar. Bunlar daha sonra hareketi düzenlemek ve kontrol etmek için kullanılacaktır. Her bir devrenin belirli duyusal-motor dönüşümlerde rol aldığı paralel işlemler tarafından bu bilginin detayına inilir; örneğin bazı devreler kol ve bacak hareketlerini kontrol eden vücut parçalarını belirlemek için bedensel-duyusal bilgiyi analiz eder, kimi devrelerse etrafımızı saran uzamı kodlamak, nesnelere uzanmak veya eli uygun bir biçimde hareket ettirmek için görsel bilgiyi kullanır. Aksine anterior alanlar çok az duyusal bilgi aldığı için duyusal-motor dönüşüm işleminde önemli bir rol oynamaları pek de mümkün değildir. Ancak anterior alanlar da uzun dönem motor planlar veya güdülerle ilgili yüksek düzey bilişsel bilgiler alır; böylece posterior alanlar tarafından seçilen potansiyel motor eylemlerinin ne zaman ve hangi şartlar altında etkin harekete dönüşmesi gerektiğini belirleyerek, bu alanların esas olarak

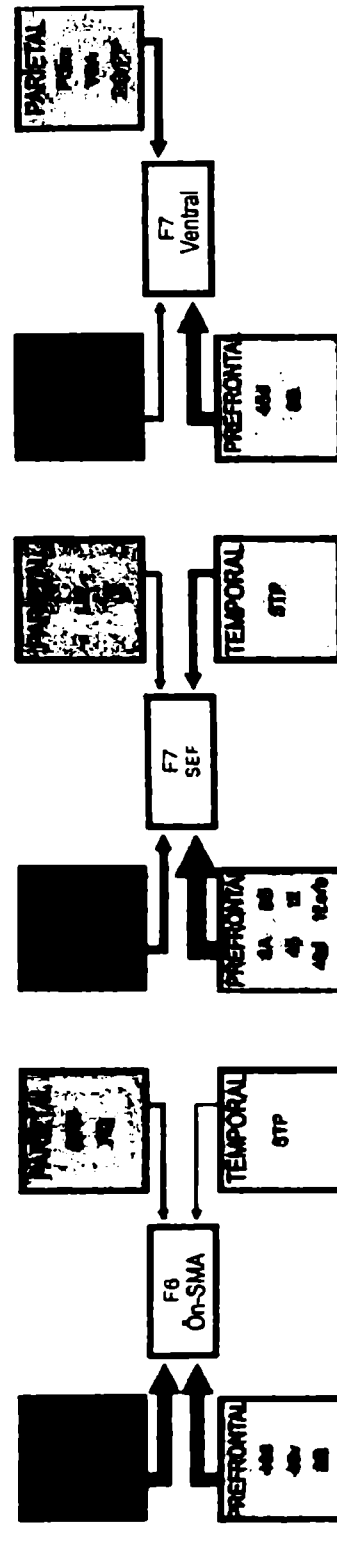
işlevleri kontrol ettiği varsayımı için temel oluşturur.[11]



Şekil 1.6 Posterior motor alanların dış girdi bağlantılarının şemayla gösterimi. Bağlantıların gücü okların kalınlığıyla belirtilmiştir. Esas motor girdiyi belirli bir motor alana gönderen parietal alanlar kırmızıyla, küçük yansımaların kaynağı olanlar siyahla gösterilmiştir (Rizzolatti, Luppino, 2001).

[11] Daha fazla detay için *bkz.* Rizzolatti *vd* (1998).

İlk Sonuç



Şekil 1.7 Anterior motor alanların dış girdi bağlantılarının şematik temsili. Bir önceki diyagramda olduğu gibi bağlantıların gücü okların kalınlığıyla belirtilmiştir. Ana motor girdiyi belirli motor alana gönderen frontal korteks ile singulat korteks alan kırmızı, küçük yansımaların kaynağı olan frontal ve singulat alansa siyahla belirtilmiştir (Rizzolatti, Luppino, 2001).

Kortikal alanların düzenlenmesine ve bağlantılarına ilişkin yaptığımız bu kısa giriş, deneysel bilginin son yirmi yılda motor sistemin fizyoloji ve nörobilim alanlarındaki hâkimiyetini önemli ölçüde değiştirdiğini göstermektedir. Agranular frontal korteks ve posterior parietal korteks birbirine güçlü bir şekilde bağlı olup, anatomik ve işlevsel açıdan ayrı olan ve eş zamanlı çalışarak belirli etkenlerle bağlantılı duyusal ve motor bilgiyi bütünleştiren devreleri biçimlendiren bölgelerin bir araya gelmesiyle oluşmuştur. Aynısı, istemleri oluşturmaktan, uzun dönem planlama yapmaktan ve hareket edecek uygun zamanı belirlemekten sorumlu olan prefrontal ve singulat korteksleri içeren devreler için de geçerlidir.

Bu bulguların ışığında birtakım varsayımlar artık yetersiz kalmıştır ve bu yetersizlik yalnızca Woolsey ve Penfield'ın gösterdiği yöntemlerle çizilen klasik haritalar için geçerli değildir. Örneğin geçmişte çokça savunulan ve bugün hâlâ alıntı yapılan, duyusal, algısal ve motor işlevlerin farklı ve birbirinden ayrı bölgelerde barındırdığı varsayımının durumu fazla basitleştirmiş olduğu görülebilir. Aslında motor sisteme ait olduğu bulunan çok sayıda yapı ve işlem, motor sistemin rolünün başka bir yerde ortaya çıkan komutların edilgen bir infazcısı olamayacağını gitgide daha belirgin hale getirmektedir.

Ayrıca motor sistemin rolünün hareketin üretimiyle sınırlı olduğu kabul edildiğinde, o işlemin ilk safhalarını yani duyusal bilginin, istemlerin, güdülerin ve diğerlerinin uygun motor eylemlere "*nasıl*" ve "*nerede*" "tercüme edildiğini" anlamak için hiçbir yol yoktur. O aşamaya gelince iletim bölgelerine başvurmak çözümün kendisinden ziyade sorunun var olduğunu göstermektedir. Akla gelen ilk sorulardan biri "iletimi" motor girdiye dönüştürmek için hangi mekanizmaların kullanıldığıdır.

Geleneksel görüşte meydana gelen büyük değişimler posterior parietal korteksin alanlarının (genelde "iletim" olarak adlandırılır) duyusal alanlardan güçlü girdiler alma-

sının yanında agranular frontal kortekstekilere benzer motor özellikle bulundurduğu keşfiyle başlamıştır; o kadar ki agranular frontal korteks ve posterior parietal korteks bir araya geldiğinde, aslında son derece özelleşmiş intrakortikal devreler oluşturmaktaydı. Bu, motor sistemin çevresel ve serebral etkinliğin geri kalanından izole olmak şöyle dursun, nesneleri ayırt etmek ve konumlarını belirlemek için gerekli duyusal-motor tercümelerin (daha açık ifade etmek gerekirse dönüşümlerin) üretilmesine katkıda bulunan ve günlük yaşamımızı oluşturan hareketleri gerçekleştirmek için gerekli hareketleri uygulayan, anatomik ve işlevsel olarak farklı karmaşık bir kortikal alan ağından meydana gelmiş olduğunu göstermiştir. Dahası duyusal ve motor bilginin belirli fronto-parietal devreler tarafından nitelenen ortak bir biçime sahip olması, motor sistemin motor davranışlarımızı düzenlemesinin ötesinde daha birçok işlevi olduğunu ortaya koymaktadır. Bunlar normalde yüksek düzey olarak değerlendirildiği için bilişsel sistemlere atfedilen belli işlemleri kapsamaktadır; diğerleri tarafından gerçekleştirilen eylemlerin algılanması ve tanımlanması, taklit, bedensel ve sözel iletişim gibi işlemlerin birincil nöral alt katmanlarının motor sistemde bulunması son derece mümkündür.

Bu konuları ilerleyen bölümlerde daha detaylı olarak tartışacağız ama önce bölümün başında bahsettiğimiz kahveyi içelim.

Bölüm 2

EYLEMDEKİ BEYİN

Hareketler ve Motor Eylemler

İlk bölümde bir fincan kahve gibi bir nesneyi almanın, bağımsız olmalarına rağmen kendi aralarında eşgüdümlü olan *uzanma* ve *kavrama* işlemlerinin bir birleşimi olduğunu gördük. Çoğunlukla uzanmanın kavramadan önce meydana geldiği düşünülür, ama durum böyle değildir. Kol ve el hareketlerinin kaydedilmesi, bu işlemlerin eş zamanlı olarak başlayıp devam ettiğini göstermiştir. Kol fincana doğru hareket ederken aynı anda el kavramak için nesnenin biçimini tahmin eder.

Gelin kavrama işlemine daha yakından bakalım. Elin gerçekten bir nesneyi *kavraması* için beyin: (1) kavranacak nesnenin geometrik özellikleriyle ("iç özellikler") ilgili duyusal bilgiyi parmakların uygun şekli almasına dönüştüren mekanizmaya sahip olmalıdır; (2) esas kavramayı meydana getirmek için elin, özellikle de parmakların hareketlerini kontrol edebilmelidir.

Kavrama işlevinin, omurilikteki motor nöronlarla doğrudan bağlantıları nedeniyle, yalıtılmış parmak hareketlerini (yani fiziksel olarak bağlı sinerjilerin parçası olmayan hareketler) kontrol eden tek alan olan birincil motor korteksin (F1) katılımını gerektirdiği uzun süredir bilinmektedir. F1'in hasar alması gevşeklik ve gücün kaybıyla sonuçlanır ve parmakları bağımsız olarak hareket ettirme yeteneğini yok eder.[1]

---

[1] Örneğin *bkz.* Schieber ve Poliakov (1998); Fogassi *vd* (2001); daha önceki literatürün bir incelemesi Porter ve Lemon'da (1993) bulunabilir.

Ancak F1'in görsel bilgiye doğrudan erişimi yoktur; dahası, bu alandaki görsel uyarana tepki vermeyen nöronlar (ve bunların sayısı çok azdır) nesnelerin geometrik özelliklerini uygun motor düzenlere dönüştüremezler. Bu dönüşümler kavrama gibi hareketler için şarttır ve artık bunların F5 alanı tarafından gerçekleştirildiğini biliyoruz.

F5'in kısmen birbiriyle örtüşen el ve ağız motor temsillerini içerdiğinden daha önce bahsetmiştik. Diğer kortikal alanlarda olduğu gibi bu alanın işlevlerini ayırt eden en yaygın tekniklerden birinde nöronların etkinliği tek tek kaydedilir ve bu da hayvanlardaki motor davranışla ilişkilendirilir. Bunu yapmanın iki farklı yolu bulunur: nöron etkinliği, yalnızca hayvanların yapmak için eğitildiği[2] ve deneyci tarafından daha önceden belirlenmiş hareketleri gerçekleştirirken deneyler sırasında veya hayvan mümkün olan en doğal bağlamda kendiliğinden çeşitli hareketler yaparken kaydedilebilir.

İkinci yaklaşım biraz öznel gibi görünse de, bu yaklaşımın birtakım önemli avantajları bulunur. Sabit ve basmakalıp hareketler sırasında nöronların etkinliği araştırıldığında yalnızca deneyden önce deneyci tarafından seçilen motor eylemlerle ilgili özellikler ortaya çıkacaktır, bu yüzden nöral düzenlemenin beklenmedik yönlerini keşfetme ihtimali elenecektir. Diğer yandan kayıtlar, örneğin maymunun farklı tür nesneleri seçebildiği, daha doğal bir bağlamda gerçekleştirilirse, araştırma daha sonra tamamen önyargıya dönüşme tehlikesi taşıyan peşin hükümlü kavramlara daha az duyarlı olur. Ayrıca daima yeni ve beklenmeyen işlevleri keşfetme ihtimali vardır.

Bu yüzden F5 alanının öngörülemeyen özelliğini açığa çıkaran yaklaşımın bu olması çok da şaşırtıcı değildir: F5 alanındaki nöronların çoğu *bireysel hareketleri* değil *motor eylemleri* (amaca yönelik hareketler) kodlar.[3] Aslında maymun, sağ ya da sol eliyle veya hatta ağzıyla bir parça yiyeceği kavramak gibi bir motor eylem gerçekleştirdiğinde bir-

---

[2] Örneğin *bkz.* Evarts *vd*; Poliakov (1984); Weinrich ve Wise (2001).

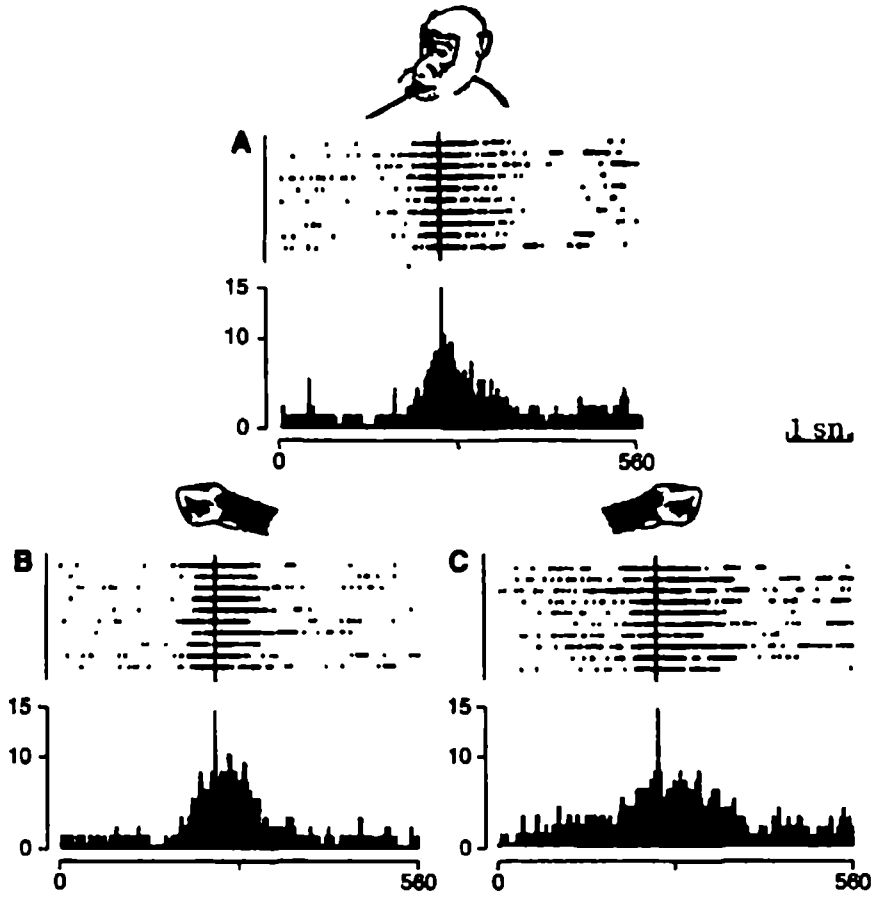
[3] Rizzolatti ve Gentilucci (1988); Rizzolatti *vd* (1988)

çok F5 nöronu etkinleşir. Ayrıca birçok vakada nöronu özel bir motor eylem sırasında etkinleştiren belirli bir hareketin, görünürde bağlantılı olan diğer eylemler sırasında etkinleştirmediği görülmüştür; örneğin işaret parmağını bükme, kavrama sırasında bir nöronu tetiklerken, kaşıma sırasında tetiklememektedir. Bu yüzden bu nöronların etkinliği yalnızca hareket bakımından yeterli olarak tanımlanamaz ama motor eylemlerin etkinliği sınıflandırmanın temel ölçütü olarak alındığında, en yaygınları "el-ve-ağızla-kavrama", "elle-kavrama", "tutma", "ayırma", "elle-hareket-ettirme" ve benzeri eylemler olan özel kategorilere ayrılabilir.

Şekil 2.1, hayvan yiyecek lokmasını ağzıyla (A), karşı taraftaki eliyle (B) ve aynı taraftaki eliyle (C) aldığında ateşlendiği görülen tipik bir "el-ve-ağızla-kavrama" nöronunun davranışını resmetmiştir. Nöron duygusal uyaran gibi yiyecek dışındaki hiçbir uyarana ağzın açılıp kapanması için tepki vermediği gibi hayvan kolunu yiyeceği kavramadan uzattığında veya sadece kendisini rahatsız eden nesneleri ittiğinde de tepki vermemiştir. Bu bulguları özetlemek gerekirse, ağız ve ellerin kavrama dışındaki eylemler sırasında gerçekleştirdiği hareketler, aynı kaslar dahil olmasına rağmen nöronu tetiklememiştir; bilakis nöron, maymun aynı amaçla yiyeceği almak için farklı hareketler gerçekleştirdiğinde de tepki vermemiştir.

Birçok F5 nöronu, kategorisine bakmaksızın, ayrıca elin söz konusu eylemi gerçekleştirmesi için gerekli şekli almasını kodlar, böylece maymunlar hassas tutuşu kullandığında (işaret parmağı ile başparmağın karşı kaşıya gelmesi anlamına gelir ve genelde küçük nesneleri almak için kullanılır) etkinleşen nöronları; maymun nesneyi kavramak için elinin tüm parmaklarını kullandığında etkinleşen nöronları (bu tutuş normalde orta boy nesneler için kullanılır) ve son olarak tutuş gücü olarak da bilinen büyük nesneleri kavramak için tüm elin tutuş pozisyonuna geçmesi sırasında ateşlenen, diğerlerine göre daha nadir olan diğer nöronları buluruz. Örneğin bir küreyi kavramak gibi tüm elin tutuşunu kodlayan

nöronlar (tüm parmaklar tarafından güç kullanılır), baş parmağın gerekli olmadığı silindir kavramayı kodlayanlardan farklıdır.[4]



Şekil 2.1 "El-ve-ağızla-kavrayan" bir F5 nöronu. Tablolar maymun bir parça yiyeceği ağzıyla (A), karşı taraftaki eliyle (B) ve aynı taraftaki eliyle (C) kavradığında meydana gelen nöron etkinliğini göstermektedir. Taramalı kısımlar ve grafikler maymunun yiyeceğe dokunduğu ana göre ayarlanmıştır. Grafikler on deneyin ortalamasını temsil etmektedir. Yatay eksen, aralıklarla ifade edilen zamanı gösterirken (1 aralık = 10 milisaniye), dikey eksen ani artış/aralık oranını göstermektedir (Rizzolatti *vd*'den uyarlanmıştır, 1988).

F5 nöronları belirli tür tutuşlara özel olmalarının yanında, motor eylemin farklı aşamalarında etkinleşirler. Örneğin elle tutuş durumunda parmakların bükülmesi esnasında nöronların yaklaşık üçte biri ateşlenmeye başlarken, kalan üçte ikisi bükmeden önce ateşlenir ve neredeyse tutuş tamamen sağlanana kadar etkinleşmeye devam eder. Bükmeden

[4] Jeannerod *vd* (1995).

önce ateşlenen bu nöronların yaklaşık %50'si parmaklar uzatılırken, diğer yarısıysa herhangi bir gözlemlenebilir uzak hareket başlamadan önce etkinleşir. Bu durum F5 nöronlarının bireysel hareketlere değil, motor eylemlere seçilimsel olarak tepki verdiklerine dair daha fazla kanıt teşkil etmektedir. Aslında tutuş işleminin son aşamasında özellikle etkinleşenler hariç, diğer F5 nöronları (yani toplam F5 nöronlarının yaklaşık %70'i) hem parmaklar uzatılırken (tutuşun ön biçimlenmesi) hem de bükülürken (asıl tutuş) ateşlenir. Bu yüzden etkinleşmelerini ister parmakları uzatmak, isterse bükmek olsun, herhangi özel bir harekete atfetmek zordur.[5]

Görsel-Motor Özellikleri

Önceki bölümde betimlenen *motor* özellikler F5'e özgüdür. Ancak konu hakkındaki en eski araştırmalarda, bu nöronların bir kısmının ayrıca görsel uyarana seçerek tepki verdiği görüldü.[6] Bu yüzden F5 nöronlarının görsel-motor işlevlerini daha detaylı araştırmak amacıyla görsel tepkileri motor tepkilerden ayırmak için tasarlanmış deneysel bir paradigma planlandı.

Akira Murata ve meslektaşları[7] tarafından yürütülen bu deneyde bir maymun farklı geometrik şekil ve boyutlara sahip (bir levha, bir halka, bir küp, bir silindir, bir koni ve bir küre) altı adet katı nesne içeren bir kutunun önüne oturtuldu. Bu nesneler maymuna tek tek ve daima aynı merkezi konumda olacak şekilde gösterildi. Deney üç koşul içermektedir: (A) nesneyi ışıkta kavramak; (B) nesneyi karanlıkta kavramak ve (C) nesneye odaklanmak. İlk koşulda kırmızı/yeşil ışık yayan diyottan (LED) gelen az miktarda kırmızı ışık nesnenin üzerine, nesneyi görünür kılmayacak şekilde yansıtılır. Hayvan bu az miktarda ışığa bakıp daha sonra kutuyu ve içeriğini aydınlatan bir tuşa basmak zorundadır. Maymun tuşu bırakıp nesneyi kavradığı anda LED yeşile döner. İkinci

---

5 Rizzolatti ve Gentilucci (1988).

6 Örneğin *bkz.* Rizzolatti *vd* (1988).

7 Murata *vd* (1997). Ayrıca *bkz.* Rizzolatti *vd* (2000); Gallese (2000).

koşulda hayvan nesneyi gördükten sonra ilk olarak kavrar; daha sonra ışık söndürülür ve sıradaki deneyler karanlıkta gerçekleştirilir. Bu yüzden bu koşulda maymun artık görüşüne güvenemez, bunun yerine nesnenin konumu ve özelliklerine dair önceden edindiği bilgiye başvurması gerekir. Tüm etki ve amaçların ilkiyle aynı olduğu üçüncü koşulda kırmızı LED yeşile döndüğünde maymun tuşu bırakıp, nesneyi kavramaksızın sadece nesneye odaklanmak zorundadır.

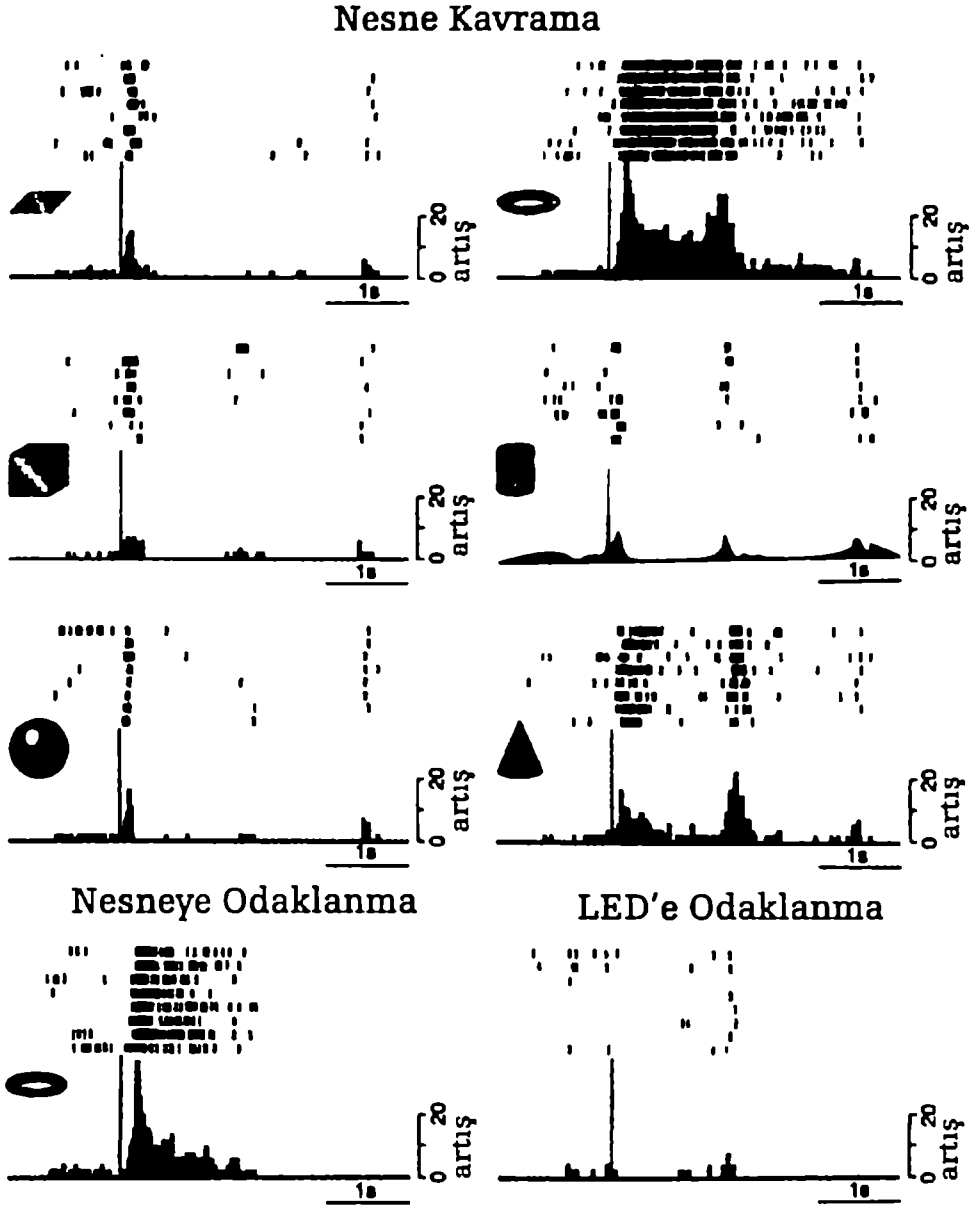
Kaydedilen veriler, bu deneyde araştırılan nöronların %50'sinin yalnızca kavramayla ilgili hareketlerde etkinleşirken (*motor nöronlar*), diğer %50'nin hem görmenin ardından kavramanın geldiği, hem de maymunun sadece nesneye odaklandığı koşulda, büyük oranda nesnenin görünüşüne tepki verdiğini (görsel-motor nöronlar) göstermiştir. İki tür nöronun da üçte ikisi, özel bir tutuş kipi kodlamıştır.

Ne var ki asıl önemli olan motor seçilimi gösteren tüm görsel-motor nöronların ayrıca görsel olarak seçici olmasıdır. Yalnızca diğerlerinin aksine, belirli geometrik katılara odaklanırken daha güçlü bir şekilde etkinleşmekle kalmamışlardır. Bunun yanı sıra (C, nesneye odaklanma) koşulunda ortaya çıkan görsel seçilim ile maymunun sunulan nesneyi kavraması istenen (A) koşulunda bulunanlar aynıdır. Elin tuştan kaldırılmasını gerektiren (C) koşulunda (A)'dan farklı olarak, nesnenin şekli görevin yerine getirilmesiyle alakasız olduğu için bu durum daha bile şaşırtıcıdır. Dahası deneyin üç koşulunda da görsel-motor nöronlarının seçilimsel tepkilerinin bir karşılaştırması, çoğunluğun Şekil 2.2'de resmedilene benzer bir davranış sergilediğini, bunun da belirli tür bir tutuşun motor seçilimiyle, farklı şekil ve boyutlarda olmalarına rağmen motor düzeyde aynı tutuşun kodlandığı nesnelerin görsel seçilimi arasında açık bir örtüşme olduğunu gösterir.

Benzer veriler ayrıca insanlarda da bulundu: fMRI araştırmaları[8] kavranabilir araçların veya nesnelerin normal

[8] *Bkz.* Perani *vd* (1995); Martin *vd* (1996); Grafton *vd* (1997); Chao ve Martin (2000); Binkofski *vd* (1999); Ehrsson *vd* (2000).

deneklerde, hem tutuşa ihtiyaç olduğunda hem de olmadığında, F5'in insan homologu olarak kabul edilen premotor korteks alanını etkinleştirdiğini gösterdi.



Şekil 2.2 F5 görsel-motor nöronunun bir örneği. Şeklin üst kısmı maymun çeşitli nesneleri gözlemlerken ve kavrarken nöronun etkinliğini göstermektedir. Taramalı kısımlar ve grafikler maymunun kolu aşağı ittiği ve nesnenin görünür olduğu ana göre ayarlanmıştır. Nöron halkaya seçilimsel olarak tepki verir: tepki zirvelerinden ilki halkanın görünüşü, ikincisi tutma hareketi sırasında üretilir. Maymunun nesneyi kavramak zorunda olmadan, nesneye odaklandığı deneylerde de halkaya görsel tepki verilir (sol alt tablo). Son olarak sağ alt panelde, nesne olmadan maymunun ışıklı noktaya odaklanması gerektiğinde ortaya çıkan nöron etkinliği gösterilmektedir. (Murata *vd*'den uyarlanmıştır, 1997,1988.)

Bu sonuçlar nasıl yorumlanmalıdır? F5 nöronlarının *motor* sınıflandırmasıyla, bu nöronların bazılarının nesne sunumunda görsel tepkiler verdiği gerçeğini uzlaştırmak nasıl mümkündür? Bu tepkiler nasıl yorumlanmalıdır? Tepkiler maymunun nesneyi alma istemi, hatta isteği olduğunun ifadesi olabilir mi? Veya dikkatle ilgili unsurlara atfedilebilirler mi? Öyle gibi görünmesine rağmen nöronlar nesnelere seçilimsel olarak tepki vermemesi gerektiğinden, varsayımların hiçbiri tatmin edici değildir. İstem ve dikkat, ilgili nesnenin belirli özelliklerinden bağımsız olarak, hâlâ aynıdır. Geriye iki olasılık kalır: tepkiler doğada ya motor ya da görsel olarak değerlendirilmelidir. Ancak motor tepki doğru çözümse, etkin hareket sırasındaki varlığını nasıl açıklayabiliriz?

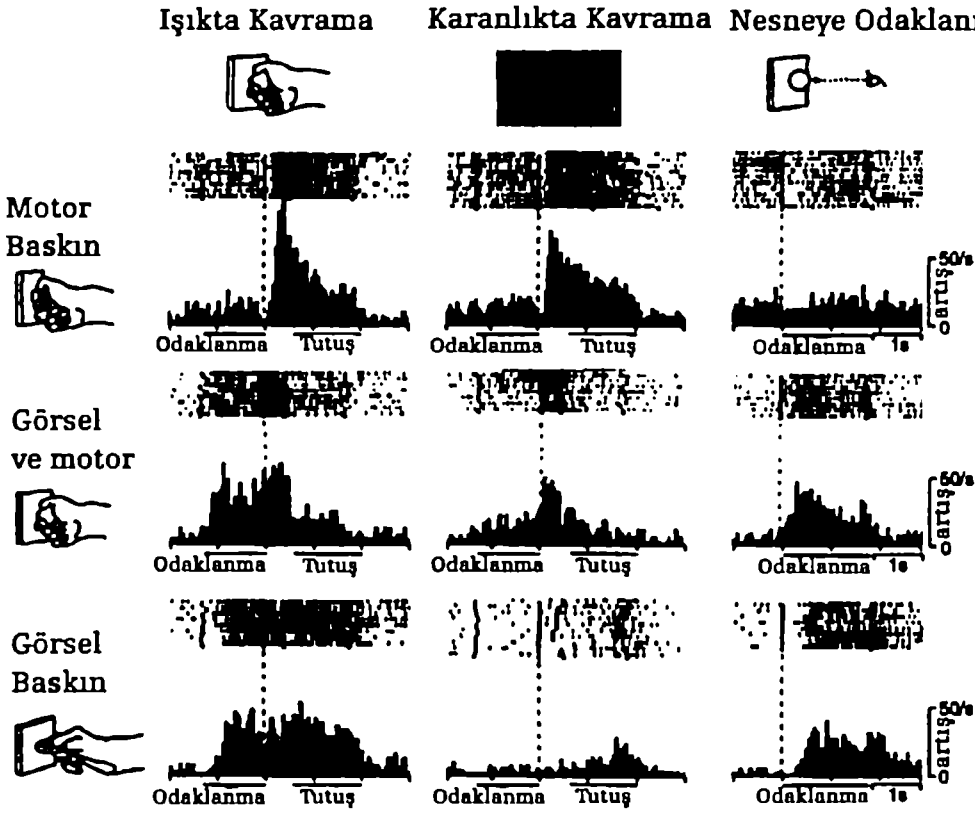
Algı ve hareket kavramlarının nörofizyolojide geleneksel olarak nasıl ele alındığına şüphe düşüren bu soruları incelemeden önce kavrama, tutma, yırtma vb hareketlerde rol alan duyusal-motor dönüşüm mekanizmalarının analizine devam etmemiz gerekir. Anatomik bir bakış açısından bakıldığında F5 alanının nöronları el hareketleri sırasında etkinleşen anterior intraparietal alanla (AIP) yakından ve karşılıklı olarak bağlantılı olduğu akılda tutulmalıdır.

Hideo Sataka ve meslektaşları[9] F5 nöronlarını araştırmak için sonradan benimsenen paradigmaya benzer bir deneysel paradigma kullanarak, (A) ışıkta kavrama; (B) karanlıkta kavrama ve (C) nesneye odaklanma olmak üzere üç koşulda kaydedilen tepkilerle birlikte AIP nöronlarını üç kategoriye ayırmanın mümkün olduğunu gösterdi: *motor baskın, görsel ve motor baskın* ve *görsel baskın*. İlk ikisinin özellikleri F5 motor ve görsel-motor nöronlarının özelliklerine benzerdir: motor baskın nöronlar, (A) ve (B) koşullarında etkinleşirken (C) koşulunda sessiz kalırlar; görsel ve motor nöronlar (A) koşulunda (B) koşuluna göre daha etkindir ve ayrıca (C) koşulunda da etkinleşirlar. Diğer bir yandan F5'te bulunmayan görsel baskın nöronlar (A) ve (C) koşullarında etkinleşirken (B) koşulunda olmazlar.

---

[9] Sakata *vd* (1995).

Murata *vd*[10], farklı geometrik şekil, boyut ve konumlarda olan üç boyutlu nesneler için (A), (B) ve (C) koşullarında etkin olan AIP nöronlarının görsel seçilim durumunu araştırmak için Sakata'nın deneyini kopyaladı. Kaydedilen nöronların neredeyse %70'inin görsel uyarana seçilimsel olarak tepki verdiğini ve bunların önemli bir kısmının yaygın olarak tek bir nesne veya sınırlı sayıda nesneyi kodladığını buldular (Şekil 2.3).



Şekil 2.3 Farklı tür AIP nöron örnekleri. Işıkta kavrama ve nesneye odaklanma koşullarındaki deneysel paradigmalar Şekil 2.2'deki yalnızca kavrama ve odaklamadakilerle aynıdır. Karanlıkta kavrama koşulunda maymunun aydınlatılan bir kutunun içindeki nesneyi görebildiği bir hazırlık deneyi yapılır; daha sonra ışık söndürülür ve sıradaki tüm deneyler karanlıkta yürütülür. Nesneler kalıplar içinde sunulur. Bireysel deneyler ve tepki grafikleri kavrama koşullarındaki "başla" sinyali ve odaklanma koşulundaki görevin başlangıcına göre ayarlanmıştır (Murata *vd*'den uyarlanmıştır, 2000).

Bu nöronların işlevsel özellikleri AIP-F5 devresinin nesne kavramak için gerekli olan görsel-motor dönüşümlerde rol aldığını gösterir. Ancak agranular frontal kortekste diğer

[10] Murata *vd* (2000).

el hareketi temsillerinin olması, bu devrenin düşünüldüğü kadar elzem olmayabileceği ihtimalini ortaya çıkardı. Bunun ardından F5 ve AIP alanlarındaki bazı kısımlarda tersine çevrilebilir etkisizleşmenin etkileri üzerine araştırmalar yapıldı. Bu etkiler, gama-aminobutirik asidi (GABA) etkinleştiren müsimolun mikro-enjeksiyonuyla meydana gelir. Gama-aminobutirik asit (GABA) merkezi sinir sistemindeki en yaygın inhibitör nöro-ileticilerden biridir.

AIP'nin etkisizleştirilmesiyle, çeşitli şekil, boyut ve konumlardaki geometrik şekilleri kavramak için eğitilen maymunlar, özellikle hassas tutuş gerekiyorsa, hasar gören yarımkürenin karşısındaki eli, kavranan nesnenin yapısal özelliklerine göre biçimlendirirken büyük güçlük çektiler. Yalnızca nesnenin yüzeyine dokunup keşfederek parmak hareketlerini tekrar tekrar düzelttikten sonra, nadiren görevi gerçekleştirmeyi başardılar.[11]

F5'in bir kısmının etkisizleştirilmesiyle benzer sonuçlar bulundu. Ancak bu durumda ek olarak, herhangi bir motor bozulmaya neden olmamakla birlikte, hasar alan taraftaki elin önceden şekil almasında belirgin bir eksiklik vardı (Şekil 2.4). Bu yalnızca F5'in el hareketleri üzerinde iki yönlü kontrolü olduğunu değil, ayrıca alanın geçici olarak etkisizleştirilmesinin ardından gelen görsel-motor dönüşüm eksikliklerinin, tek başına motor bozulmadan kaynaklanmadığını gösteriyor.[12]

Kavramayla bağlantılı görsel-motor dönüşümlerinin esas olarak AIP-F5 devrelere dayandığı varsayımı, insan hastaların intraparietal sulkusun lateral kenarının anterior bölgesinde meydana gelen lezyonları takiben ellerini şekillendirmede önemli eksiklikler sergilediğini gösteren birçok araştırma tarafından kanıtlanmış görünmektedir.[13] Bu alan sağlıklı deneklerde nesnenin tutulması veya kullanılmasıyla etkileşen alanın aynısıdır.[14]

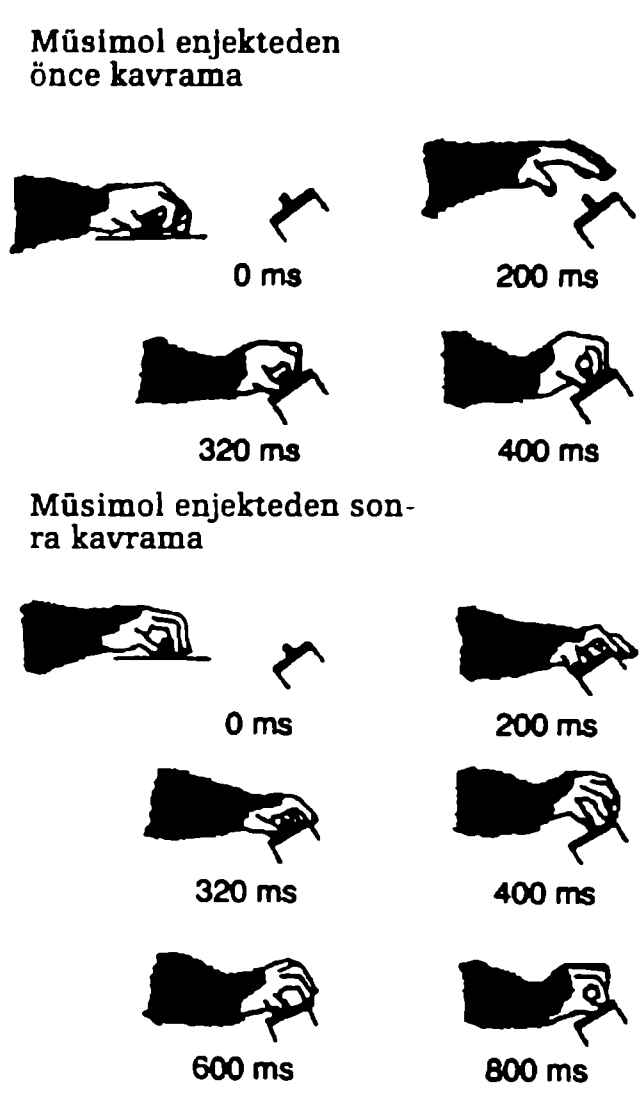
---

[11] *Bkz.* Gallese *vd* (1994).

[12] *Bkz.* Fogassi *vd* (2001).

[13] Binkofski *vd* (1998).

[14] Binkofski *vd* (1999).



Şekil 2.4 F5'in bir kısmının geçici olarak etkinleştirilmesinden önce ve sonra çekilen ve küçük bir nesnenin kavranması ile el şekillendirme aşamalarıyla ilgili olan videodan çizimler. Bu deneysel paradigmada maymun farklı boyut ve şekillerde birtakım nesneler içeren bir kutunun önüne oturtulur; kutunun maymuna dönük olan yanı LCD malzemesindendir. Her bir deney, hayvan kolu çektiğinde başlar. 200 milisaniyeden sonra kutunun maymuna dönük yanı hayvanın içeriği görmesi için saydamlaştırılmıştır. Belirli bir zaman aralığından sonra (1,2 ila 1,8 saniye) kutunun yanı maymunun kutuya uzanıp nesneleri kavrayabilmesi için aşağı indirilir. Her bir çizimin altında gösterilen zaman elin hareket etmeye başladığı anda hesaplanmıştır. (Fogassi *vd*'den uyarlanmıştır, 2001.)

Kavrama Devresi

AIP ve F5 tam olarak nasıl etkileşir? Nöronları görsel bilginin bir eylemi gerçekleştirmek için gerekli olan motor biçime dönüşümünde nasıl bir rol oynar?

Görsel baskın ile görsel ve motor AIP nöronlarının en önemli özelliklerinden birinin, belirli bir üç boyutlu uyarana seçi-

limsel olarak tepki vermeleri olduğunu biliyoruz. Kimi küresel nesnelere, kimi küplere, kimiyse düz nesnelere vs tepki verir. Yıllar önce James J. Gibson tarafından ortaya atılan *olanaklılık* kavramı[15] bu tepkilerin işlevleri bakımından önemini açığa kavuşturmaktadır; Gibson bir nesnenin görsel algısının, bizim bu algıyla olan etkileşimimizi düzenleyen asıl özelliklerin hemen ve otomatik seçilimini vurguladığı görüşünü savunmaktadır. Bunlar "yalnızca soyut fiziksel [veya geometrik] özellikler değildir," aynı zamanda nesnenin kendisini algılayan organizmaya *sunduğu kullanışlı olanakların* cisim bulmuş halidir.[16] Bizim şu bir fincan kahveye geri dönecek olursak, motor sistemimize sunulan görsel sağlayıcılar bu durumda kulp, fincanın gövdesi, bardak ağzı vs ile ilgilidir. Fincanı görür görmez bu sağlayıcılar seçilimsel olarak AIP nöron gruplarını etkinleştirir. İşte o zaman görsel bilgi artık bireysel *olanaklılıkları* değil, onlara benzeyen *motor eylemleri* kodlayan F5 görsel-motor nöronlarına aktarılır. Bu yolla görsel bilgi motor bilgiye tercüme edilir ve bu biçimiyle eylemin gerçekleştirmesi için F1 alanına ve çeşitli subkortikal merkezlere gönderilir.

Şu anda etkin tutma, kavrama gibi eylemlere yol açan motor tepkilerin nesnelerin görsel özellikleriyle adım adım nasıl eşleştiğini açıklayan bir deneysel veri mevcut değildir. Ancak çok erken yaşlardan başlayarak nesnelerin belirli özelliklerini, onlarla en etkin şekilde etkileşmemizi sağlayan motor eylemlerle ilişkilendiriyor olmamız muhtemeldir. F5'e ulaşan görsel bilginin biraz farklı olduğu doğrudur; fakat zaman içinde geri bildirim devreleri aracılığıyla yalnızca yeterli motor davranış oluşturmamızı sağlayanlar geriye kalacaktır. Farklı tür motor eylemleri, nesne sağlayıcılar olmak üzere, nesnelerle ilgili belirli görsel özelliklerle nasıl birleştireceğimizi keşfettiğimizde, motor sistemimiz (kahvemizi almamız dahil) gerekli tüm eylemleri gerçekleştirebilecektir.

Ne var ki hâlâ açığa kavuşmayan bir nokta vardır. Kahvemiz gibi birçok nesne birden çok *olanaklılığa* sahiptir.

---

[15] Gibson (1979).

[16] Ibidem, s. 206.

Bu nesneleri gördüğümüzde her biri belirli bir *olanaklılık* kodlayacak birden çok nöral AIP kitlesi tetiklenecektir. Bu *eylem önerileri* büyük ihtimalle F5'e gönderilerek *potansiyel motor eylemler* olarak tanımlanabilecek şeyi tetikleyecektir. Artık nasıl eyleme geçileceği seçeneği yalnızca söz konusu nesnenin yapısal özelliklerine değil (şekli, boyutu ve konumu), ayrıca onunla ne yapmayı planladığımıza, işlevlerine vs'ye de bağlıdır. Bir kez daha kahvemize dönecek olursak içmemize, yıkamamıza veya sadece yerini değiştirmemize bağlı olarak fincanı farklı şekilde kavrarız. Dahası fincanı tutuşumuz parmaklarımızı yakmaktan korkup korkmadığımız veya fincanın etrafında başka nesneler olup olmadığına göre de değişir; ayrıca geleneklerimiz, alışkanlıklarımız ve belirli toplumsal kurallara bağlı kalma eğilimlerimiz vb de tutuşumuzu etkileyecektir.

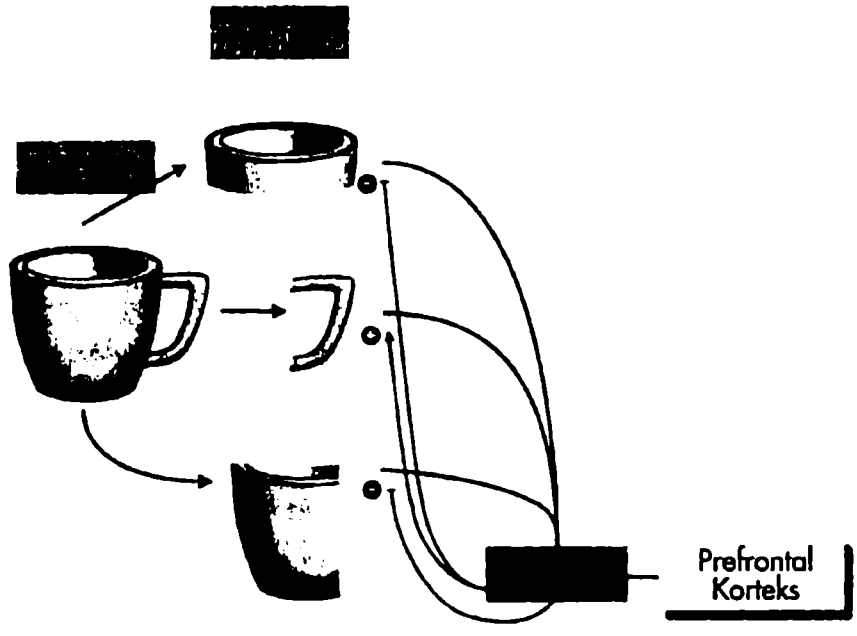
Kavrama gibi eylemleri destekleyen kortikal mekanizmaların analizi, doğada daha güdüsel veya karara bağlı olabilecek ve AIP-F5 devresiyle beraber prefrontal lob, inferior temporal lob (IT) ve singulat korteksteki diğer alanları da içeren bu tür bilgilerin detaylandırılmasının altında yatan süreci de hesaba katmalıdır. Bilhassa frontal lob ve singulat korteksin alanlarının, neyin neden yapıldığına (örneğin fincanın kahveyi içmek için mi, yoksa yerinden oynatılmak için mi kavrandığına) bağlı olarak hangi tür tutuşun kullanılacağı gibi kararlarda önemli bir rol oynadığı düşünülmektedir.

Bu kararın esas olarak nerede meydana geldiğiyle ilgili iki çizgi vardır. Bazı yazarlara göre F5'te meydana gelmektedir.[17] Bu alanda AIP'nin sağladığı bilgi tarafından belirtilen (Şekil 2.5) birçok potansiyel motor eylem arasından uygun motor eylem seçilir. Ancak diğerleri frontal lob ile F5 arasındaki doğrudan bağlantıların biraz zayıf olduğunu ileri sürmüştür.[18] Ancak artık bir süredir AIP de dahil inferior parietal lob ile prefrontal korteks arasında güçlü bir bağlantı

[17] Örneğin *bkz.* Fagg ve Arbib

[18] Örneğin *bkz.* Rizzolatti ve Luppino (2001).

olduğu kabul edilmektedir.[19] Bu yüzden kararların F5'te değil, AIP'de verildiği ve motor eylemlerle değil *olanaklılıklarla* ilgili olduğu doğru olabilir. Diğer bir deyişle tek bir sağlayıcı hakkındaki elde edilen bilgiye dayanarak F5 hangisinin en uygun motor eylem olduğuna karar verir.



Şekil 2.5 Birisi kahve fincanını kavradığında gerçekleşen AIP-F5 etkileşimlerinin şematik temsili. AIP: anterior intraparietal alan; IT: inferotemporal korteks,PIP: AIP ile bağlantılı posterior parietal alanlar. Resimde AIP'nin nesnelerin fiziksel özellikleri (PIP'den gelen görsel bilgi) ve anlamlarına (IT'nin gönderdiği bilgi) göre onlardan görsel olanaklılık çıkardığını ve F5'deki potansiyel motor eylemleri (kavrama eylemlerini) aktive ettiğini gösteriyor. Aracının (prefrontal korteksin gönderdiği bilgi) maksatlarına göre F5 bir motor eylem seçerek (bu durumda fincan kulbunun hassasiyet tutuşuyla kavranması), bu seçimi AIP'ye iletir. Bu sırada uygun olanaklılıkları (+ ile biten kırmızı çizgi) vurgulayarak, diğer olanaklılıkları (- ile biten kırmızı çizgiler) baskılar. Potansiyel motor eylemin (F5'de kodlanan) gerçekleşen bir eyleme dönüşmesi için mesiyal kortikal alanların müdahale etmesi gerekir.

Motivasyonel seçim nesneyi tanımamız sayesinde sağlanmış ve birleştirilmiştir. Örneğin bir kurşun kalem ve bir işaretleyici benzer sağlayıcılara sahiptir, ama bir kurşun kalemi (yazmaya ihtiyaç duyduğumuzda) bir derz kalemini tuttuğumuzdan farklı bir şekilde tutarız. Bu kurşun kalemi tanıdığımızı ve derz kaleminden ayırabildiğimizi gösterir.

[19] Petrides ve Pandya (1984).

Daha sonra göreceğimiz gibi nesnelerin tanımlanması için gerekli özelliklerin kodlanması inferior temporal lobda gerçekleşir. Haliyle AIP'ye bu lob tarafından gönderilen bilgi büyük olasılıkla, kullanılacak en uygun kavramanın seçiminde değerlendirilecek, motivasyonel yönün çok daha ötesinde, başka bir unsurdur.

Görsel Akımlar

Posterior parietal korteksin görsel olarak yönlendirilen eylemlerin gerçekleşmesi için gerekli duyusal–motor dönüşümlerde çok önemli bir rol oynadığı kavramı, diğerlerinin yanı sıra 1990'ların başında Melvyn Goodale ve David Milner tarafından önerilen iki görsel sistem modelinde de ortaya çıkan temel bir çıkarımdır.[20]

On yıl önce Leslie Ungerleider ve Mortimer Mishkin,[21] David Ingle,[22] Colwyn B. Trevarthen[23] ve Gerald R. Schneider[24] tarafından ortaya koyulan görsel düzenlemeyle ilgili önemli fikirler ve her şeyin ötesinde maymunlardaki beyin lezyonlarından kendileri elde ettikleri veriler temelinde zaten iki görsel sistem modelini öne sürmüştü. Birincil görsel korteksteki (17. alan veya V1) bilgiyi daha yüksek merkezlere taşıyan iki akım olduğunu savunmuşlardır. Dorsal konumda olan birincisi (*dorsal akım*) parietal lobda son bulur ve nesnelerin yerini belirlemekten sorumludur. Bu akım ayrıca *konum akımı* olarak da bilinir. Ventral konumda olan ikincisi (*ventral akım*) temporal lobda son bulur ve nesnelerin biçimsel özelliklerinin tanınmasını düzenler. Ayrıca *nesne akımı* olarak da bilinir.

Milner ve Goodale[25] görsel sistemin işlevsel olarak farklı iki sistem içerdiği fikrini kabul etmiş fakat işlevlerinin daha önce öne sürülenden farklı olduğunu savunmuşlardır. Oksipital-temporal lobda çok sayıda lezyondan mustarip olan bir

---

20 Goodale ve Milner (1992).

21 Ungerleider ve Mishkin (1982).

22 Ingle (1967; 1973).

23 Trevarthen (1968).

24 Schneider (1969).

25 Milner ve Goodale (1995).

hasta (DF) üzerinde yapılan bir dizi ustaca deney aracılığıyla DF'nin temel görsel özelliklerine (örneğin görüş keskinliği) ilişkin göreceli olarak normal görüşe sahip olduğunu, ancak en temel geometrik biçimleri bile ayırt etmekten tamamen mahrum olduğunu göstermiştir.

Bu vakanın ilginç yanı, DF'nin biçimleri ayırt etme yeteneği kötü bir şekilde zarar görmüş olsa da, nesnelerle etkileşim kurabilme becerisidir. Sopa kavrama eylemi son derece karmaşık motor dinamiklerinin uyarlanmasını gerektirmesine rağmen, top, hatta sopa gibi günlük nesneleri mükemmel bir şekilde tutabilmektedir.

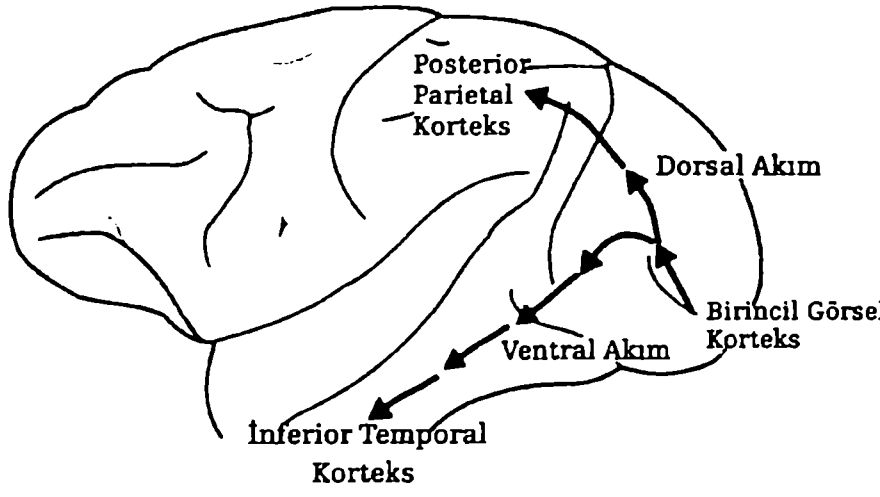
Belirli deneysel koşullarda eylemlerinin farkında olmadan hareket edebilen sağlıklı deneklerden elde edilen veri ve gözlemler ışığında, Milner ve Goodale iki akım arasındaki temel farkın Ungerleider ve Mishkin'in düşündüğü gibi görsel bilgi işleminin sağladığı algı türü (*mekân* yerine *nesne*) değil, bu bilginin üst merkezlerde kullanılması olduğunu öne sürmüştür. Ventral akım uyaranı almak için gerekli bilgiyi, dorsal akım eyleminin kontrol edilmesi için gereken bilgiyi iletir. Marc Jeannerod[26] işlenen bilginin hem "anlamsal", hem de "edimsel" olabileceğini ileri sürerek, aynı dönemde benzer bir kuram ortaya atmıştır. Ventral akıma ait olan anlamsallık dış dünyanın bilinçli bir şekilde algılanmasını sağlarken, dorsal akıma özgü edimsel olma motor programlamaya adanmıştır.

Takdir hiç şüphesiz tek parçalı görsel korteks kavramını, görsel kortekse motor ve algısal işlevler kazandırarak yıkan Goodale ve Milner'a ait olmakla birlikte, bölünme önerileri hem parietal lobun işlevsel karmaşıklığı, hem de lezyon sonucu oluşan klinik düzen için geçerli olamayacak kadar katıdır. Ayrıca algı ve eylemin tamamen ayrı olduğu merkez varsayımı algıyı görsel özelliklerin yalnızca ikonik bir temsiline ve eylemi duyusal-motor dönüşümün bağlantılı kontrol işlemlerine indirger.[27]

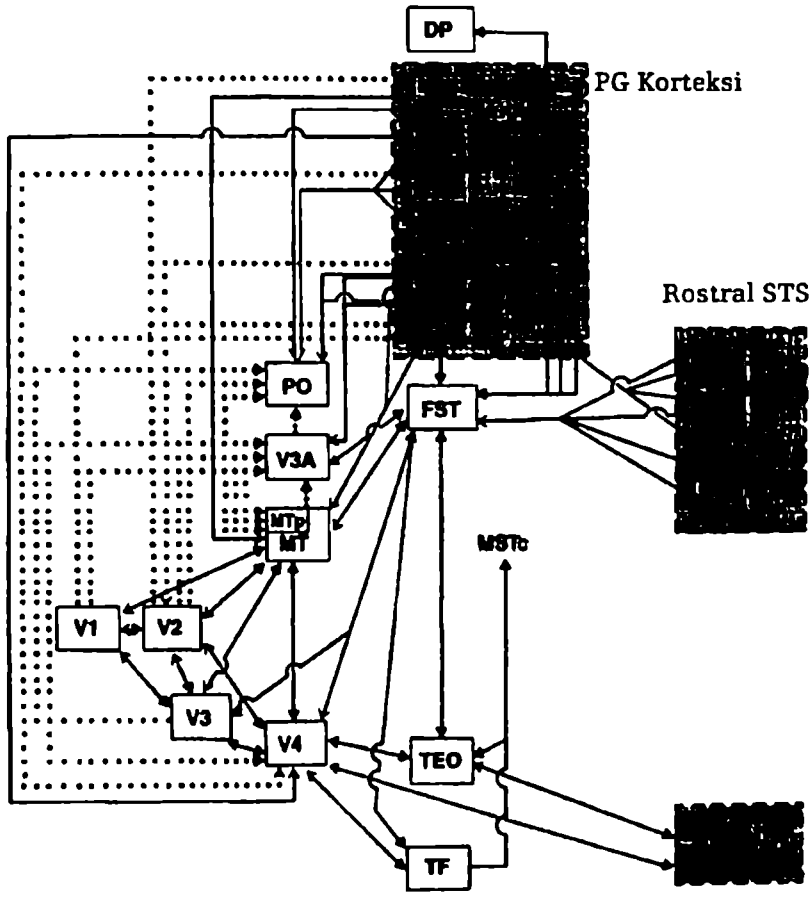
---

[26] Jeannerod (1994). Bu modelin daha gelişmiş bir türü için *bkz.* Jacob ve Jeannerod (2003) ve ayrıca Jeannerod (2006).

[27] Goodale-Milner modelinin eleştirel bir incelemesi Gallese *vd*'de (1999) bulunabilir.



Şekil 2.6 Leslie Ungerleider ve Mortimer Mishkin tarafından önerilen modele göre iki görsel akımın anatomik düzeninin şematik temsili. Ventral akım (*nesne akımı*) V4'te ortalanmıştır ve V1'i inferior temporal kortekse (IT) bağlarken, dorsal akım (*konum akımı*) medial-temporal (MT) alanda ortalanmıştır ve birincil görsel alanı (V1) posterior parietal korteksin alanlarına bağlar. David Milner ve Melvyn Goodale'in önerdiği model ventral akım bakımından Ungerleider ve Mishkin'inkiyle uyumludur ama dorsal sistemin görsel bilginin, *nerede*'den değil (uzam algısı), *nasıl*'dan (yani eylemleri kontrol eden bilgiyle) sorumlu olduğunu savunur.



Şekil 2.7 İki akımın görsel alanlarını detaylı bir şekilde gösteren diyagram (Ungerleider, Mishkin'den uyarlandı, 1982).

Goodale-Milner modeli, genelde sağ inferior parietal lobçuk hasar aldığında ortaya çıkan nörolojik bir sendrom olan "ihmal" konusunda zayıf kalmaktadır. İhmalden mustarip hastalar kontralateral uzamdan gelen uyaranı alamazlar.[28] Örneğin deneyi gerçekleştiren kişi hastalarla sağ ellerinin olduğu taraftan konuşursa, hastalar normal olarak cevap verir ama eğer sol ellerinin olduğu tarafa geçer ve konuşursa, hastalar ya deneyi gerçekleştiren kişiyi görmezden gelir ya da sağ taraflarında bir ses kaynağı ararlar. Tabaklarının sol tarafındaki yiyeceği yok sayarlar ve eğer bir resmin aynısını yapmaları istenirse, sağ tarafı kopyalayıp sol tarafı tamamen yok sayarlar. Kısacası ihmalden mustarip hastalar lezyonun karşı tarafındaki uzamı "kaybeder" veya Ennio De Renzi'ye göre uzamları "budanmıştır."[29] Bu yüzden dorsal akımın, uzamın hareketleri kontrol etme eyleminin sahasını kısıtlamadığı açıktır; ayrıca örneğin uzamın temsiliyle bağlantılı algı işlemlerinde de rol oynar (*bkz.* Bölüm 3).

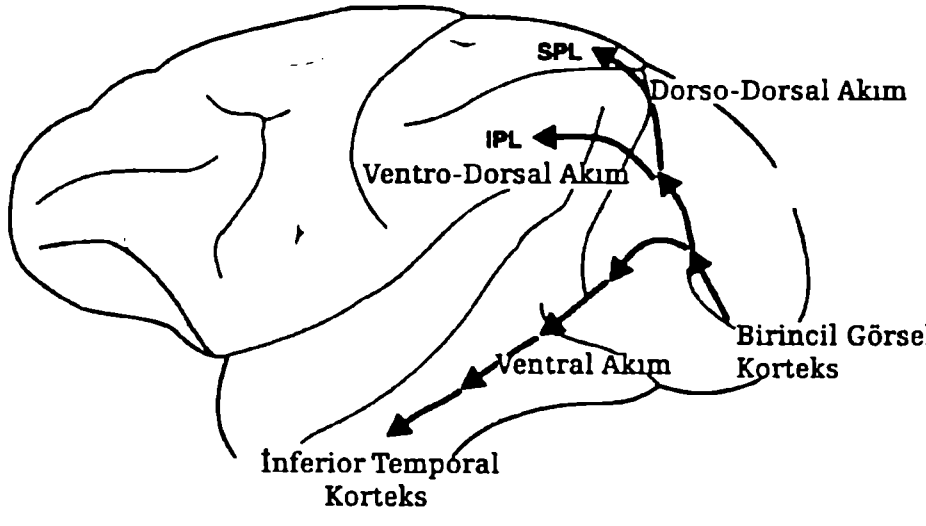
Bu klinik değerlendirmeler mutlaka anatomiyle ilgili verilerle birleştirilmelidir. Superior (SPL) ve inferior (IPL) parietal lobçukların anatomik bölümlenmesinin yüksek düzeyde olduğundan ve motor sistemin anatomik ve işlevsel yapısını anlamak için frontal parietal bağlantı analizlerinin öneminden daha önce bahsetmiştik. Eğer görsel bilgiyi işleyen ve ileten devreleri değerlendirecek olursak, dorsal akımın Ungerleider-Mishkin ve Goodale-Milner modellerinin ona atfettiğinden çok daha karmaşık bir dolaşımı olduğunu görebiliriz. Kısa süre önce elde edilen anatomik ve işlevsel bilgilere göre bu akım iki ayrı alt-akıma ayrılabilir: *ventral-dorsal akım* ve *dorsal-dorsal akım* (Şekil 2.8).

Ventral-dorsal akımın işlem ve dağıtım merkezi, daha önce de gördüğümüz gibi dorsal görsel sistemin düğüm noktası sayılan MT/V5 alanıyken, dorsal-dorsal akımın merkezi V6'da bulunmuştur (Şekil 2.9). MT/V5 ve V6 dorsal akımdaki paylarını doğrular nitelikte ortak işlevsel özelliklere sahip-

[28] Bisiach ve Vallar (2000).

[29] De Renzi (1982).

tir.[30] Ancak faaliyetleri oldukça farklıdır: MT/V5 esas olarak inferior parietal lobçuktaki (IPL) alanlara uzanırken, V6 superior parietal lobçuk (SPL) için ana bilgi kaynağıdır. Dahası son zamanlarda yapılan deneyler IPL'nin superior temporal sulkusta (STS), özellikle superior polisensorial temporal alan (STP) olarak bilinen bölgede kodlanan, çoğunlukla uzam ve biyolojik hareketlerle ilgili çok kapsamlı görsel bilgiye sahip olduğunu, SPL içinse böyle bir durum olmadığını göstermiştir.[31]



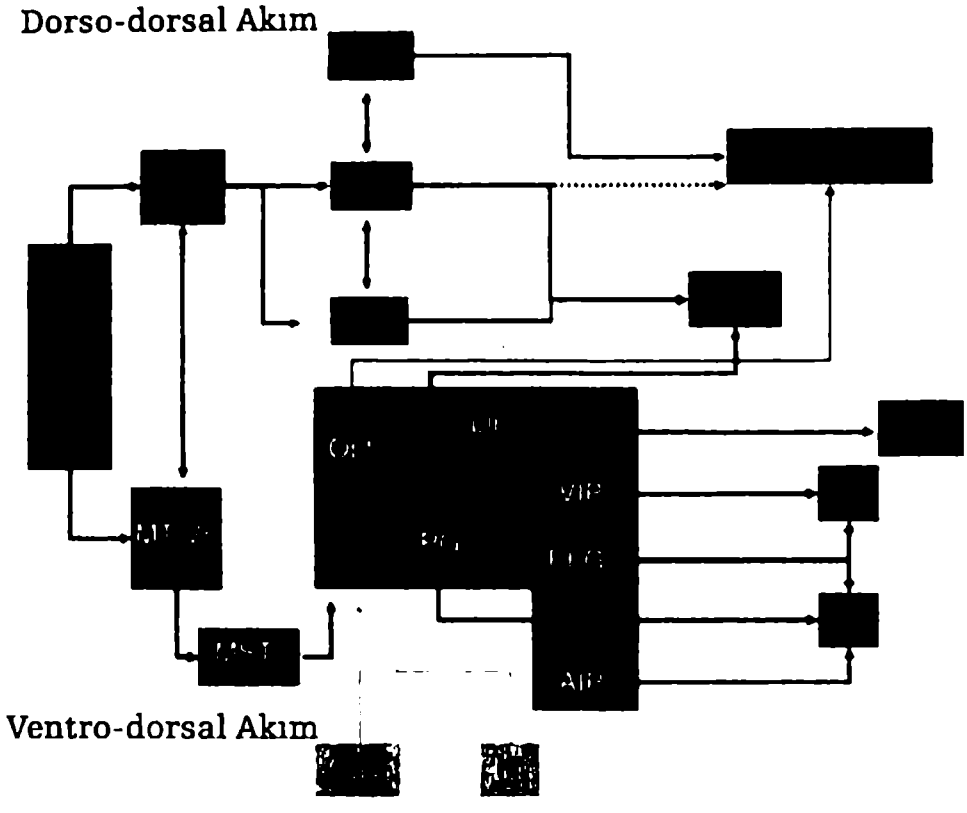
Şekil 2.8 Maymun beynindeki üç görsel akım. Ventral akım önce gelen modellerde gösterildiği gibidir (*bkz.* Şekil 2.6) ama dorsal sistem inferior parietal lobçukta (IPL) son bulan ventro-dorsal akım ile superior parietal lobçukta (SPL) son bulan dorso-dorsal akım olarak ikiye ayrılır.

Bu yüzden dorsal akımın bir bütün olarak, tek bir işlevsel sınıflandırma sisteminde ayrılması mümkün değildir; dorso-dorsal akım yalnızca –veya neredeyse yalnızca– Milner-Goodale'in ileri sürdüğü bağlantılı kontrol özellikleri aracılığıyla motor etkinliğinin düzenlenmesinde rol oynar. Ventro-dorsal akım ve inferior parietal lobçuk ise eylemleri kontrol etmekten çok daha fazlasını yapmakta olup, algı nesnelerinin doğasıyla mı (Ungerleider ve Mishkin tarafından önerildiği gibi *nesneye* karşı *uzam*), yoksa bilginin nasıl kul-

[30] *Bkz.* Galletti *vd* (1999; 2001); Gamberoni *vd* (2002).

[31] *Bkz.* Rizzolatti ve Matelli (2003).

lanıldığıyla mı (Goodale-Milner modelinde olduğu gibi *algı için görüş* veya *eylem için görüş*) ilgili olduğuna bakmaksızın, her tür basit ikilemin üstesinden gelen çok çeşitli motor-algısal işlevler gösterir.



Şekil 2.9 İki dorsal akımın anatomik bağlantılarını gösteren diyagram. Üst kısım: dorso-dorsal akım (gri kutucuklar); alt kısım: ventro-dorsal akım (yeşil kutucuklar). Ventro-dorsal akım superior temporal sulkus (STS) ve inferotemporal lob (IT) içinde yer alan farklı alanlardan (sarı kutucuklar) girdiler alır.

Eylem Sözlüğü

İlerleyen bölümlerde çeşitli duyusal-motor etkileşim mekanizmalarını ve algı ile eylem arasındaki bağlantıyı daha detaylı olarak inceleyeceğiz. Ancak şimdi, dorsal denen akımın anatomik ve işlevsel düzenlenmesiyle ilgili yapılan değerlendirmeler ışığında özellikle dikkat çekici oldukları için anterior parietal alan (AIP) ve F5 nöronlarının özelliklerini analiz ederken ucunu açık bıraktığımız noktaya geri dönmemiz gerekiyor.

Daha önce gördüğümüz gibi tek F5 nöronunun kaydedilmesinden ortaya çıkan en şaşırtıcı husus, belirli motor eylemler (kavrama, tutma, yırtma vb) ve bu eylemler içinde belirli uygulama kipleri ve etkinleşme süreleri için seçilim göstermeleriydi. Bu F5'in, *sözcüklerin* nöron topluluklarıyla temsil edildiği bir tür *sözlüğe* sahip olduğu varsayımını beraberinde getirir. Bunların bazıları genel eylem amacı (tutma, kavrama, kırma vb) taşırken, bazılarıysa belirli bir motor eylemin gerçekleşebileceği yöntemi (hassas tutuşu, parmak hassasiyeti vb) işaret etmekteydi. Son olarak temel hareketlerde (elin açılması ve kapanması), motor eylemin zamansal bölümlenmesini belirleyen bir grup vardı.

F5'in motor eylemlerin sözlüğü açısından yorumlanması, işlevine dair önemli imalarda bulunur. İlk olarak belirli motor eylemleri kodlayan nöronlar kavramı nesnelerle günlük etkileşimlerimizin neredeyse her seferinde aynı şekilde gerçekleşme sebebini açıklar. Gelin yine kahvemize dönelim; birçok farklı yolla tutulabilecekken, biz yalnızca belirli yolları kullanırız. Örneğin kulpu kavramak için asla orta ve yüzük parmaklarımızı kullanmayız. Bu büyük ihtimalle çocukluğumuza kadar uzanan öğrenme mekanizmaları yüzünden böyledir ve sonuç olarak daha etkin motor eylemler kodlayan F5 nöronlarının seçilimine neden olan kavrama başarısına ("motor takviye") dayanır. İkinci olarak, bir sözlük bu eylemler ile AIP nöronları tarafından elde edilen olanaklılıklar arasındaki bağlantıyı düzenler. Son olarak motor sisteme, geleneksel olarak duyusal sistemlere atfedilen bilişsel işlevlerin temelinde olan bir eylem "repertuarı" sağlar. Bu ileriki bölümlerde daha detaylı olarak açıklanacaktır.

Az önce yukarıda tarif ettiğimiz, F5 nöronlarının motor özellikleriyle ilgilidir. Ancak bu nöronların belirli bir yüzdesinin, motor tepkiler (tutuş biçimi) ile görsel tepkiler (nesnenin şekil, boyut ve konumu) arasındaki yüksek düzeydeki uyumu gösterir nitelikte, hem eylemin asıl gerçekleştirildiği sırada *hem de* nesne gözlemlenirken etkinleştiğini biliyoruz. Nesnenin yalnızca gözlemlendiği ve eylemin söz konusu

olmadığı koşullarda kaydedilen tepkiler anında, devamlı ve belirlidir; bu onların tamamen görsel olarak yorumlanmasını sağlar. Ne var ki bu koşullarda etkinleşen aynı nöronlar, aydınlıkta veya karanlıkta eyleme geçtiğinde de etkinleşir; bu durum "motor" nöronlar olarak sınıflandırılmalarını doğrular niteliktedir.

Bu nöronların davranışlarına getirilebilecek tek mümkün açıklama, hem görsel hem de motor tepkilerin aynı işlevsel anlama sahip olduğudur. Başka bir deyişle maymun belirli bir nesneyle (yiyecek veya geometrik kalıplar) etkileşime girdiğinde veya yalnızca nesneyi gözlemlerken F5 görsel-motor nöronlar tarafından diğer merkezlere gönderilen mesajlar aynıdır. Bir eylem gerçekleştirilirken nöronun etkinleşmesi "bunu hassas tutuşla al" gibi bir motor emirin etkinleşmesini temsil eder. Peki ama işin içinde hiçbir eylem yoksa ve yalnızca gözlem varsa ne olur? Eğer nöron bu koşulda da aynı şekilde ateşleniyorsa, bu etkinlik hayvan hareket ettiğinde gönderilen mesajla bire bir aynı ama açık eylemi belirlemek yerine *potansiyel aşamada* kalan bir mesaj iletmelidir. Maymun belirli bir nesneye her baktığında bu otomatik olarak gerçekleşir. Eğer gerçek bir eylem gerekliyse, prefrontal lobdan güçlü girdiler alan ve motor davranışı modüle edebilen F6 gibi diğer alanlar işleve dahil edilmelidir. Ancak kontrol veya uygulama mekanizmalarıyla dikkatimizin dağılmasına müsaade etmemeliyiz; biz burada hiçbir belirgin eylem amacı olmadığında bile motor eylem sözlüğe atfedilen işlevlerle ilgileniyoruz.

Kavrama gibi potansiyel bir motor eylemin çağrışımı aslında çeşitli hareketlerin gerçekleştirilmesi için gerekli parametrelerin özellikleriyle açıklanamaz. Asıl sahip olduğu şey görsel-motor ihtimalleriyle bilinen belirli türdeki bir nesneye referanstır.[32]

Bir kez daha sadık kahvemiz mükemmel bir örnek teşkil ediyor: Duyusal bilginin fincan kulpunun şekline, boyutuna ve konumuna, bardak ağzına vs göre detaylandırılması fin-

[32] *Bkz.* Livet (1997)

canı kaldırmayı sağlayan bir dizi hareketi (eli şekillendirenlerden başlayarak) işaret ederek, kavrama türünün seçilimi işlemi için gereklidir. Amacımızda başarıya ulaşmamız veya başarısız olmamız, ilgili bireysel motor işlemleri gerçekleştirme ve kontrol etme becerimiz gibi birçok unsura bağlıdır ama bu durum fincanın ilişki doğası göz önüne alındığında etkinleştirdiği motor düzeni tanımlayan ve bu düzen tarafından tanımlanan *sanal bir eylem kutbu* olarak her iki durumda da işe yaradığı gerçeğini değiştirmez.

Görsel-motor F5 ve AIP nöronlarının hem uygulamaya yönelik (bir nesneyi kavrama) hem de gözlem sırasındaki nesne sunumuna tepki verdiği bulgusu ilgili nesnenin her iki koşulda da aynı biçimde kodlandığını göstermektedir. Diğer bir deyişle fincanın görüntüsü, nesneyi gerçekten alıp almadığımıza bakmaksızın, fincanı iki parmakla vs ile kulpundan kavranacak bir şey olarak niteleyen ve böylece onu etrafını saran motor fırsatların içinde tanımlayan, eylemin başlangıcı niteliğindeki bir biçimi, deyim yerindeyse kollara bir çağrıdır.

Önceki sayfalarda tanımlanan modele geri dönecek olursak, AIP'de yapılan görsel girdilerin seçiliminin ve uyumlu potansiyel motor eylemlerin F5'teki etkinleşmesi yalnızca motor sistemin yönetimsel alanlarına yöneltilen emirlerin temelinde yer almaz, ayrıca kavrayış türü ile nesne türü arasındaki ilişkiyi oluşturur. Bu ilişki başarılı olursa, AIP-F5 devresi tarafından inşa edilen bağlantılar yalnızca görsel uyarana verilen uygun tepkilerin etkinliğini düzenlemez, ayrıca nesneleri olası eylemler bakımından sınıflandırır.

Bu tür bir sınıflandırmanın bebeklerin yaşamlarının ilk aylarında yaptığı nesne sınıflandırmasında büyük ihtimalle kritik bir rol oynadığını dikkate almak gerekir. Nesneleri anlamsal olarak tanımadan önce, onları sunulan motor olanaklara göre *küçük* ya da *büyük*, *eğik* ya da *düz* vs olarak sınıflandırırlar. Bu sınıflandırmanın nesne anlambiliminin kaynağını sağlayan geç görsel deneyimin oluştuğu iskeleyi de içermesi olasıdır.[33]

[33] *Bkz.* Rizzolatti ve Gallese (1997).

Ellerle Görmek

"Dokunmak için bakarız ve baktığımız için dokunabiliriz" sözleri neredeyse yüz yıl önce George Herbert Mead tarafından algının "göz gibi bir organın el gibi bir organ tarafından veya tam tersi şekilde devamlı kontrolü olmadan"[34] mümkün olmayacağını vurgulamak için kullanılmıştır. Bu karşılıklı kontrol olmadan kahvemizi kavramamız mümkün olmazdı. Ancak AIP-F5 nöronları tarafından işletilen görsel-motor dönüşümlerin analizi, eli yönlendireni görmenin ayrıca (ve en önemlisi) nesnenin eyleme yönelik birtakım belirli davetler olarak, anında kodlandığı elle görme olduğunu belirtmiştir.[35] AIP-F5 nöronlarının görsel ve motor seçilimi arasındaki uyum esasen, eylemin asıl uygulanmasını ve bağımsız olarak daha sonrasını düzenleyecek parametrelere bakmaksızın, açığa çıkarılmış potansiyel motor eylemlerin nesneye öbür türlü sahip olamayacağı bir "anlam" bağışlayarak, "görülen" nesneyi *şu* veya *bu şekilde*, *şu* veya *bu tutuşla* kavranabilir vs olarak nasıl sınıflandırdığını göstermektedir.[36] Diğer bir deyişle bu nöronlar uyaranın duyusal yönündense bireye ilettiği anlama yanıt vermektedir ve anlama tepki vermek tam anlamıyla "*anlamak*" denildiğinde kastedilen şeydir.[37]

Doğasında "pragmatik" olan bu "anlamanın", yalnızca *elle tutulabilir bir nesne* olmayıp, *bir fincan kahve* olarak tanımlanacak ve belirlenecek olan nesnenin anlamsal temsiline kendi başına karar vermediğine şüphe yoktur.[38] F5 ve AIP nöronları nesnenin yalnızca belirli özelliklerine tepki verir (şekil, boyut, konum vs) ve özellikleri görsel sağlayıcı ve potansiyel motor eylem sistemleri olarak ele alındığından bu nöronların seçilimleri önemlidir. Diğer bir yandan inferior temporal kortekste bulunan ve profilleri, renkleri ve dokuları kodlayan bu nöronlar, bir zamanlar belleğe adanan

---

[34] Mead (1907, s.388).

[35] *Bkz.* Mead (1938, s. 23-25).

[36] Gallese (2000, s. 31).

[37] Petit (1999, s. 239).

[38] *Bkz.* Jeannerod (1994; 1997).

görselleri, seçilmiş bilgiye dönüştürerek, nesnelerin görsel özelliklerini tanımlamamızı sağlar.

Bu değerlendirmelerden sonra hâlâ *ventral* ve *dorsal* akım arasındaki anatomik ayrımın *algı için görme* ve *görme için eylem* arasındaki işlevsel ayrıma karşılık geldiğini savunmak mümkün müdür? Bize göre değildir; en azından *algı* nesnelerinin ikonik bir temsiline, nesnenin tanımına ve *eylem, nesnenin* kendisiyle herhangi bir ilişkisi olmayan salt hareket kontrolüne indirgenmedikçe mümkün olamaz.

Hiçbir şekilde inferior temporal korteks alanlarının (ventral akım) nesneleri sınıflandırma görevine (diğer bir deyişle, tanınması ve kavramsallaştırılmasına) katkılarını reddetmeyi istemeyiz. Amacımız daha ziyade motor sistemin işlevinin, hareketlerin yönetim ve kontrolüyle sınırlı olmadığını ve AIP-F5 devresinde bulunan motor sözlüğünün, kavrama gibi basit eylemlerde bile algı ile eylem arasındaki devamlı etkileşimi gerektirdiğini vurgulamaktır. Ancak bu etkileşim her ne kadar "pragmatik"[39] olsa da nesnelerin hissini oluşturmada belirleyici bir rol oynamaktadır; o olmadan sözde "yüksek düzey" bilişsel işlevlerin çoğu gerçekleşemez.

F5 ve AIP nöronlarının davranışı bu yüzden Roger Sperry ("algı esas olarak tepkinin açık bir hazırlığıdır"[40]) tarafından belirtilen doğrultudaki algı kavramını yeniden nitelendirmemize ve Maurice Merleau-Ponty'nin sözleriyle "orijinal ve belki de *birincil* olarak tanımlanması gereken dünyaya ve nesneye erişme yolu sağlayan" deneyimin motor boyutunu nöro-fizyolojik seviyede yakalamamıza yardımcı olur: "bir nesneye doğru kaldırılan elin eyleminde, nesneye bir başvuru vardır; bu son derece özel nesneye doğru yönelir, yakınında olduğumuzda gerçekleşmesini öngörür ve sonunda onu ele geçiririz."[41]

Asıl önemli olan, dahil olan el motor eylemi türüne ve duyusal-motor dönüşüm analizlerinden anladıklarımıza

---

[39] Jacob ve Jeannerod (2003).

[40] Sperry (1952).

[41] Merleau-Ponty (1945, s. 159-162).

bakılmaksızın, bu motor eylemlerin ister uygulansın isterse potansiyel olarak uyarılsın, daima "yönelim ve kavrama eylemleri" ile "motor müdahaleyi" bir araya getirmesidir. Jean-Pierre Changeux ve Paul Ricoeur 1998'deki ünlü diyaloglarında bunun dünyayı "geçerli yollar ve az çok aşılabilir engellerle kesişen" "yaşanabilir" bir çevre olarak düzenlemeye katkı sağladığını savunur.[42] Aslında ileriki bölümlerde de göreceğimiz gibi, bu "yaşanabilir ortamın" yapısı bu veya şu nesneyi almaya (ya da alma amacımıza) bağlı değildir, ayrıca hareket etme kapasitemizi ve etrafımızı saran uzamda yönümüzü bulabilmemizi gerektirdiği gibi diğerlerinin istem ve eylemlerini anlama becerimize de ihtiyaç duyar.

[42] Changeux ve Ricoeur (1998, s. 137).

Bölüm 3

ÇEVREMİZDEKİ UZAM

Nesnelere Uzanmak

Önceki bölümde analizimiz kahve fincanını kavradığımızda ortaya çıkan kortikal mekanizmalara odaklanmıştı. Ancak fincanı gerçekten kavrayabilmek için ona *uzanmamız*, bunun için de *konumunu belirlememiz* gerekir. Bir diğer deyişle harekette yer alacak vücut kısımlarımızla, kahve söz konusu olduğunda bu kolumuzdur, nesne arasındaki mesafeyi tahmin etmemiz gerekir. Kolu fincana yöneltmek için beynin uzuv ile fincan arasındaki uzamsal ilişkileri kodlamaktan, bu bilginin uygun motor komutlara dönüştürülmesine kadar bir dizi işlemi gerçekleştirmesi gerekir. Kavrama eyleminde olduğu gibi bu işlemler posterior parietal lob ile agranular frontal korteksin belirli alanları arasında özel kortiko-kortikal etkileşimler olmasını gerektirir.

İlk bölümde ventral premotor korteksin F5 alanı ve ayrıca kaudal-dorsal bölümde bulunan ve inferior parietal lobülden, özellikle de ventral intraperietal alandan (VIP) güçlü girdiler alan F4 alanından oluştuğunu gördük. Elektrikli intrakortikal mikro-uyarım kullanan deneyler boyun, ağız ve kol hareketlerinin F4'te temsil edildiğini ve kol hareketlerinin hem vücudun kendisine hem de uzamdaki belirli konumlara doğru doğrultulduğunu gördük.[1] Dahası nöron

[1] Gentilucci *vd* (1988); Godschalk *vd* (1984).

kayıtları çoğu F4 nöronunun hem motor eylemlerin uygulanmasında hem de duyusal uyarıma tepki olarak etkinleştiğini göstermiştir;[2] sonuç olarak bu nöronlar iki gruba ayrılmıştır: "bedensel-duyusal" nöronlar ve *iki modlu* nöronlar olarak da bilinen "bedensel-duyusal ve görsel" nöronlar.[3] Yakın zamanda bedensel-duyusal, görsel ve işitsel uyarımın tümüne tepki veren *üç modlu* nöronlar da kaydedilmiştir.[4]

F4 *bedensel-duyusal* nöronlarının çoğu yapay dokunsal uyarımla etkinleşmektedir: Okşama veya deriye bir şeyin değmesi hissi bunları tetiklemek için yeterlidir. Bedensel-duyusal reseptif alanları yüz, boyun, kol ve ellerde bulunur; bu bölgeler birkaç santimetrekareden fazlasını kapsar.

İki modlu nöronların bedensel-duyusal özellikleri saf bedensel-duyusal nöronlarınkine benzerdir. Fakat bunlar ayrıca üç boyutlu nesnelerden gelen görsel uyarımla da tetiklenebilir. Çoğu hareket eden nesnelere duyarlı olsa da (özellikle vücuda doğru hareket edenler), bazı nöronlar hareketsiz nesnelere de güçlü tepkiler verirler.[5] Bu özelliklerin yanında F4 iki modlu nöronların en ilginç işlevsel yönü, görsel uyarıma *yalnızca* dokunsal reseptif alanlarının yakınlarında ortaya çıktığında, daha kesin olarak belirtmek gerekirse *görsel reseptif alanlarını* temsil eden bu özel uzam kısmı dahilinde tepki veriyor olmasıdır. Ayrıca bunlar *bedensel-duyusal reseptif alanlarına* da bir eklenti oluşturur.

Bu durumda görsel ve somatik uyarımlar "eşit" olmaktan çok daha fazlasıdır. Alain Berthoz'un belirttiği gibi: "[Uzamsal-görsel] [Y]akınlık bir bakıma vücudun dokunulacak bölgesiyle öngörülen temastır."[6] Vücut bu "öngörülen bağlantı" biçimini, organlarının (kol, ağız, boyun vb) ve durağan veya hareketli olduğuna bakılmaksızın görsel yakınlıktaki nesnelerin konumunu belirleyerek, etrafındaki uzamı tanımlamak için kullanır.

---

2 Rizzolatti *vd* (1981 a,b).

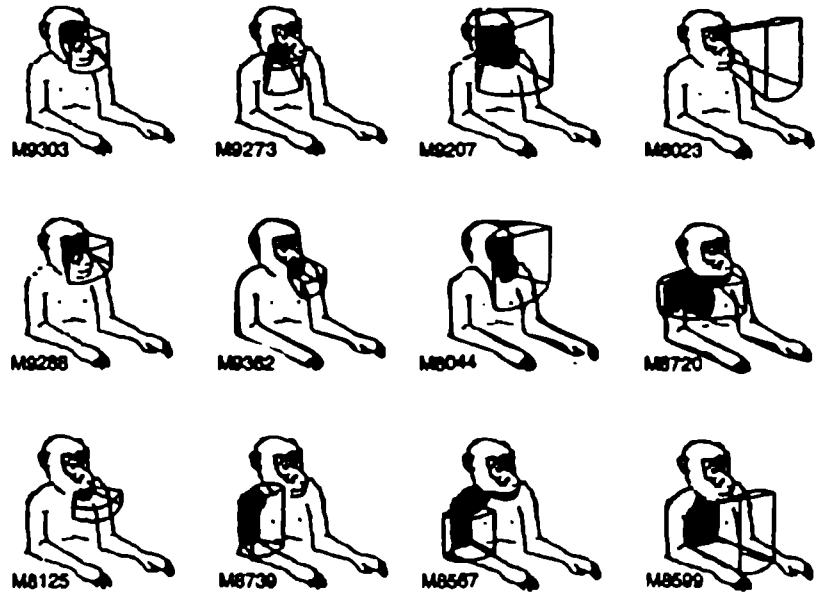
3 Fogassi *vd* (1992; 1996 a, b); Graziano *vd* (1994).

4 Graziano *vd* (1999).

5 Fogassi *vd* (1996 a); Graziano *vd* (1997).

6 Berthoz (1997, s. 69).

Şekil 3.1 bazı F4 nöronlarının iki modlu reseptif alanlarını göstermektedir. Görsel reseptif alanların her zaman kendi reseptif bedensel-duyusal reseptif alanlarında konumlandığını unutmamak gerekir. Bu alanların şekil ve boyutları birkaç santimetreden 40-50 santimetreye kadar değişebilir. Bu nedenle maymunun ön koluna değdiğimizde etkinleşen aynı nöron, ayrıca elimizi hayvanın ön koluna doğru oynatıp, görsel reseptif alanına girdiğimizde de etkinleşir. Eğer bunu inanması zor buluyorsanız elinizi yanağınıza yaklaştırın: parmaklarınız gerçekte yanağınıza dokunmadan önce hissedeceksiniz. Neredeyse yanağınızın kişisel alanı (derisi), etrafını saran görsel uzama ulaşmak için ona uzanıyor gibidir.



Şekil 3.1 F4 iki modlu nöronların bedensel-duyusal ve görsel reseptif alanları. Gölgeli alanlar bedensel-duyusal reseptif alanları göstermektedir; katı şekiller görsel reseptif alanları tasvir eder. (Fogassi *vd*, 1996a'dan uyarlandı.)

Vücut Koordinatları

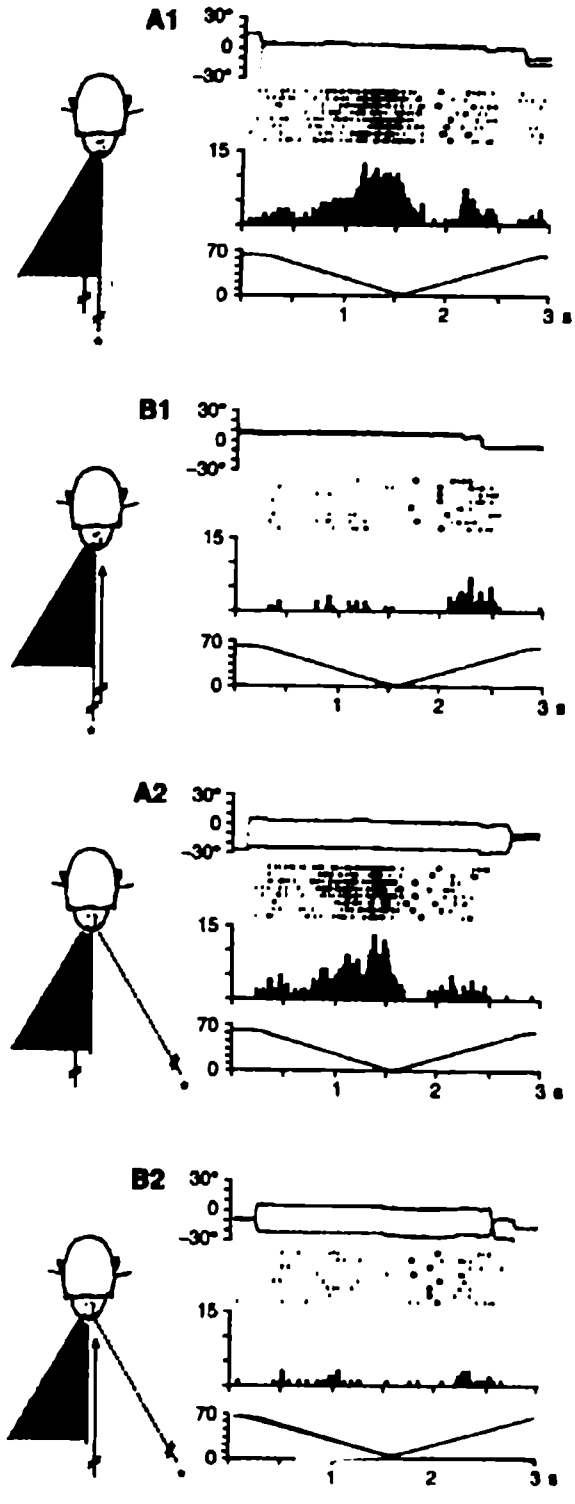
F4'le ilgili yapılan en şaşırtıcı keşif birçok iki modlu nöronun görsel reseptif alanının, kendileriyle ilgili reseptif bedensel-duyusal alanlara bağlı olmaları ve bu yüzden bakışın yönünden bağımsız olmalarıdır.[7]

[7] Gentilucci *vd* (1983); Fogassi *vd* (1996a,b).

Bu en iyi biçimde F4 iki modlu nöronun görsel reseptif alanının özelliklerini gösteren bir deneyin (Şekil 3.2) şematik temsiliyle açıklanabilir. Koşul (A1)'de maymun doğrudan önünde olan bir noktaya (yıldız imiyle gösterilmiştir) odaklanırken, aynı anda görsel bir uyarım sabit hızla görsel reseptif alanına (çizgili alan) girer. Nöron ateşlenme zamanlaması ve yöntemlerini resmeden grafik etkinleşmenin, uyarım hayvandan yaklaşık 40 santimetre uzaklıktayken başladığını açıkça göstermektedir. Koşul (B1)'de maymunun bakışı hâlâ önündeki noktaya yönelmiş ancak uyarım odaklanma noktasının soluna, görsel reseptif alanın dışına çıkmıştır. Bu durumda nöron etkin olmaz.

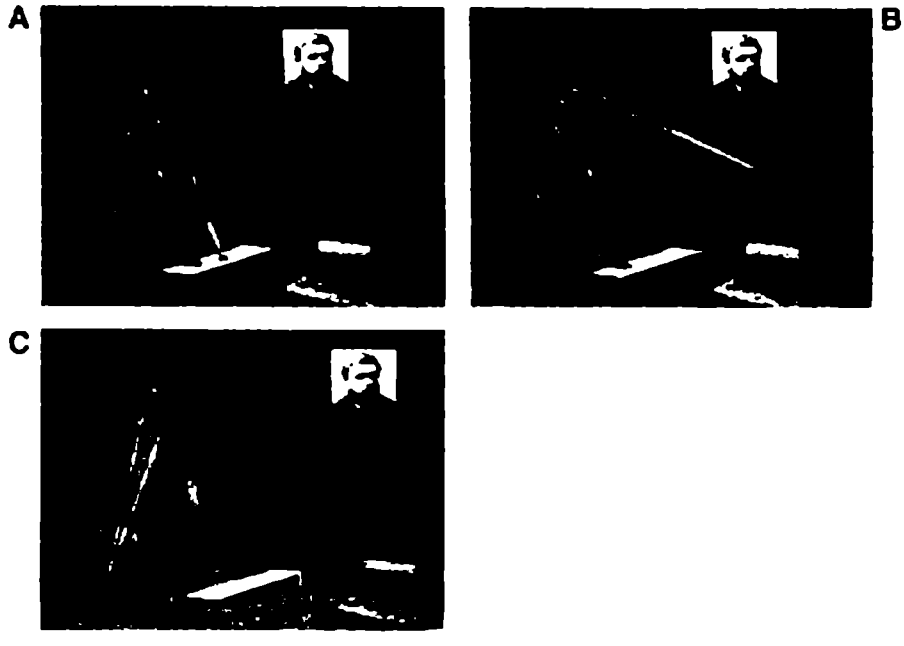
(A2)'de maymunun bakışı 30 derece sola kaymıştır. Şaşırtıcı biçimde, bu durumda ardından uyarım gelen yörünge retina koordinatları bakımından tamamen farklı olmasına rağmen, nöron temelde (A1)'de kaydedilen şekilde tepki verir. Son koşul (B2)'de, maymun (A2)'deki aynı noktaya odaklanmaya devam eder ama uyarım odaklanma noktasının sağına hareket eder. Eğer reseptif alan retina koordinatlarında kodlanmışsa, nöronun tepkisi (A1)'dekine benzer. Fakat aslında grafik, nöronun etkinleşmediğini göstermektedir.

Genel olarak bu deney nöronun görsel reseptif alanı konumunun retina üzerindeki uyarımın konumuna bağlı olmadığını gösterir. Eğer bağlı olsaydı, maymun bakışını oynattığında görsel reseptif alanın da kayması gerekirdi ancak deney bunun aksini gösteriyor. F4 iki modlu nöronlarıyla ilgili birçok deney yapıldı. Bu deneyler, nöronların %70'inde görsel reseptif alanların bedensel-duyusal alanlara bağlı olduğunu ve retinaya zıt olarak somatik koordinatlarda mekânsal uyarımları kodladığını gösterdi.



Şekil 3.2 Vücuda bağlı görsel reseptif alanla iki modlu F4 nöronu. Yukarıdan aşağı grafikler dikey ve düşey göz hareketleri, bireysel denemelerde nöron ateşlenmesi, tepki grafiği (yatay eksen: zaman; dikey eksen: ani artış/aralık, aralık boyutu 20 ms) ve uyarım ile maymunun kafası arasındaki mesafede zaman değişkeni. Eğrinin azalan kısmı uyarımın maymuna doğru olan hareketini gösterirken, yükselen kısmı ters yönlü uyarımın hareketini temsil eder (yatay eksen: zaman [saniye]; dikey eksen: mesafe [santimetre]). Dokunsal reseptif alan sağ yarı-yüzde bulunur. Görsel reseptif alan dokunsal alanın civarında konumlanmıştır. (Fogassi *vd*, 1996a'dan uyarlandı.)

Bu noktada çok sayıda hareket kuramcısı tarafından alınan pozisyona rağmen, bu koordinatlar vücudun belirli bir yerinde bulunan, kafa veya omuzlar gibi, tek bir referans sistemini kastetmemektedir. F4 iki modlu nöronların, görsel reseptif alanlardaki bedensel-duyusal reseptif alanların etrafında yer alıyor olması, görsel alanın ilgili bedensel-duyusal alanına göre dağıtılan farklı vücut referans sistemleri tarafından kodlandığını gösterir. Yani kafa, boyun, kollar, eller vs'ye odaklanan koordinat sistemlerimiz vardır. Bunlar türedikleri duyusal reseptif alanlara bağlıdırlar. Bu nedenle bağlı oldukları vücut organlarının çevresindeki uzamda bulunan görsel uyarımın belirlenmesine katkıda bulunurlar.



Şekil 3.3 Bu üç çizim bakışların yönüne ilişkin olarak F4 görsel reseptif alanların bağımsızlığını gösteriyor. Paragrafta detaylı açıklama yapılmıştır. Jules-Henri Poincaré'nin portresi de dikkatli okuyucularımızın dikkatini çekmiş olmalı; Fransız matematikçinin bu deney ve sonuçlarından memnun kalacağına eminiz. (Rizzolatti *vd*'den uyarlanmıştır, 1997.)

Sadece bir dakikalığına Şekil 3.3'teki manken olduğunuzu ve klavyedeki noktaya odaklandığınızı hayal edin (Şekil 3.3A). Eğer gözlerinizi önünüzdeki bilgisayar ekranına kaldırırsanız (Şekil 3.3B) ağzınız ve ön kollarınız etrafındaki bedensel-duyusal reseptif alana (gri şekiller) bağlı görsel

reseptif alan (sarıyla çizili) önceki konumunda kalacaktır. Şimdi sağınızdaki kahve fincanına döner (Şekil 3.3C) ve onu almak için hareket ederseniz (Şekil 3.3C) perkütan* görsel reseptif alanlar hareket eder. Bu, bakışlarınızın yönüne değil, kafa ve ön kolunuzun konumuna ya da başka bir deyişle, bedensel-duyusal reseptif alanların konumuna bağlıdır.

Konuyu basitleştirmek adına vücudumuzdaki birçok reseptif alandan yalnızca ikisini ve yalnızca bir hareket çeşidini (gövde ve başın hareketi) açıkladık. Ancak Şekil 3.1'deki maymunlar gibi, mankenimiz de kimisi fincanın konumunu kapsayan birçok peripersonal reseptif alana sahiptir. Peki, mankenimiz elini fincana doğru hareket ettirirse ne olur? Bakışının yönünden bağımsız olarak, fincanın eline, ön koluna vs göre konumu uygun perkütan görsel reseptif alanlarla belirtilmiştir. Uyarımları deriyle asıl teması öngöreceği için, elin fincanın yerini bulmak için ona fiziksel olarak dokunmasına ihtiyacı yoktur; elin görsel reseptif alanları aracılığıyla nöronları tetiklemesi için biraz yakın olması yeterlidir. Bu alanlar sadece reseptif kütanöz† alanlarının üç boyutlu bir uzantısı olduğu için, aynı fincanın görsel bireyselleştirmesi kolun belirli hareketlerini başlatır, böylece görsel koordinatları hiçbir başka biçime dönüştürmeden (dönüşürse son derece karmaşık ve zahmetli olacaktır), sanki dokunma uyarımıymış gibi, el ileri hareket eder.

Yakın ve Uzak

F4 ve ona yakından bağlı olan VIP'deki[8] görsel reseptif alanların varlığı yalnızca nesnenin konumunu belirleme ve nesneye uzanma eylemlerinin belirttiği duyusal-motor dönüşümlere ışık tutmakla kalmaz, ayrıca geleneksel tek uzamsal harita kavramı hakkında da şüphe uyandırırlar. Aslında bu

---

* Deri yoluyla, deri aracılığıyla –yn.

† Deriye ait –yn.

[8] Benzer reseptif alanlar ayrıca inferior parietal lobun dışbükeyliğinde bulunan PF alanında da bulunur. Daha fazla detay için diğerlerinin yanında *bkz.* Fogassi *vd* (1996); Rizzolatti *vd* (2000).

kavram çeşitli amaçlarla kullanılmak üzere (göz, kafa, gövde ve kol hareketleri gibi) parietal lobda yer alan tek bir uzamsal harita olduğunu varsayar.[9] İlk bölümde parietal korteksin anatomik bölümlere ayrılması, böylece paralel çalışan bir dizi devre olarak organize olması hakkında uzunca yazmıştık. Bu anatomik örgütlenme uzamın tek bir kortikal temsili olduğu kavramıyla tamamen çelişkilidir. Parietal lobu oluşturan ve oksipital ve frontal loblarla olan bağlantıları aracılığıyla uzam bilgisini işleyen çeşitli alanların işlevsel özelliklerini değerlendirdiğimizde, hepsinin farklı şekillerde çalıştığı aşikârdır. Bunun sebebi farklı motor hedefleri kontrol etmeleri ve kendi görsel girdileri olmasıdır.

VIP-F4 devresinin işlevsel özellikleri lateral intraparietal alan (LIP) ve frontal göz alanlarıyla (FEF) kıyaslandığında, fark iyice açığa çıkar. İkinci devrenin rolü, işlevi foveayı görsel alan çevresinde bulunan hedeflere odaklamak olan hızlı göz hareketlerini (*saccadici* olarak da bilinir) kontrol etmektir. Her iki devrede de nöronlar görsel uyarıma tepki verir ve belirli tür hareketlerle bağlantılı olarak etkinleşirlar ama benzerlikleri buraya kadardır. LIP-FEF alanlarında nöronlar asıl bulunduğu konumun mesafesinden bağımsız olarak görsel uyarıma tepki verir; görsel reseptif alanları retinal koordinatlarda kodlanmıştır (alanların her birinin foveayla ilgili retinada kendi özel konumu vardır); motor özellikleri ancak göz hareketlerini ilgilendirir.[10] Diğer yandan, daha önce de gördüğümüz gibi, VIP-F4 nöronları genelde iki modludur ve basit ışıklı uyarıma kıyasla üç boyutlu nesnelere daha güçlü tepki verir; reseptif alanları somatik koordinatlarda kodlanmıştır ve vücudun çeşitli kısımlarına bağlıdır;[11] son olarak önemli noktalardan birisi de görsel uyarım onları etkinleştirmek için perkütan uzamda ortaya çıkmalıdır. Diğer bir deyişle tüm nesnelerin kolun uzanabileceği mesafede olduğu uzamsal bölgede ortaya çıkmaları gerekir. Bu uzam-

[9] *Bkz.* Stein (1992).

[10] *Bkz.* Andersen *vd* (1997); Colby ve Goldberg (1999).

[11] Gentilucci *vd* (1983; 1988); Graziano ve Gross (1995; 1997; 1998).

sal bölgeyi *ekstrapersonal* veya *uzak uzamdan* ayırmak için *peripersonal* veya *yakın uzam* olarak adlandıracağız.[12]

Burada özel ilgiyi hak eden iki nokta vardır: ilki LIP-FEF ve VIP-F4 devrelerinin farklı koordinat sistemleri kullanması ve ikincisiyse kontrol ettikleri hareketin yakın uzamımız ile hemen erişemediğimiz uzam arasındaki farkı kapsamasıdır.

İlk nokta üzerinde biraz duralım: uzamsal bilgiyi LIP-FEF'e ileten nöronların basit göz hareketlerini programlamak için gerekli retinal koordinatlarda kodlanmış görsel reseptif alanları vardır. Eğer ışık demeti foveamızdan 5 derece sağda belirirse, gözlerimizi 5 derece oynatmamız gerekir; diğer bir deyişle ışık demetinin konumu ile gerekli göz hareketinin şiddeti arasında doğrudan bir bağlantı vardır. Ancak bu her zaman geçerli değildir. Mesela iki ışık demetinin gözlemci gözlerini sabit tutarken, hızlı bir şekilde ardışık olarak açıldığı bir örneği ele alalım: İlki 5 derece sağına, diğeriyse 5 derece soluna. Kişinin ışıklara birbiri ardına odaklanması isteniyor. Bu durumda retinal koordinatlar görevi başarılı olarak tamamlamak için yeterli değildir; aslında ışık demetlerine ulaşmak için iki hareketin gerekli olduğunu gösterirler: 5 derece sağda ve 5 derece solda. Gözlemci bu görev için yalnızca retinal koordinatları görevlendirirse görevin ilk kısmını (5 derece sağa oynamak) doğru olarak gerçekleştirebilir ancak ikinci demete ulaşamayacaktır. Çünkü bu, retina tarafından işaret edilmeyen 10 derecelik bir hareket gerektirir.

Çok temel görevlerin haricinde oküler motor sistem, nesnelerin retinadaki konumlarını değil, nesneleri çevreleyen uzamda nesnelerin konumunu gözlemcinin bir işlevi olarak hesaplayabilen bir koordinat sistemi gerektirir. Bir retinal koordinat sisteminden, uzamdaki konumu kodlayabilen bir sisteme geçmenin nasıl mümkün olduğunu açıklayan çok sayıda model önerilmiştir. En çok bilinen[13] ama evrensel

[12] Rizzolatti *vd* (1983).

[13] Zipser ve Andersen (1988).

olarak kabul edilmeyen modellerden biri, lateral intraparietal alandaki nöron kategorisini vurgular; bu nöronlar retina üzerindeki uyarımın konumunu (retinal koordinatlar) sinyal olarak gönderen ancak görsel uyarıma tepkileri göz çukurundaki gözün konumu (orbital etki) tarafından değiştirilen reseptif alanlara sahiptir. Gözlemci uyarımın retina üzerinde nerede olduğunu ve gözün göz çukurunda nerede bulunduğunu bildiği anda, çok sayıda nöron gerektiren bir hesaplamayla, nesnenin yerini belirleyebilir ve bakışlarını ona doğrultabilir.[14]

VIP-F4 devresi tarafından uzamdaki nesnelerin konumunu belirlemek için kullanılan koordinat sisteminin tamamen farklı olduğu açıktır. Burada uzam vücudun çeşitli kısımlarını merkez alan somatik koortinatlarda kodlanmıştır; bu koordinatlarla ilişkili uyarımın uzamsal konumunun özellikleri *nöron* düzeyinde işlem görür ve çok sayıda nöronun bir arada çaba göstermesine ihtiyaç duymaz. Daha önce bahsettiğimiz gibi iki modlu VIP-F4 nöronlarının görsel reseptif alanları ilgili reseptif bedensel-duyusal reseptif alanlarına, bu yüzden de vücudun çeşitli kısımlarına (eller, kollar, boyun vs) bağlıdır. Bu yüzden uyarım gözlerin konumundan bağımsız olarak konumlanmıştır. Devamlı olarak mümkün olan en iyi referans sistemini sağladıkları için, bu durum söz konusu vücut kısımlarının hareketlerinin örgütlenmesini son derece kolaylaştırmaktadır.

Maymunlarda FEF ve F4'deki lezyonlardan kaynaklanan hastalıklar üzerinde yapılan araştırmalar uzamın, *yakın* ve *uzak* şeklindeki işlevsel ayrımını doğrular niteliktedir.[15] FEF lezyonlarında sakatlık temelde kişinin uzak uzamı etkilerken, F4'te oluşan lezyonlar çoğunlukla kişisel veya kütanöz alan olarak bilinen yakın uzamı etkiler.

Uzamsal kusuru olan kişiler üzerinde yürütülen bir araştırmada da benzer sonuçlar gözlemlenmiştir. Peter W. Halli-

---

[14] Başka çözümler diğerlerinin yanında, Bruce (1988); Goldber ve Bruce (1990); Goldberg *vd*'de (1990) bulunabilir.

[15] Rizzolatti *vd* (1983).

gan ve John C. Marshall'ın tanımladığı bir vakadaki hastanın kusuru, yakın uzamdaki bir parça kâğıtta çizili kısımları kalem kullanarak ikiye ayırması istendiğinde belirgin hale gelmektedir. Ancak kâğıt uzak uzamına hareket ettirilip aynı görevi lazer işaretçiyle yapması istendiğinde, kusur büyük ölçüde, hatta neredeyse tamamen kaybolmuştur. Bu hâlâ en sevdiği hobisi olan darttan hâlâ nasıl keyif alabildiğini açıklamaktadır![16] Alan Cowey ve meslektaşları kusurun zıt biçimine sahip beş hastanın vakasını bildirmiştir; onlarda uzak uzamlarındaki bozukluk, yakın uzamlarındakinden çok daha ciddidir.[17]

İnsanlarda ve maymunlardaki nöral örgütlenmenin tek ortak özelliği yakın/uzak ayrımı değildir; ayrıca her ikisinin de yakın uzamı iki modlu nöron sistemiyle kodlanmıştır. Giuseppe di Pellegrino ve meslektaşları[18] bedensel-duyusal yoksunluğu[19] olan bir hastanın görsel ve dokunsal uyarıma verdiği tepkileri test etmiştir. Bu testte görsel uyarım hastanın lezyonun olduğu sağ eline *yakın* bir yerde gösterilmiş, ardından lezyonun etkilediği ele (sol el) hafifçe dokunulduğunda dokunsal uyarımları algılayamadığını keşfetmiştir. En ilginci de görsel uyarım hastanın yakın uzamının dışında gösterildiğinde, görsel yoksunluğun hastanın dokunma hissine ya çok az etki etmesi ya da hiç etki etmemesidir.

Maymunda uzamsal bilginin işlenmesinde F4 ve VIP'nin oynadığı roller düşünüldüğünde, di Pellegrino ve meslektaşlarının açıkladığı olgunun iki modlu nöronlardan oluşan bir alt tabakası olması olanaksız değildir. Burada bir işlevsel MRG araştırmasının insan beynindeki bazı

---

16 Halligan ve Marshall (1991). Ayrıca *bkz.* Berti ve Frassinetti (2000); Berti ve Rizzolatti (2002).

17 Cowey *vd* (1994). Ayrışmanın bu formu yine Cowey tarafından bulunmuş ve Cowey *vd* (1999); Vuillemieur *vd* (1998); Frassinetti *vd* (2001)'de bildirilmiştir.

18 di Pellegrino *vd* (1997); ayrıca *bkz.* Ladavas *vd* (1998a).

19 İki simetrik uyarım biri sağ biri sol elin tarafında aynı anda gösterildiğinde, hastanın yalnızca lezyondan etkilenmeyen tarafında oluşan uyarımı algılamasıyla tanımlanan klinik bir resimdir.

çok modlu alanların (dokunsal, görsel ve işitsel uyarımla etkinleşen)[20] konumlarını saptadığını da unutmamak gerekir. Özellikle intraparietal sulkusun (IP) tabanında, ventral premotor kortekste ve ikincil bedensel-duyusal alanlarının (SII) etrafındaki kortekste önemli bir çok modlu konverjans bulunmuştur. Mevcut verilerle SII'nin rolüyle ilgili sonuçlara ulaşmamız zor olsa da IP ve ventral premotor korteksin anatomik konumu ve özellikleri bunların, maymundaki VIP ve F4 alanlarının insanlardaki karşılığı olduğunu göstermektedir.

Poincaré'nin Düellosu

Tek bir harita oluşturmak şöyle dursun, uzamın hem insan hem de maymunlardaki kortikal temsili farklı duyusal-motor devrelerin etkinleşmesine dayalı gibi görünmektedir. Bu devrelerin her biri söz konusu vücut kısmına göre (el, ağız, gözler vb) nesnelerin yerlerinin bulunmasını gerektiren motor eylemleri (uzanma gibi) düzenler ve kontrol eder. Ancak yine de bu uzamsal temsili ve temsilin F4 ile VIP nöronlarının görsel-motor tepkileriyle ilişkisini açıklamamız gerekir.

Burada önceki bölümde bahsettiğimize benzer bir sorunla karşı karşıyayız: F5 ve AIP'de olduğu gibi F4 ve VIP'de hem hayvanın etkin hareketleri hem de görsel uyarıma tepki sırasında etkinleşen nöronlar vardır. Kodlanan eylem türünün farklı olduğuna dair hiçbir şüphe yoktur (ilk durumda kavrama ve tutma, ikincisinde uzanma). Buna rağmen motor etkinleşmeyle bağlantılı görsel tepkilerin her iki nöral devrede de var olması, nesneler için geçerli olan her şeyin uzam için de geçerli olduğunu ileri sürmektedir. Başka bir deyişle, F4-VIP nöronlarının etkinliği yalnızca koordinat sistemi temelinde bir görsel uzam içindeki uyarımın konumunu işaret etmekle kalmaz, eylem olasılığı bakımından konumunu tanımlayan ve uyarıma doğru yönelmiş potansiyel bir motor eylem ortaya çıkarır.

---

[20] Bremmer *vd* (2001).

Somatik koordinatlarda kodlanmış yakın uzamın sadece varlığı bile bu yorumu doğrulamaktadır. Örneğin F4 nöronlarının uyarımın varlığına devamlı olarak ve yüksek duyarlılıkla tepki vermesine dayanarak yakın uzamı görsel olarak tanımlarsak, normal kırılma ve göz merceği uyumuna sahip gözlerin neden yalnızca gözlemcinin vücudunu çevreleyen uzamsal bölgeden geldiğini açıklamak zor olacaktır. Ancak geçici bir çeşit varsayımda bulunur ve örneğin, F4'ün yakın uzamın ötesinden gelen görsel bilgiyi eleyen karmaşık bir mekanizması olduğunu farz edersek, durum başkadır. Burada asıl soru bu mekanizmaya ihtiyacımızın olup olmadığıdır. Bu nöronların motor özelliklerinin (önceki bölümde açıklandığı gibi "eylem sözlüğünün"), *yakın* ile *uzak* arasındaki farkı belirleyerek, aksi halde farklılaşmamış bir görsel bilgi olacak bir eylem uzamı yaratmaya önemli ölçüde yardımcı olduğunu varsaymak çok daha basit ve ekonomik olmaz mıydı? Sonuçta ellerimizi esneterek uzanamıyorsak yakın uzam nedir ki?

Hepsinden önemlisi, premotor korteks ve inferior parietal lob seviyesinde kodlanmış uzam temsilinin etkin doğası üstünde durarak, büyük bir doktor ve fizyolog (ve kendini öyle tanımlamaktan kaçınsa da bir "filozof") olan Ernst Mach'ın derslerini tekrar etmiş oluyoruz. Yaklaşık yüz yıl önce "fizyolojik uzam noktalarının" "kavrama, bakma ve hareket kabiliyeti gibi çeşitli hareket hedeflerinden" başka bir şey olmadığını yazmıştır.[21] Bu hareketler vücudumuzun etrafımızdaki uzamı haritaladığı noktadan başlar ve bunun sebebi hareketlerin, uzamın bizim için biçimlendirmesi gereken hedefe yönelik olmasıdır.

Bu kavrama ayrıca bir başka büyük matematikçi ve fizikçi olan Jules-Henri Poincaré de aşinaydı. Mach'ın aksine Poincaré filozof olarak anılmaktan hoşnutsuzluk duymazdı ama ikisinin de ortak yanı uzamsal temsilin oluşumu ve yapısını uzun yıllar araştırmış olmalarıydı. Poincaré'e göre

---

[21] Mach (1905, s. 260).

yalnızca "uzamın farz edilmiş bir duyum olması fikrinden kurtulmakla"[22] kalmayıp, "ölçüm için 'her şeye atıfta bulunan' ve 'içgüdüsel olarak kullandığımız' bir aracımız, yani bedenimiz olmasaydı uzamı oluşturamayacağımızın" da farkına varmalıyız.[23]

Poincaré'nin görüşüne göre bu ilişkiler, sayesinde etrafımızdaki nesnelere ulaştığımız motor eylemler bakımından yorumlanmalıdır:

> Örneğin α anında A nesnesinin varlığı görme duyusuyla ortaya çıkar; *β* anında bir diğer nesne olan B, duyma veya dokunma gibi başka bir duyuyla ortaya çıkar. B nesnesinin A nesnesiyle aynı miktarda yeri kapladığını düşünüyorum. Bu ne anlama gelir? [B]u nesnelerden bize gelen izlenimler tamamen farklı yollar izlemiştir [...ve] niteliksel olarak bakıldığında hiçbir ortak özellikleri yoktur. Bu iki nesneden oluşturabileceğimiz temsiller tamamen heterojen ve birbirine indirgenemezdir. Şunu biliyorum ki, A nesnesine ulaşmak için yalnızca sağ kolumu belli bir şekilde uzatmam gerekir; bunu yapmaktan kaçınsam bile o uzantıya eşlik eden kas ve diğer benzer duyuları kendi kendime canlandırıyorum. Bu canlandırma [temsil], A nesnesinin temsiliyle bağlantılı olarak ortaya çıkıyor. Şimdi, B nesnesine de aynı şekilde, aynı kas duyumlarının eşlik ettiği sağ kolumu uzatarak ulaşabileceğimi biliyorum. Bu iki nesnenin aynı konumu kapladığını da çok iyi biliyorum. Ayrıca A nesnesine sol kolun benzer başka bir hareketiyle ulaşabileceğimin de farkındayım. Bu yüzden böyle bir harekete eşlik edecek duyuları önce canlandırıyorum. Sol kolun aynı hareketlerin eşlik ettiği aynı hareketiyle B nesnesine aynı şekilde uzanabiliyorum. Bu çok önemli çünkü bu sayede A nesnesi veya B nesnesinin neden olabileceği tehlikelere karşı kendimi koruyabiliyorum. Doğa gelebilecek her darbeye karşı kendimizi korumamızı sağlayan bir veya birden çok savuşturma yöntemi vermiştir. Aynı savuşturma birkaç darbeyi bertaraf

[22] Poincaré (1913, s. 97-98).

[23] Poincaré (1908, s. 100).

> edebilir. Bu yüzden sağ kolun aynı hareketi A nesnesine karşı α anında ve B nesnesine karşı ß anında kendimizi korumamızı sağlar. Benzer olarak aynı darbe birkaç şekilde savuşturulabilir; sağ kolun veya sol kolun belli bir hareketiyle A nesnesine aynı derecede ulaşabiliriz. Bu savuşturmaların darbeyi bertaraf etme dışında hiçbir ortak yanı yoktur ve uzamın aynı noktasında biten hareketler var derken kastettiğimiz yalnızca budur. Buna benzer olarak aynı savuşturmanın kendimizi onlara karşı korumamız sağlaması dışında, uzamın aynı noktasını kapladıklarını söylediğimiz bu nesnelerin de hiçbir ortak yanı yoktur.[24]

Eğer "duyuların temsilini" "potansiyel motor eylemle" değiştirir ve deri temasıyla ilgili "önceden beklenen" işlevin F4 reseptif alanlarının üç boyutlu uzantısıyla sağlandığını aklımızda tutarsak, Poincaré'nin "[muhtemel] savuşturmaların çokluğundan"[25] kaynaklanan karşılıklı "koordinasyon" açısından tanımladığı ve bizim yakın uzam" dediğimiz uzam bölgesi için daha iyi bir açıklama bulmak zordur. Bunu daha ileri götürecek olursak, Poincaré'ye göre bu savuşturmalar "sinir sisteminin en alt kısımlarını" dahil ettikçe, meydana gelen koordinasyon "bireyin" başarısı olmak yerine "türün" başarısı olur ve izleri aslında yeni doğanlarda bile görülebilir.

> Bu başarılar ne kadar gerekliyse, doğal seçilimle o kadar hızlı getirilmiştir. Bu anlamda, daha önce bahsettiklerimiz büyük ihtimalle en erken ortaya çıkan başarılardandır. Çünkü onlar olmadan organizmanın kendini savunması imkânsız olur. Hücreler artık sadece yan yana olmayı bırakıp, karşılıklı destek olmaları gerektiğinde, tanımlamakta olduğumuz bu tür mekanizmaların bazıları, desteğin başarılı bir şekilde tehlikeyi ortadan kaldırması için kesinlikle örgütlenmiş olmalıdır.[26]

---

[24] *Age.*(s. 101-102) (italik yazılar yazar tarafından yerleştirilmiştir).

[25] *Age.*(s. 104).

[26] *Age.*(s. 103-104).

Evrim bağlamında bakıldığında *yakın-uzak* ayrımının yanında, vücudun çeşitli kısımlarının motor olanakları ile uzamsal ilişki kiplerinin kodlanması arasındaki bağlantılar ilk zamanlarda pek bilinmese de artık bu gizemin büyük kısmı yok olmuştur. Uzam artık serebral kortekste bir yerde kendi başına temsil edilemez; yapılanması, birincil işlevi hareketleri organize etmek olan nöral devrelerin etkinliklerine bağlıdır. Bu devreler farklı etkenler aracılığıyla (eller, ağız, gözler vs) etrafta olanlarla etkileşime geçerek, olası tehdit ve olanakları tespit edebilir.

Her durumda Poincaré'yi takip eder ve "izlerin" zaten yeni doğan bebeklerde var olduğunu düşünürsek, uzamın birincil olarak potansiyel motor eylemler açısından oluşturulduğu varsayımı netlik kazanır. Modern ultrason teknikleri doğmamış bebeğin anne karnında çeşitli motor eylemlerle uğraştığını göstermektedir: Örneğin sekizinci haftadan sonra bebek elini yüzüne doğru oynatırken, gebeliğin altıncı ayında başparmağını ağzına götürüp emebilir. Bu bebeklerin daha doğumdan önce uzamın motor temsillerine sahip olduğunu gösterir.[27] Doğumdan sonra hareketleri gitgide amaca yönelik olmaya başlar ve açıkça vücutlarının etrafındaki uzamla bağlantılıdır. Optik koşul da motor durumla uyumludur. Göz merceği o yaşta tamamen çalışıyor olmadığı için odaklama mesafesi neredeyse sabittir ve bebekler yalnızca 20 cm dahilindeki nesneleri görebilir. Bu sayede uyarının yakın ya da uzak olmasını ayırt etmek zorunda olmadan, kendi yakın uzamlarının bir temsilini edinebilir (yönler ve derinlik). Bu yüzden bebekler motor bilgilerini anne karnında geliştirilen kol hareketiyle ilgili uzamı oluşturmak için kullanabilir; önce elleri farklı bir uzamsal konumda belirdiğinde, sonra da aynı konumda nesne belirdiğinde. Jean Piaget üç aylık çocukların, zamanlarının çoğunu ellerini izleyerek geçirdiğini ve bunun büyük olasılıkla yakın uzamlarını ayarlamak ve nesne boyutlarını kavranabilirliklerine göre hesaplamak için yapıldığını gözlemlemiştir.

---

[27] *Bkz.* Butterworth ve Harris (1994).

Göz hareketleri, özellikle gözleri bir noktada birleştirebilme kapasitesi, yaşamın ilk üç ayında gelişir ve yenidoğanın bu bilgi ile el ve kafa hareketlerinden çıkardığı veriler çocuğun kendi yakın uzamını tamamlamasına yardımcı olur. Üçüncü ayda uzamın oluşumu tamamlandığında ve göz merceği gelişim gösterdiğinde, uzak mesafeye bakabilirler. Yakın uzam bilgilerini kullanarak ve uzaktan gelen görsel uyarımla, el, göz ve vücudun diğer yerlerinin hareketleri arasında bağlantı kurarak, bebekler kendi uzak uzamlarını oluşturmaya başlayabilir.

Dinamik Uzam Kavramı

Koordine olmuş eylemler sistemi olarak görülen uzamın motor oluşumu yakın-uzak ikileminin bir yanını açığa kavuşturma fırsatı sağlamaktadır. Bunu VIP-F4 tarafından oluşturulanlar da dahil çeşitli perieto-frontal devreler tarafından kodlanan uzamsal temsilin duyusal yorumlanmasıyla açıklamak zor olacaktır. Bir kez daha Poincaré'nin sözleri durumu harika bir şekilde açıklar:

> Bazı noktalar var ki, elimi ne kadar uzatırsam uzatayım hiçbir zaman yetişemeyeceğim. Örneğin eğer denizde yalnızca dokunaçları kadar uzanabilen poliplerden* biri olsaydım, bu noktalar ulaşamayacağım yerlerde olurdu. Çünkü orada bulunan vücutların eylemlerinden deneyimleyebileceğimiz şey, onlara ulaşmamızı sağlayan herhangi bir hareket fikriyle veya uygun bir savuşturmayla bağlantılı olmayacaktır. Bu duyuların, uzamsal özelliği yokmuş gibi gelebilir. Bu yüzden yerlerini belirlemek için uğraşmamız gerekmediği düşünülebilir. Ancak biz polipler gibi yerde sabit duran gelişmemiş canlılar değiliz. Eğer düşman çok uzaktaysa, üzerine önce biz gidebilir ve yeterince yakın olduğumuzda elimizi uzatabiliriz. Buna da savuşturma ancak uzun mesafeli savuşturma adı verilir.[28]

---

* Sölenterler şubesine dahil, denizlerde ve tatlı sularda yaşayabilen bir tür –çn.

[28] Poincaré (1908, s. 105).

Bu yüzden "savuşturma" daha önce elin menzilinin dışında oldukları için uzamsal konumu olmayan nesnelerin uzamsal konumunu oluşturmaya katkıda bulunur. Ancak Poincaré'nin bize hatırlattığı gibi; elin menzili sabit olmadığı gibi uzamı *statik* olarak değil, *dinamik* olarak algılanabilir. Başka bir deyişle yakın ile uzak arasındaki fark santimetrelerle ölçülemeyecek kadar fazladır; beynimiz çevremizdeki nesneler ile vücudumuz arasındaki mesafeyi mutlak verilere göre hesaplasaydı durum farklı olabilirdi. Bu değişmez ve sabit yakın uzam kavramı, daha önce de gördüğümüz gibi vücudun hareketi organize etmesi için şart olan Poincaré'nin savunduğu uzamsal görecelilik ilkesiyle çelişmekle kalmaz, ayrıca F4 görsel reseptif alanların organizasyonu ve bunların deri temasında kullandıkları beklentisel işleve de uymaz.

Şekil 3.1'e geri dönersek, sadece çeşitli görsel reseptif alan uzantılarının farklılaştığını değil, belirgin sınırları olmayan birkaç F4 nöronunun var olduğunu da görürüz. Ancak buradaki en önemli nokta, birçok iki modlu nöron için *uyarımın yaklaşma hızındaki artışın, reseptif alanlarının derinliğini artırmasıdır.*[29] Uyarımın yaklaşma hızındaki artışla reseptif alan derinliğinin artması genelde gelişmiş bir uyarı sistemi meydana getirir; yavaş yaklaşan uyarıma kıyasla bile vücuttan önemli derece uzaktayken, hızla yaklaşan uyarım gönderilir. Getirisi çok açıktır; nöron ne kadar erken etkinleşirse, kodladığı motor eylem o kadar erken ortaya çıkar. Bu gelişmiş eylem fırsata ulaşmak veya tehditten kaçınmak için uzamın etkili olarak haritalanmasına daha çok zaman tanır.

F4 nöronlarının kodlanan etkenleri yeniden tanımlaması için bir yol daha bulunur. Poincaré hareket kabiliyetini akılda tutmamızı hatırlatır; hareket kabiliyeti yakın uzamın etkili dönüşümünden ziyade, vücudun çeşitli kısımlarına bağlı birçok referans sisteminin yerini alır. Yeni nesneler kesinlikle bu uzamda ortaya çıkar ve burada konumlanmıştır ancak

[29] Fogassi vd. (1996a). Ayrıca *bkz.* Chieffi vd (1992).

bu durumda *yakın uzamın* sınırları vücuda göre değişmez; bunun yerine vücutla birlikte hareket eder. Poincaré'nin verdiği örneğe rağmen, bu değerli bir bilgidir: deniz poliplerinin aksine insanlar (ve insan olmayan primatlar) bir *araç* kullanarak, nesnelere yaklaşabilir (veya tehditleri savuşturabilir).

Atsushi Iriki ve meslektaşları[30] F4 nöronlarına benzer şekilde el hareketlerini kodlayan posterior parietal korteksteki iki modlu nöronların görsel reseptif alanlarının, maymunlarda alet kullanımını içeren eylemler tarafından nasıl değiştirilebileceğini göstermiştir. Bazı maymunları yiyecek parçalarını küçük bir tırmıkla almaları için eğitmişlerdir. Daha sonra araç tekrar tekrar kullanıldığında, tıpkı tırmığın görüntüsü elinkiyle ayrılamaz hale gelmiş gibi ele bağlı reseptif alanların hem el hem de tırmığın etrafındaki alanın dışına çıkacak kadar genişlediğini gözlemlemişlerdir.[31] Eğer hayvan tırmığı kullanmayı bırakır ama tutmaya devam ederse, reseptif alanlar normal boyutuna dönmektedir. Tırmığın kullanımı hayvanın yakın uzamını genişletir ve böylece *yakın* ile *uzak* arasındaki ayrım yeniden modellenir: diğer bir deyişle, nesneler yakın uzamda belirdiğinde etkinleşen nöronlar, daha önce belli bir mesafedeyken (*uzakta*, uzamlarının dışındayken) kodlanmamış ama tırmığın kullanılmasıyla hayvanın *yakın* uzamına girmiş uyarıma tepki vermiştir.

Uzamsal haritalamanın benzer bir yeniden modellenmesi insanlarda da gözlemlenmiştir. Anna Berti ve Francesca Frassinetti[32] vücut uzamının kortikal temsilinin nasıl kullanılan araçları içerecek şekilde genişleyebileceğini, böylece *uzak* olarak kodlanan alanın nasıl *yakın* olacağını göstermiştir. Berti ve Frassinetti'nin hastası, yakın ve uzak uzam arasında belirgin bir kopmaya ve sol yarı-ihmale neden olan ciddi bir sağ yarımküre lezyonuna sahipti. Okuma, çizgi bölme, ikiye ayırma gibi hastanın yakın uzamında eylem ger-

---

30 Iriki *vd* (1996).

31 Ayrıca *bkz.* Aglioti *vd* (1996).

32 Berti ve Frassinetti (2000). Ayrıca *bkz.* Berti *vd* (2001).

çekleştirmesini gerektiren görevler, ciddi eksiklikleri ortaya çıkardı; örneğin bir kâğıda çizilen yan yatmış birkaç çizginin orta noktasını işaret etmesi istendiğinde, her zaman sağa doğru hareket ettiriyordu. Bu da çizgilerin sol taraflarıyla ilgili algısal eksikliklerden mustarip olduğunun açık bir kanıtıdır. Kâğıt belli bir mesafe (yaklaşık bir metre) uzağa taşınıp, aynı görevi lazer kalemle gerçekleştirmesi istendiğinde, eksiklik genelde ortadan kalkmıştır.

İlk bakışta bu vaka Halligan ve Marshall'ın vakasına benzer gibi görünmektedir; ancak Berti ve Frassinetti'nin deneylerinde yeni bir şey ortaya çıkmıştır: hastanın uzak uzamındaki çizgileri, onlara ulaşabilen bir değnekle ikiye ayırması istendiğinde, eksiklik uzak uzamında da kendini göstermekte ve en az yakın uzamında olduğu kadar ciddi bir şekilde ortaya çıkmaktadır. Iriki ve meslektaşlarının araştırdığı maymunların yakın uzamlarının bir araç kullanımında genişlemesi gibi, değneğin kullanılması, Berti ve Frassinetti'nin hastasındaki yakın uzamı ikiye ayırması gereken çizgilere genişletmiştir. Uzak uzamı yakın uzam olarak yeniden kodlanmış ve dolayısıyla eksiklikten etkilenmiştir: aslında değneğin kullanılması yakın uzamındaki eksikliğini uzak uzamına genişletmiştir.

Eylemlerimizin Değişken Menzili

Bu yüzden nesneler ve uzam, nesnelerin *sanal eylemlerin kutupları* olarak belirdiği, uzamın ise bu eylemlerin yerleştirdiği ve vücudun çeşitli kısımlarına bağlı *ilişkiler sistemi* olarak tanımlandığı pragmatik bir oluşum olarak görünmektedir. Görev alan nöral devreler, tıpkı kodladıkları eylemlerin tipolojileri gibi açıkça farklıdır.

Her şeye rağmen, ne kadar ayrı olduklarına veya birbirleriyle paralel olarak çalışmalarına bakılmaksızın, bu işlemler *eylem* tarafından ayarlanır. F5 ve F4'te bulunan eylem sözlüğünün bireysel hareketleri içermediğinden ve bu alanların hareketlerin amaca yönelik temsillerini kodladığını açıkça anlamadıkça, premotor korteksin işlevlerinin tamamen kav-

ranamayacağından birkaç kez bahsetmiştik. Daha önce gördüğümüz gibi kolumuzu ancak bir nesneyle etkileşime geçmek, onu tutmak veya savuşturmak istediğimizde uzatırız.

Bir kez daha kahve fincanı güzel bir örnek teşkil etmektedir: Eli açmaya yönelik ilk hareketten itibaren beynimiz fincanın yapılacak eylemle ilgili olan ve hem fincanın *motor dış görünüşünü* hem de *olası kavrayış uzamını* oluşturmaya katkıda bulunan özelliklerini seçer. *Motor dış görünüş,* özünü *olası kavrayış uzamından, olası kavrayış uzamıysa* özünü *motor dış görünüşten* alır. Etkili olabilmek için fincan *menzil dahilinde* ve kavrama eyleminde yer alan vücut kısımları için *sınırlanabilir* olmalıdır. Nesnenin uzamı artık eylemi gerçekleştiren çeşitli vücut kısımlarıyla ilgili konumun uzamıdır ve olası amaca yönelik hareketleri bağlamında tanımlanır. Bunlar bazen değişebilir ama nesnenin uzamdaki yerleşiminden asla ayrılamaz.

Aslında öyle olsaydı etrafımızdaki uzam bir dizi farklılaşmamış noktadan fazlası olmazdı. Ancak geçmişteki analizlerden ve Mach ve Poincaré'nin ılımlı fikirlerinden öğrendiğimiz gibi, uzam biçimini ilkin nesnelerden ve nesnelere ulaşmamızı sağlayan birçok koordine olmuş eylemden alır. Ayrıca bu görüşe göre nesneler sadece *eylemlerin varsayımlarıdır* ve bu yüzden uzamdaki konumlar vücudun sözde nesnel konumuna istinaden "nesnel konumlar" olarak yorumlanamaz. Fakat Merleau-Ponty'nin belirttiği gibi bunların "çevremizdeki işaretlerinde[33] çeşitli amaç ve beden hareketlerimiz bulunur." Bunlar sayesinde uzak uzam ile yakın uzamı ayırt etme ve birini diğerinden ayıran sınırın dinamik doğasını anlama olasılığımız vardır.

Nesneler ile uzam arasındaki yakın ilişki, daha önce gözlemlediğimiz gibi uzamsal temsilin bazı temel özellikleriyle ilgili uzamsal eksiklik araştırmalarında (yakın uzamın kodlanması, olası genişlemesi vs) sıkça incelenen bir soruyu da açığa çıkarır. Uzamsal eksikliğin ayrıca birçok araştırma

[33] Merleau-Ponty (1945, s. 166).

tarafından gösterildiği gibi nesnenin algılanmasını da engellediğini unutmamak gerekir.[34] Bu olay muhtemelen en iyi şekilde Marshall ve Halligan'ın[35] açıkladığı bir vakayla gösterilebilir. Vakada çok belirgin bir sol yarı-ihmalden mustarip hastaya birbiri ardına iki ev çizimi gösterilmiştir. Evin sağ el tarafı her iki çizimde de aynıdır ama evin sol tarafının çizimlerinden biri alevler tarafından parçalanmıştır; hastaya hangi evde yaşamak istediği sorulduğunda hiçbir fark göremediğini söylemiş ama her seferinde alevler içinde olanı işaret etmiştir. Bu yüzden iki uyarımı ayırmayı bilinçsiz olarak başarabilmesine rağmen, parieto-frontal devrelerdeki lezyonların neden olduğu uzamsal eksiklik, sadece bakarak da olsa, hastanın uyarımların *yerini belirlemesini* ve *kavramasını* engellemiştir.

Nesnelere ulaşmak imkânsız olduğunda, uzamın çeşitli bölgelerini haritalamak da imkânsız olacağından ortak eylem tabanından ortaya çıkan uzam ve nesne oluşumunun birbirine bağımlı olduğu böylece bir kez daha kanıtlanmıştır. Bu durum, önceki bölümde betimlenen ve *nesne akımı* ile *konum akımı* veya *nesne akımı* ile *nasıl akımının* zıtlığı üzerine kurulmuş yargılar gibi beynimizin işleyişiyle ilgili kesin yargılara varmanın olumsuzluklarını vurgulamaktadır. Nesnelerin sınıflandırılmasından uzamsal temsile kadar, motor sistem (özellikle *ventro-dorsal akımda* bulunan kortikal alanlar) sadece hareket kontrolünden daha ileriye giden çok sayıda işlevi göstermektedir. Bu işlevler ilerleyen bölümlerde de göreceğimiz gibi, yalnızca vücudumuz ve etrafındaki nesneleri değil, ayrıca başkalarının hareket halindeki vücutlarını içeren eylem dinamikleriyle bağlantılıdır.

---

[34] *Bkz.* Volpe *vd* (1979); Berti ve Rizzolatti (1992); Marshall ve Halligan (1988).

[35] Marshall ve Halligan (1988).

Bölüm 4

EYLEMLERİ ANLAMA

Kanonik Nöronlar ve Ayna Nöronlar

F5'in işlevsel özelliklerinin analizinden, bu alandaki nöronların çoğunun kavrama, tutma, yönlendirme gibi belirli motor eylemler sırasında etkinleştiğini ve bazılarının *ayrıca* görsel uyarımlara da tepki verdiğini gördük. Bu nöronların motor özellikleri (kodladıkları tutuş gibi) ve görsel seçicilikleri (söz konusu nesnenin şekli, boyutu ve yönü) arasında bariz bir uyum vardır. Bu uyum nesneyle ilgili görsel bilgiyi uygun motor eylemlere dönüştürme işleminde belirleyici rol oynar. Bu nöronlara *kanonik nöronlar* denir, çünkü uzun süreden beri görsel-motor dönüşümlerde premotor korteksin yer aldığı düşünülmektedir.

1990'ların başlarında maymunlar üzerinde yürütülen araştırmalarda maymun belirli görevleri gerçekleştirmek üzere eğitilmiş ama serbest hareket etmesine izin verilmiştir. Bu araştırmalar bu nöronların yalnızca görsel–motor özellikleri olan nöronlar olmadığını açığa çıkarmıştır.[1] Şaşırtıcı bir şekilde nöronların hem hayvan kendi başına bir motor eylem gerçekleştirdiğinde (yiyeceği kavramak gibi) hem de deneycinin bu eylemi gerçekleştirmesini izlerken etkinleştiği keşfedilmiştir. Bu nöronlar F5'in kortikal dışbükeyliğinde kaydedilmiş ve nöronlara *ayna nöronlar* adı verilmiştir.[2]

---

[1] di Pellegrino *vd* (1992).

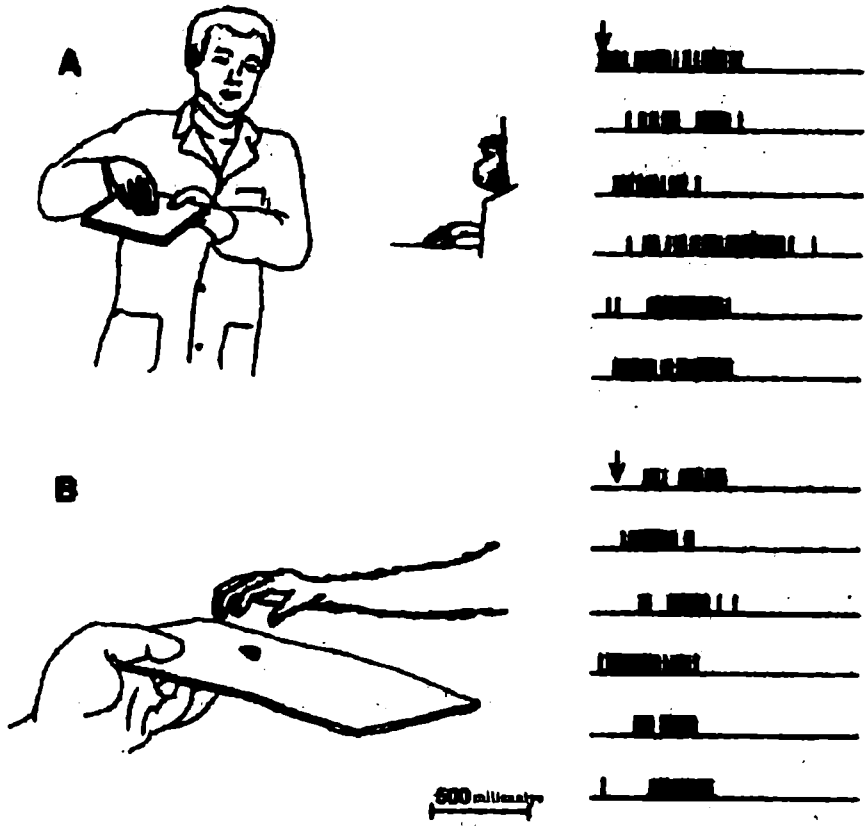
[2] Rizzolatti *vd* (1996a); Gallese *vd* (1996).

Ayna nöronlarının *motor özellikleri* diğer F5 nöronlarının motor özellikleriyle, belirli motor eylemler sırasında seçilimsel olarak etkinleşmeleri bakımından aynıdır ama *görsel özellikleri* önemli ölçüde farklıdır. Kanonik nöronların aksine ayna nöronlar yiyecek veya diğer üç boyutlu nesnelere bakıldığında etkinleşmez ya da davranışları görsel uyarımın boyutundan etkilenmez. Aslında etkinleşmeleri, vücut bölümü (el veya ağız) ile nesne etkileşimini içeren belirli motor eylemlerin gözlemine dayanır. Taklit edilen motor eylemlerin veya kolları kaldırmak veya el sallamak gibi geçişsiz hareketlerin (ilişkili bir nesne olmadan) nöron tepkisi yaratmadığını unutmamak gerekir. Önemli bir diğer konuysa, ayna nöronlarının ateşlenmelerinin gözlemlenen eylemin gözlemciye göre mesafesi ve uzamsal konumundan çoğunlukla etkilenmemesidir. Ne var ki bazı vakalarda görülen hareketin yönünden veya deneycinin kullandığı elden (sol veya sağ) etkilendiği görülmüştür.

Eğer *görsel* olarak kodlanmış etkin motor eylemleri ayırt edici kriter olarak kabul edersek, ayna nöronlar Bölüm 2'de F5 nöronlarının motor özelliklerine uygulanan sınıflandırmaya benzer sınıflara ayrılabilir: Böylece elimizde, "kavrayıcı-ayna-nöronlar," "tutucu-ayna-nöronlar," "kullanıcı-ayna-nöronlar" ve ayrıca "yerleştirici-ayna-nöronlar"(maymun deneycinin tezgâha nesne koyduğunda etkinleşir) ile "elle-etkileşim-ayna-nöronları" (bir el, nesneyi tutarken diğer elin doğrultusunda hareket eden bir el görüldüğünde tetiklenir) olur. Sınıflandırma çoğu F5 nöronunun *belirli bir tür eylem* gözlemlendiğinde (kavrama gibi) tetiklendiğini ortaya koymuştur. Diğer nöronlar pek seçici görünmemektedir. Bunlar iki, bazen de (nadir olarak) üç motor eylemin gözlemlenmesi sırasında etkinleşir.

Şekil 4.1 tipik bir "kavrayıcı-ayna-nöronun" davranışını göstermektedir. (A) koşulunda maymun deneyciyi tepsiden bir parça yiyeceği kaldırırken gözlemler. Nöron deneycinin eli yiyeceğe yaklaştığı anda etkinleşmeye ve yiyeceği almak için elin girmesi gereken şekli tahmin etmeye başlar; eylem

sona erene kadar etkinleşmeye devam eder. (B) koşulunda maymun yiyeceği alır ve bu durumda nöronun ateşlenmesi elin şekillenmesiyle ilişkilidir.



Şekil 4.1 "Kavrayıcı-ayna-nöronun" görsel ve motor tepkileri. (di Pellegrino *vd*, 1992).

Görsel tepkiler ile motor eylemler sırasındaki etkinliğin kıyaslanması ayna nöronların en önemli işlevsel özelliklerini açığa çıkarmaktadır. Bunlar kodlanan motor eylem ile onu tetikleyen gözlemlenen motor eylem arasındaki uyumdur.

Ne var ki farklı nöronların farkı düzeylerde uyumları olabilir. İki ana tür tespit edilmiştir: *tamamen uyumlu* ve *genel olarak uyumlu. Tamamen uyumlu* nöronlarda gözlemlenen eylem ile gerçekleştirilen eylem arasındaki ilişki gerçekten eksiksizdir; bunun örneği Şekil 4.2'de verilmiştir. (A) koşulunda maymun, deneycinin kuru üzümü saat yönünde ve saat yönünün tersine, sanki ikiye ayıracak gibi elinde çevirmesini izler: Nöron sadece tek bir yön için etkinleşir. (B)

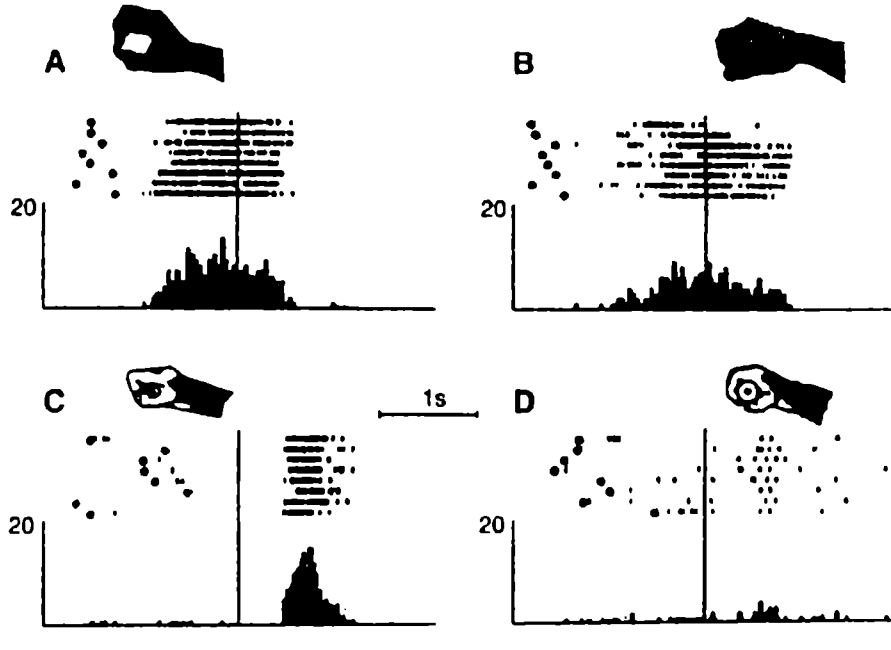
koşulunda deneyci ve maymun aynı kuru üzümü tutar: Hayvan üzümü bölebilmek için bileğini deneycinin bileğine ters yönde çevirdiğinde nöron etkinleşir. (C) koşulunda maymun hassas tutuşu kullanarak yiyeceği alır. Bu motor eylem herhangi bir etkinleşme meydana getirmez.



Şekil 4.2 Tamamen uyumlu bir ayna nöron örneği. (A) Maymun deneycinin kuru üzümü saat yönünde ve saat yönünün tersine çevirmesini gözlemler: nöron yalnızca bir yön için etkinleşir. (B) Deneyci maymunun elinde tutuğu bir parça yiyeceği döndürür ve hayvan bileğini deneycinin bileğinin tersine çevirir. (C) Maymun yiyeceği hassas tutuşla alır. Her bir deneysel koşul için dört dizi kayıt gösterilmiştir. Etkinleşme kayıtlarının üstündeki oklar döndürmenin yönünü belirtmektedir. (Rizzolatti vd, 1996a).

Genel olarak uyumlu nöronlarda, nöron tarafından görsel ve motor bakımdan kodlanan eylemler bire bir aynı olmasa da bağlantılıdır. Bu bağlantı farklı yaygınlık düzeylerinde ortaya çıkabilir. Aslında bazı nöronlar yalnızca uygulanan motor eylemlerden birine (kavrama gibi) ve gözlemlenen eylemlerden ikisine (kavrama ve tutmaya) tepki verir. Diğerleri

tek bir gerçekleştirilen ve gözlemlenen motor eylemi kodlar ama bunlar farklı seçilim derecelerine sahiptir. Örneğin Şekil 4.3'teki nöronu ele alalım. Nöron maymun deneyciyi hassas tutuş veya tüm el tutuşuyla bir nesneyi kavrarken gözlemlediği sırada etkinleşir. Ancak yalnızca hayvanın kendisi nesneyi almak için hassas tutuşu kullandığında tepki verir. Bu durumda ilk olarak bağlantılı bir başka eylemin uygulanması sırasında etkinleşirken, bir eylemi görsel olarak kodlayan nöronlar vardır. Bu tür bir ayna nöron, hayvan deneyciyi yüzeye yiyecek koyarken veya yiyeceği alırken gözlemlediği sırada etkinleşir. Bu nöronların işlevsel rolü ve kavramsal önemi konusunda çok fazla tartışma yoktur. Ancak davranışlarının, bu bölümün son paragrafında açıklayacağımız gibi motor eylemlerin zincir organizasyonunun bir sonucu olması son derece olasıdır. Çok çeşitli tipolojileri göz önüne aldığımızda, genel olarak uyumlu nöronlar maymundaki ayna nöronların yaklaşık olarak %70'ini temsil etmektedir.



Şekil 4.3 Genel olarak uyumlu bir nöron örneği. A) Deneyci bir parça yiyeceği hassas tutuşla kavrar. B) Deneyci bir parça yiyeceği tüm el tutuşuyla kavrar. C) Maymun yiyeceği hassas tutuşla alır. Nöron etkin kavrama için son derece seçici olsa da, kavramanın gözlemlenmesi sırasında seçici değildir (Gallese *vd*, 1996'dan uyarlandı).

Beslenme ve İletişim

Şimdiye kadar örneklerimizi el hareketlerinin etkinleştirdiği ayna nöronları içeren vakalarla sınırladık. Esasen ilk araştırmalar neredeyse sadece F5'in dorsal bölgesine odaklanmıştı. Bu bölgede temsil edilen hareketlerin çoğu elle bağlantılıdır. İlk bölümde bahsettiğimiz gibi elektrik mikro-uyarım ve nöron etkinliği ağız hareketlerinin de F5'in ventral bölgesinde kontrol edildiğini gösterir. Son araştırmalar bu alandaki nöronların ayna nöronlarla aynı görsel-motor özelliklere sahip olduğuna dair kanıt sağlamıştır; bu nöronlar ağızdaki motor eylemlerin etkin uygulaması ve başkalarının yaptığı benzer eylemler gözlemlenirken aynı şekilde tepki vermektedir.[3]

Şekil 4.4 hayvanda kaydedilen nöronların motor ve görsel tepkilerini özgüllüğünü değerlendirmek için deneyci ve maymun tarafından gerçekleştirilen bazı eylemleri göstermektedir. Üst ve orta paneller katı veya sıvıların alımını içeren iki tipik geçişli beden hareketini (nesneyle ilişkili beden hareketleri) gösterirken, alt paneldeki resimler dudak şaplatmak veya dişleri gıcırdatmanın yanında, maymunun iletişim davranışı repertuarına ait geçişsiz bir eylemi (dudakların dışarıya uzaması) göstermektedir.

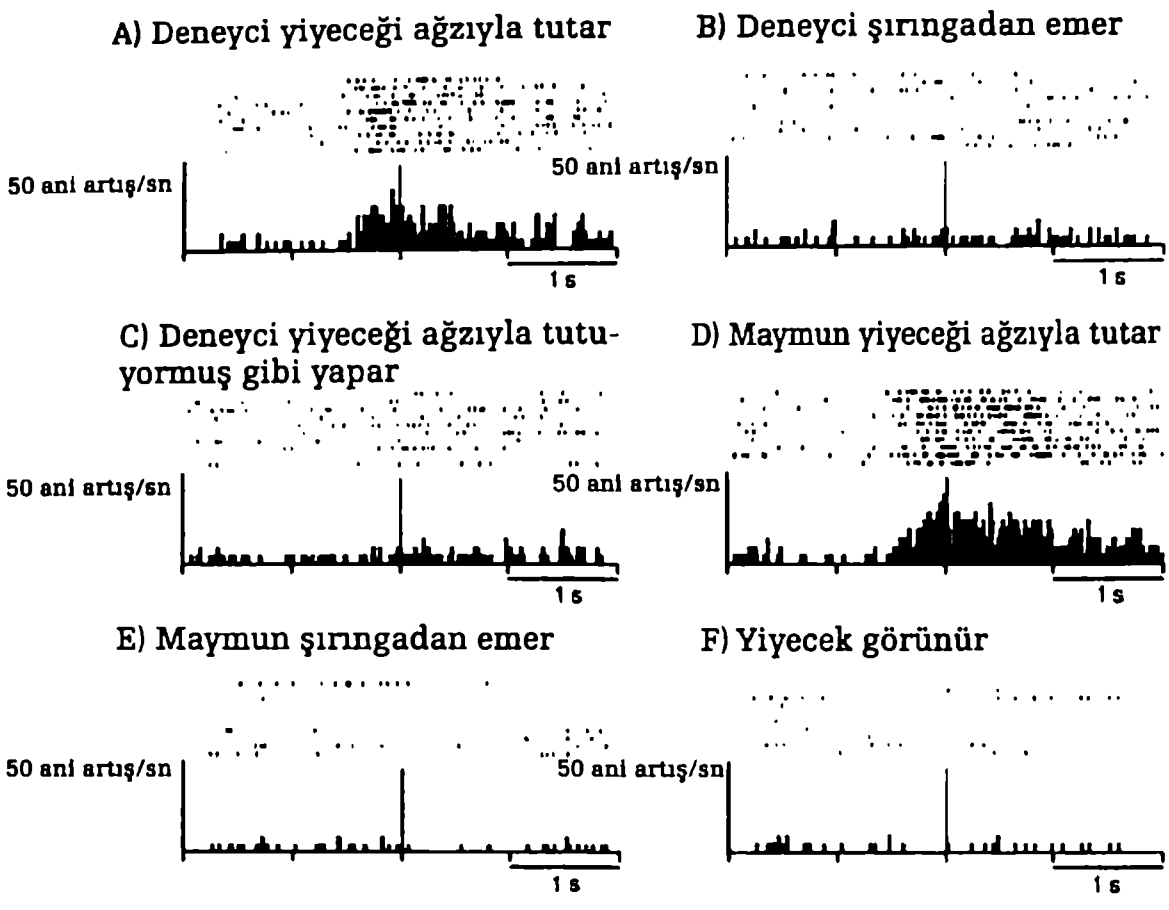
Ayna nöronların çoğu (yaklaşık %85'i) bir parça yiyeceği ağızla tutma, çiğneme veya emme gibi eylemlerin görülmesine tepki verir. Bunlar *beslenme nöronları* olarak adlandırılmıştır. İşlevsel olarak yaklaşıldığında bu nöronlar eldeki ayna nöronlara benzerdir: aslında onlar da yalnızca vücut bir nesneyle etkileşime geçtiğinde etkinleşir; nesnenin sadece görünmesi veya geçişsiz bir beden hareketinin uygulanması herhangi belirgin bir tepki üretmemektedir. Ayrıca bunların çoğu belirli bir tür eylem için seçilimseldir ve yaklaşık üçte biri tamamen uyumludur (Şekil 4.5).

[3] Ferrari *vd* (2003).



Şekil 4.4 Deneyci ve maymunun gerçekleştirdiği, ağzın ayna nöronlarını araştırmak için kullanılan geçişli ve geçişsiz hareket örnekleri. Yukarıdan aşağı: ağızla bir parça yiyeceği tutmak, şırıngadan portakal suyunu emmek; dudakları öne uzatmak (Ferrari vd, 2003).

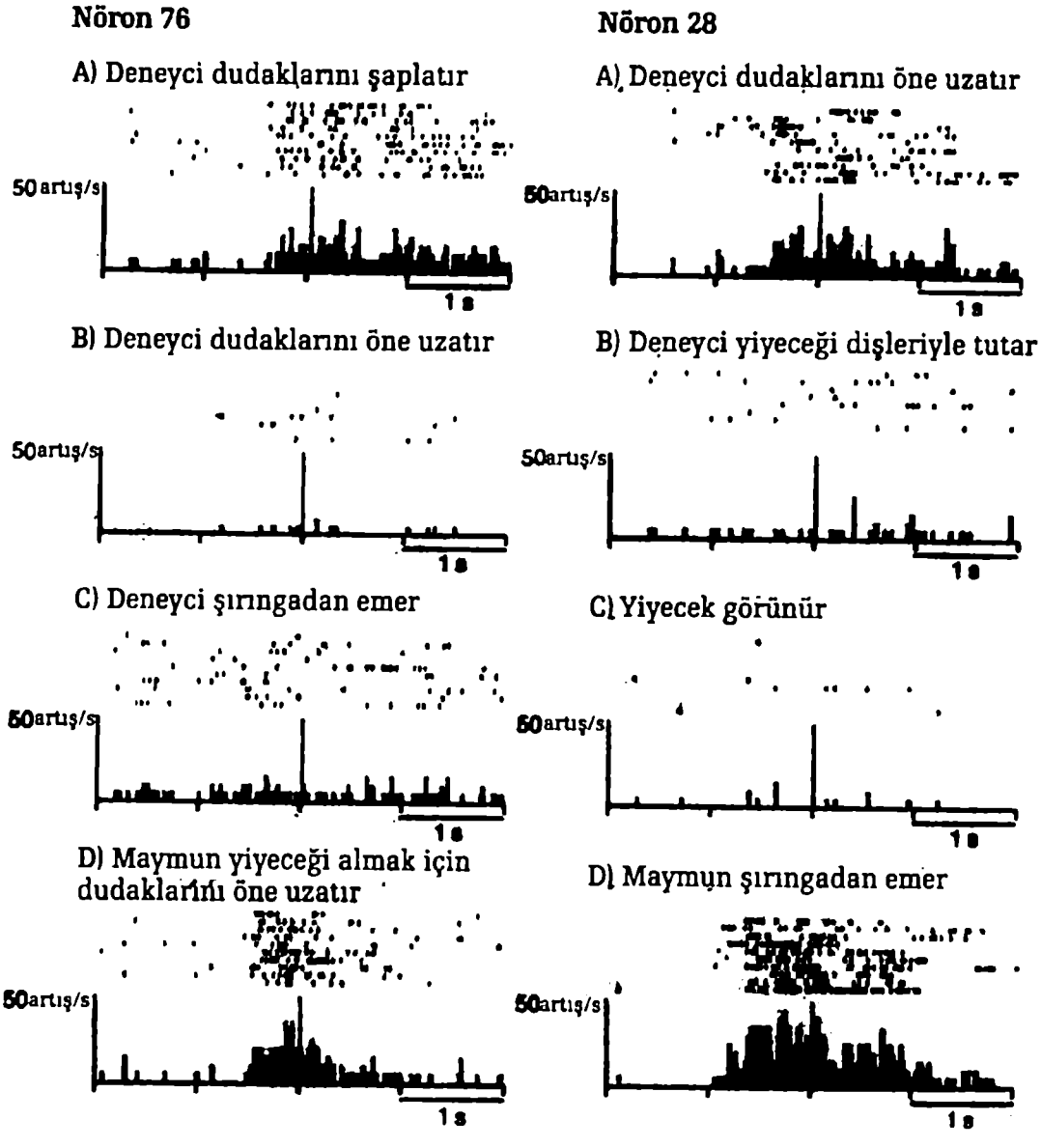
Ağızla yapılan iletişim eylemlerinin görünmesine tepki veren ayna nöronlar farklı şekilde hareket eder. Şekil 4.6'da iki örnek verilmiştir; ilkinde deneyci dudaklarını şaplatır (A), dudaklarını öne uzatır (B) ve şırıngadan emer (C). Sadece (A) önemli bir tepki oluşturur. Ancak aynı nöron hayvan yiyeceği ağzıyla tuttuğunda da etkinleşmektedir. Bunu yaparken dilini ve dudaklarını yavaşça öne uzatır (D). İkinci örnekte deneyci dudaklarını öne uzatır (A), yiyeceği dişlerinin arasında tutar (B) ve maymuna yiyeceği vermeyi teklif eder (C): Bu durumda da nöron yalnızca (A) koşulunda etkinleşir ve önceki örnekte olduğu gibi, maymun şırıngadan portakal suyu içmek (D) gibi tipik bir beslenme eylemi gerçekleştirdiğinde etkinleşir.



Şekil 4.5 "Ağızla tutuş ayna nöronu" örneği. (A) Deneyci tezgâhtaki yiyeceğe doğru ağzı kapalı olarak hareket eder ve dişleriyle yakalar. (B) Deneyci ağzını meyve suyuyla dolu şırıngaya yaklaştırır, tezgâha yaslanır ve meyve suyunu emer. (C) Deneyci (A)'daki aynı eylemi yiyecek olmadan taklit eder. (D) Deneyci yiyeceği maymuna doğru yaklaştırır ve maymun yiyeceği dişleriyle yakalayarak yer. (E) Şırınganın etrafına dudaklarını saran maymun meyve suyunu emer. (F) Deneyci değneğe yiyecek koyar ve maymunun görüş alanına götürür. Her bir panel on deneme ve bunlarla ilgili grafikleri göstermektedir. Test ve grafikler deneycinin ağzının (görsel tepki) ve maymunun (motor tepki) yiyeceği dokunduğu an ve yiyeceğin maymunun görüş alanına girdiği anı göstermektedir. (C)'de hareketin bittiği an gösterilmiştir. Dikey eksen: ani artış/sn; yatay eksen: zaman. Aralık boyutu = 20 ms. (Ferrari *vd*, 2003).

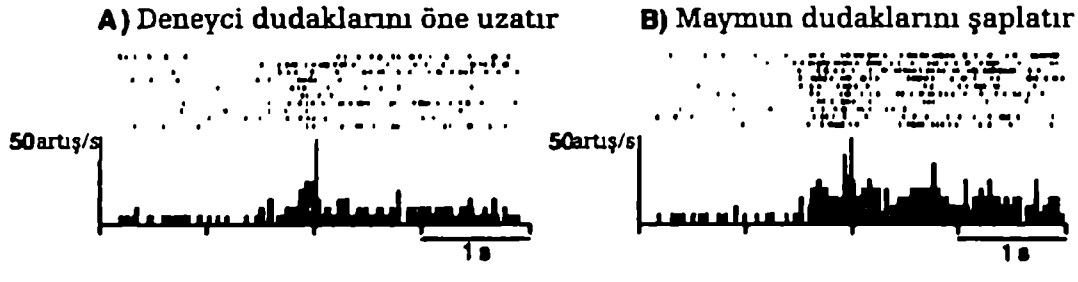
Diğer ayna nöronlarının aksine *iletişim nöronları* geçişsiz hareketler gözlemlendiğinde tepki verir. Bu tepkinin görsel uyarımla o kadar ilgili olmadığı, daha ziyade maymunun tepkiyi geçişsiz hareket olarak yorumlaması olduğu savunulabilir. Başka bir deyişle deneycinin basit bir şekilde dilini öne uzatması hareketi maymunda yalamanın motor temsilini meydana getirmektedir. Bu açıklama yalnızca ayna nöron-

ları tek bir kuramsal tasarıda birleştirdiği için caziptir. Ne yazık ki geçişsiz hareketlerin gözlemlenmesi, iletişim ayna nöronlarda hiç tepki üretmemekte ya da çok az üretmektedir.



Şekil 4.6 İki iletişim ayna nöronu örneği. Tek deneme tepkileri ve grafikleri eylemin zirve noktasına ulaştığı anı göstermektedir. Nöron 76: (A) Deneyci maymunun önünde dudaklarını şaplatır. (B) Deneyci dudaklarını öne uzatır. (C) Deneyci dudaklarını meyve suyuyla dolu şırıngaya yaklaştırır ve içindekileri emer. (D) Deneyci maymuna yiyecek teklif eder ve maymun dudaklarını öne uzatarak yiyeceği yakalar. Nöron 28: (A) Deneyci maymuna bakarak dudaklarını öne uzatır. (B) Deneyci ağzını tezgâhtaki yiyecek parçasına doğru yaklaştırır, yiyeceği yakalar ve dişleri arasında tutar. (C) Deneyci bir değnek yardımıyla yiyeceği maymunun önüne uzatır. (D) Deneyci meyve suyuyla dolu şırıngayı maymuna teklif eder ve maymun meyve suyunu emer. (Ferrari *vd*, 2003).

Önemli bir mesele hâlâ açığa kavuşmamıştır: el motor eylemlerine ve geçişsiz nöronlara bağlı ayna nöronlarının aksine, iletişim nöronları görsel ve motor tepkiler arasında hiçbir uyum göstermez. Yalnızca görsel tepkiler doğada iletişimselken, motor tepkiler geçişsizdir. Sadece motor özellikleri ele alacak olursak, genelde gözlemlenen eylem ile uygulanan eylem arasında iyi düzeyde bir ilişki vardır: dudağın öne uzatılmasının gözlemlenmesiyle etkinleşen nöronlar, maymun tarafından benzer hareketler gerektiren (şıringadan meyve suyu emmek gibi) eylemlere tepki verirken, diğerlerine tepki vermemektedir. Aynısı dudak şaplatma için de geçerlidir. Ancak bu eylemlerin farklı önemleri olduğu unutulmamalıdır. Tek tek nöronları kaydetmek için deneyde bir maymunu iletişimle ilgili beden hareketleri yapmaya ikna etmek kolay bir görev değildir. Ancak nadir de olsa başarıldığında, iletişimle ilgili bedensel hareketlerle bağlantılı belirgin bir nöron tepkisi elde edilmiştir (Şekil 4.7). Bu bulgu sadece birkaç değil, birçok nöron için aynı şeyin geçerli olduğuna inanmamızı sağlayabilir.



Şekil 4.7 İletişim ayna nöronunun dudakları öne uzatmayı kodlamasının örneği. (A) Deneyci maymuna bakarken dudaklarını öne uzatır. (B) Maymun deneycinin dudaklarını şaplatmasına dudaklarını şaplatarak tepki verir. (Ferrari *vd*, 2003.)

Deneysel koşullarda karşılaşılan zorluklar bir yana, yeme ve iletişim eylemlerinin ortak bir nöral temeli olması, özellikle insan olmayan primatlarla yürütülen belirli etoloji araştırmaları ışığında değerlendirildiğinde, oldukça ilginçtir.[4] Dudak şaplatma veya dudağı öne uzatma gibi

[4] *Bkz.* Van Hoof (1962; 1967); ayrıca *bkz.* Maestripieri (1996).

iletişim eylemleri, esasında yemeyle ilgili ve tımarlamayla bağlantılı bir hareket repertuarından evrimleşmiştir. İnsan olmayan primatlar arasında, tımarlamanın yakınlık kurma ve sosyal bağlılığın temel yollarından biri olduğu bilinmektedir: grupların oluşmasını sağlamasının ardından, gruplar çok büyüdüğünde daha zayıf üyeleri diğer hayvanlara karşı koruma işlevi olan çeşitli gruplar içinde koalisyonların oluşumunu teşvik etmektedir. Maymun diğer bir maymunun kürkünü temizleyip, pirelerini almaya başladığında, genelde ilk hareketinin ardından veya ilk hareketiyle birlikte dudak şaplatma da gelir. Beslenmeyle birlikte de dudak şaplatma gerçekleşir ama tımarlamaya göre daha az miktardadır ve sanki neredeyse maymun bu iki hareketin farkını vurgulamak ister gibidir. Bu yüzden tımarlama olmadan dudak şaplatma nesneyle ilgili işlevleri iletişim işlevlerine dönüştüren bir *ritüel motor eylem biçimidir*. Aynısı dudakları veya dili öne uzatma gibi beden hareketleri için de geçerlidir. Bu bakımdan F5 gibi bir alandaki iletişim ayna nöronlarının keşfi, görsel ve motor tepkiler arasındaki açık uyum eksikliğiyle birlikte, yeme (başka bir deyişle yiyeceği ağza taşıma ve yutma geçişli eylemi) kökenlerinden tamamen ayrılmamış iletişim işlevlerin ilk kortikalizasyon sürecini yansıtır.

Superior Temporal Sulkus ve İnferior Parietal Lobçukla Bağlantılar

Bölüm 2'de gördüğümüz gibi kanonik F5 nöronlarına gönderilen görsel bilginin çoğu anterior intraparietal alandan (AIP) gelmektedir. Şimdi sormamız gereken, hangi kortikal bölgenin ayna nöronlara duyusal girdi sağladığıdır.

On beş yıldan fazla bir süre önce David I. Perrett ve meslektaşları[5] maymunlarda superior temporal sulkusun (STS) ön kısmının, başka bir bireyin gerçekleştirdiği çok sayıda vücut hareketinin görünüşüne göre seçerek tepki veren nö-

[5] *Bkz.* Perrett *vd* (1989; 1990).

ronlar barındırdığını göstermiştir: bazı nöronlar maymunların kafa veya göz hareketleri gözlemlenirken etkinleşmiş, diğerleri gövde ve bacak (yürüme) hareketleri gözlemlenirken tepki vermiş, başka bir grup da özel el-nesne etkileşimlerini kodlamıştır.

Bu ikinci grubun nöronlarının görsel özellikleri F5 ayna nöronlarınınkine çok benzer. Her iki nöron topluluğu da büyük ölçüde, gözlemlenen aynı tür eylemleri, çeşitli soyutlama düzeyleriyle (elle kavrama, hassasiyet kavrayışıyla kavrama gibi) kodlamakta ve deneyci geçişsiz hareketler yaptığında veya nesne olmadığında etkili bir geçişli eylemi taklit ettiğinde etkinleşmemektedir. Ancak temel bir fark vardır: F5 ayna nöronlarının aksine STS nöronları, hareketlerle bağlantılı olarak etkinleşmeyen, tamamen görsel nöronlardır. Bu nedenle bunlar, ayna nöronlarının esas özelliği olan görsel-motor kombinasyondan mahrumdur.

STS nöronları son derece ilgi çekicidir. Bunun nedeni yalnızca özellikleri değil, aynı zamanda nöronların ayna nöronlar kadar karmaşık olabileceklerini anlamamıza yardımcı olmalarıdır. Diğerleri tarafından gerçekleştirilen biyolojik hareketlerin kodlamasının nasıl belirli bir sistemde gerçekleştiğini ve bu hareketleri tanımlama sürecinin görsel sistemde nasıl başladığını gösterirler. Buradan sonra motor alanlara gönderilen görsel bilginin bu nedenle motor nöronların karmaşık görsel özelliklerine katkıda bulunduğunu varsayabiliriz.

Sıradaki soru bilginin STS'den F5'e nasıl iletildiğidir. Anatomik bir bakış açısıyla yaklaştığımızda, STS doğrudan ventral premotor kortekste değildir. Ancak inferior parietal lobçuk ve prefraontal lobun kısımlarıyla son derece bağlantılıdır.[6] Bu yüzden gözlemlenen eylemlere ilişkin görsel bilgi F5'e bu iki yoldan biriyle ulaşabilir. İkinci yol büyük olasılıkla daha önemsizdir: STS'den bilgi alan F5 ile prefrontal lob arasındaki bağlantıların çok güçlü olmadığı bilinmek-

[6] Selzer ve Pandya (1994).

tedir; diğer bir yandan, F5, PF ve PFG alanlarının oluşturduğu inferior parietal lobçuğun rostral* kısmıyla son derece bağlantılıdır.[7]

Dahası PF-PFG nöronlarının işlevsel özellikleri PF-PFG bileşeninin STS ile F5 arasında bir köprü olarak kabul edilebileceğini göstermektedir. 1980'lerde Jari Hyvärinen[8] ve meslektaşları tarafından yapılan bir araştırma bu bileşene ait nöronların duyusal (bedensel-duyusal ve görsel) uyarıma tepki verdiğini ve bu nöronların yaklaşık üçte birinin ayrıca el ve ağzın gönüllü hareketleri sırasında da etkinleştiğini göstermiştir. Ancak daha sonraki araştırmalar[9] görsel uyarıma tepki veren nöronların yaklaşık %40'ının, kavrama, tutma, uzanma gibi elle gerçekleştirilen motor eylemler gözlemlenirken etkinleştiğini ve daha da önemlisi çoğunluğun (yaklaşık %70), maymun eli, ağzı veya her ikisiyle eylem gerçekleştirirken tepki veren motor özellikleri olduğunu göstermiştir. Bunlar *parietal ayna nöronlardır.*

F5 nöronları gibi parietal ayna nöronlar da gereç veya nesne sadece gözlemlenirken, hatta bir eylem taklit edilirken etkinleşmez. Yarısı yalnızca bir tür motor eylem için, diğer yarı da iki tür için seçicidir (örneğin, kavrama ve bırakma). Gözlemlenen ve uygulanan eylemler arasındaki ilişki bakımından F5 nöronları gibi davranırlar: Bazıları tamamen uyumlu olsa da çoğunluk genel olarak uyumludur.

Ayna Nöronlarının İşlevi

Artık F5 ve PF-PFG alanlarında kaydedilen ayna nöronların işlevsel rollerini açığa kavuşturmamız lazım. Yüzeysel olarak baktığımızda maymunun başka bir birey (bizim durumumuzda deneyci) tarafından gerçekleştirilen eylemleri gözlemlemesi sırasında bu nöronların etkinleşmesini özel

---

* Burun bölgesine yakın –yn.

7 *Bkz.* Petrides ve Pandya (1984); ayrıca Matelli *vd* (1986). Okuyucu bu konuyla ilgili daha detaylı bilgiyi bu kitabın ilk bölümünde bulacaktır.

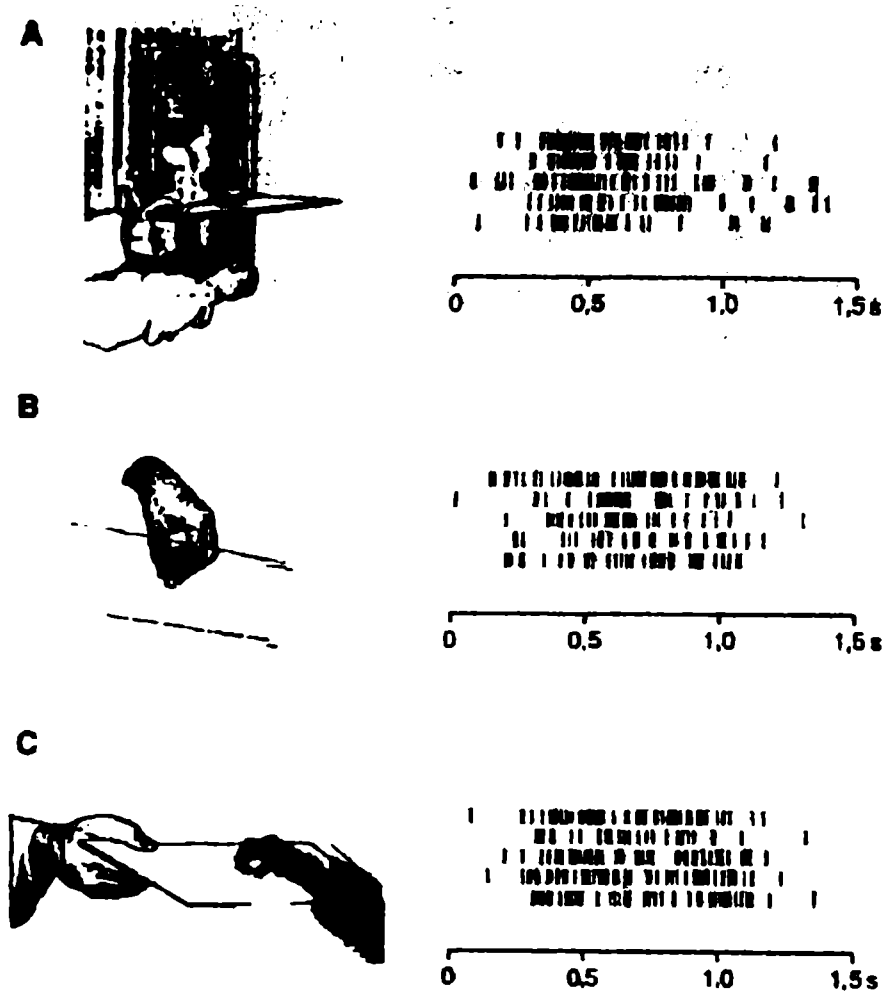
8 Leinonen *vd* (1979); Leinonen ve Nyman (1979); Hyvärinen (1981). Ayrıca *bkz.* Graziano ve Gross (1995).

9 Fogassi *vd* (1998); Gallese *vd* (2002).

olmayan unsurlara (dikkat veya yiyecek beklentisi gibi) bağlayabilir veya hayvanın alanında olabilecek herhangi bir rakibe karşı üstünlük sağlamak için en hızlı şekilde gördüğü beden hareketlerini tekrar etmesini sağlayan eyleme hazırlığa dayandırabiliriz. Durum bu olsaydı ayna nöronlar ya özel bir işlevsellikten mahrum olurdu ya da premotor kortekste yaygın olarak bulunan ve hareketin etkin gerçekleşmesinden önce etkinleşen "hazırlayıcı nöronların" özel bir kategorisi olarak kabul edilirdi.

Daha yakından bakınca bu varsayımların hiçbirinin kabul edilebilir olmadığını görüyoruz. Ayna nöronlarının çoğunda bulunan tepkilerin seçilimi ve görsel-motor uyum hayvanların yiyecek beklentisi veya başka çeşit ödüllerle ilgili davranışlarına atfedilemez. Şekil 4.8'de betimlenen deney bunun kanıtıdır. (A) ve (B)'de nöronları kaydedilmekte olan maymun diğer maymunu veya deneyciyi elleriyle yiyeceği alırken izlemiştir; (C)'de maymunun kendisi aynı eylemi gerçekleştirmektedir. Bu koşulların ikisinde de maymun yiyeceğe yetişememiş ve hiçbir ödül almamış olmasına rağmen, ayna nöronlar hem (A) hem de (B)'de etkinleşmiştir.

Ayna nöronlarının etkinliğinin, harekete hazırlığın bir türü olarak açıklanması pek tatmin edici değildir. Şekil 4.8'de maymun yiyeceğin alınmasını ilk kez gözlemlediğinde eyleme hazırlanması için hiçbir nedeni yoktur. Çünkü yiyecek ulaşamayacağı kadar uzaktadır. Okuyucularımız geçmiş deneylerin hiçbirinde motor eylemin görünüp uygulanması sırasında ayna nöronlarının etkinleşmediğini hatırlayacaktır. Ayna nöronlarının, maymuna ulaşamayacağı bir mesafeden yiyecek verilirken asla etkinleşmeyeceğini unutmamalıyız. Maymunun tepkileri eylemin hazırlığına bağlı olsaydı, ayna nöronlar hareketi gerçekleştirmeden önceki aşamada etkin olmuş olurdu.



Şekil 4.8 "Kavrayıcı ayna nöronun" etkinleşmesi. (A) Nöronları kaydedilen maymun şekilde gösterilen yiyeceği elleriyle alan diğer bir maymunu izler; (B) Maymun deneycinin yiyeceği almasını izler; (C) Maymun aynı hareketi gerçekleştirir. Her bir panel 5 denemeyi göstermektedir. Nöronun aynı anda gerçekleşen neredeyse hiçbir eylemi yoktur (Rizzolatti *vd*, 1996a).

Birkaç yıl önce Marc Jeannerod motor görüntülemeyle ilgili bir makalede ayna nöronlarının işlevlerine farklı (ve daha gelişmiş) bir yorum getirmiştir.[10] Bir sınıf ve orkestra şefinin karmaşık bir parçayı kemanla çalmasını dikkatle izleyen ve daha sonra bu parçanın aynısını çalması gereken bir öğrenci düşünün. Bunu yapmak için orkestra şefinin el ve parmaklarının hızlı hareketlerinin motor bir görüntüsünü oluşturması gerekir. İşte Jeannerod'a göre bu motor görüntünün üretilmesinden sorumlu nöronların aynıları,

[10] Jeannerod (1994).

öğrencinin parçayı hazırlama ve uygulaması sırasında da etkinleşecektir. Başka bir deyişle ayna nöronların etkinleşmesi taklitle öğrenilebilecek gözlemlenen motor eylemin bir "iç motor temsilini" yaratacaktır.

Jeannerod'un önerisi, çok değerli olmasının yanında, daha önce gördüğümüz deneysel verilerle de uyumludur. Ayna nöronların görsel ve motor tepkileri arasındaki yakın bağlantı, bir birey diğerlerinin gerçekleştirdiği eylemleri gözlemlerken, beyninde eylemin organize edilmesi ve etkili olarak gerçekleştirilmesi sırasında kendiliğinden etkinleşen potansiyel eylemlere benzer potansiyel bir motor eylemin ortaya çıktığını göstermez. Fark şudur: bir durumda eylem potansiyel aşamada kalırken ("iç motor temsil" olarak), diğer durumda somut bir dizi harekete dönüşmektedir. Ancak Jeannerod'a katılmayacağımız bir nokta vardır: Bize göre ayna nöronlarının birincil işlevi taklit davranışıyla bağlantılıdır.

Sonraki sayfalarda sık sık taklit olarak değerlendirilen ve bazen de taklitle karıştırılan çok sayıda fenomeni daha ayrıntılı olarak inceleyeceğiz; ayrıca insan kapasitelerinin, başkaları tarafından gerçekleştirilen hareketlerin ardından, ayna nöron sistemine dayanarak aynı hareketi gerçekleştirmeyi ne kadar öğrenebileceğini değerlendireceğiz. Son yıllarda bilhassa etolojistler taklidin kelimenin tam anlamıyla insan ve (muhtemelen) insana benzeyen kuyruklu maymunlara ait bir ayrıcalık olduğunu düşünmektedir. Daha önce açıkladığımız deneylerde araştırılan makaklar için bu geçerli değildir.[11] Bu nedenle Jeannerod'un yorumuna tamamen katılamayız: F5 ve PF-PFG kompleks ayna nöronların işlevinin gelişim kökeni daha eskiye dayanır. Verilen örnekler temelinde de bu nöronların *esasen "motor etkinliklerin" anlamını, yani başkalarının gerçekleştirdiği eylemleri kavramakla* ilgili olduğu söylenebilir.[12]

---

[11] Diğerlerinin yanı sıra *bkz.* Byrne (1995); Tomasello ve Call (1997); Visalberghi ve Fragaszy (1990;2002)

[12] di Pellegrino *vd* (1992).

Kullandığımız "kavramak" terimi, gözlemcinin (bizim durumumuzda bu maymundur) açık ve hatta reflekse dayalı "görülen eylem ve gerçekleştirilen eylem aynı veya benzerdir" bilgisine sahip olduğu anlamına gelmez. Söylemeye çalıştığımız şey çok daha basittir: Biz, gözlemlenen "motor etkinliklerdeki" eylemin türünü, nesnelerle etkileşen belirli bir kiple karakterize edilen eylemin türünü anında ayırt edebilme, bu eylemi bir başka eylemden ayırma ve son olarak bu bilgiyi en uygun biçimde tepki vermek için kullanma becerisinden bahsediyoruz. Dolayısıyla daha önce anterior intraparietal alanın (AIP) görsel-motor nöronları ve F5 kanonik nöronlarıyla ilgili söylenenler bu durumda da geçerlidir: Görsel uyarım, etkin olarak gerçekleştirilmese bile karşılık gelen motor eylemden başlayarak anında kodlanır. Yalnızca tek bir önemli fark vardır: Ayna nöronlarının durumunda görsel uyarım bir nesne veya bu nesnenin hareketleri tarafından oluşturulmaz. Bunun yerine nesneyi kavrama, tutma veya kullanma hedefleri olan başka bir bireyin nesneyle ilgili hareketleri tarafından oluşturulur. Nesnelerle ilgili olarak, eylemi gerçekleştirmek için gözlemcinin kapasitesini düzenleyen motor eylemlerin sözlüğü sayesinde bu hareketler gözlemciye bir anlam ifade eder. Maymunun durumundaysa yiyeceği kavrama, tutma, ağıza taşıma gibi hareketler anlam ifade edecektir: bu nedenle deneycinin elini hassas tutuşa getirerek yiyeceği ağzına doğru götürdüğünü gördüğünde, anında "motor etkinliklerin" *anlamını algılamakta* ve *bunları kasıtlı eylem* bakımından *yorumlamaktadır.*

Eylemin Görsel Temsili ve Motor Eylem Olarak Anlaşılması

Bu duruma şu açıdan itiraz edilebilir: Yukarıda da tartışıldığı gibi diğerlerinin vücut hareketlerinin gözlemlenmesine ve bazen de el-nesne etkileşimlerine seçici olarak tepki veren nöronlar, superior temporal sulkusun (STS) anterior bölgesinde bulunmuştur. STS alanlarının görsel, oksipital ve

temporal kortikal alanlarla bağlantılı olduğundan ve birçok açıdan ventral akımla paralel bir devre kurduğundan bahsetmiştik (*bkz.* Şekil 2.7). O halde başkalarının eylemlerini gözlemcinin beyninde kendi motor eylemleri bakımından kodlayan bir ayna nöron sistemi önermenin ne anlamı vardır? Başkalarının eylemlerini anlamanın, gözlemci tarafından herhangi bir motor müdahale olmadan tamamen görsel analiz mekanizmalarına ve gözlemlenen eylemi oluşturan çeşitli elementlerin sentezine dayalı olduğunu varsaymak çok daha kolay olmaz mıydı?

Perrett ve meslektaşları[13] eylemin görsel kodlamasının STS'nin anterior bölgesinde şaşırtıcı düzeyde bir karmaşıklığa ulaştığını göstermiştir. Örneğin bakışların yönünün gözlemlenmesine dair bilgi ile bireyin gerçekleştirdiği hareketlere dair bilgiyi bir araya getirebilen nöronlar vardır. Bu tür nöronlar yalnızca maymun, deneyciyi baktığı yönde bulunan bir nesneyi alırken gördüğünde etkinleşir. Deneyci bakışlarının yönünü değiştirirse, eyleminin gözlemlenmesi dikkate değer bir nöron etkinliğini tetiklemez. Ancak bu seçiciliğin veya daha genel terimlerle ifade etmek gerekirse gözlemlenen eylemin farklı görsel yanlarını birbirine bağlama kapasitesinin, "anlamak" teriminin kullanımına yeterli zemin hazırlayıp hazırlamadığını kendimize sormamız gerekir. F5 ve PF-PFG'nin motor etkinleşme özelliği STS'nin yalnızca görsel özelliklerinden türeyemeyecek bir öğe eklemektedir. Bu öğe olmadan eylemin görsel özellikleri arasındaki bağlantı en iyi ihtimalle sıradan kalacak, gözlemci için bütünsel bir anlam taşımayacaktır.

Motor bir bakış açısıyla baktığımızda, bir şeye uzanma eylemi ile bakışların yönü arasındaki bağlantı kesinlikle tesadüf değildir: küçük kulübede öğrendiğimiz üzere, bir nesneyi almanın en iyi yolu ona bakmaktır. Tüm başarılı stratejiler gibi, bu da eylem sözlüğümüzün bir parçası olmuştur. Bu nedenle birinin bu eylemi kopyaladığını gördüğümüzde

[13] Jellema *vd* (2000; 2002).

motor sistemimiz *rezonans* moduna geçmektedir. Bu sayede hareketlerin isteme dayalı yönlerini ayırt edebilir ve eylemin türünü anlayabiliriz.

Ayna nöronlarının görsel-motor özellikleri, görsel bilgiyi motor bilgiyle koordine etmelerini sağlamaktadır. Onların bir eylem sırasında motor nöronlar olarak etkinleşmesi, yalnızca tür, kip ve eylemin zamanlamasını kodlamaları nedeniyle değil, ayrıca bu eylemin gerçekleşmesini kontrol ettikleri için öne çıkmaktadır. Öngörü mekanizması olmadan motor kontrol işlemi gerçekleşemez. Bu nedenle tüm kontrol işlemleri belirli bir nöron etkinliği ile üretilen etki arasında bir ilişki belirler. F5 ve PF-PFG alanlarının özel durumunda, bu etkilerin *birlikte doğrulanması* çeşitli nöronların kodladığı eylemlerin anlamlarına dair *temel bir motor bilgi* yaratır. Bu bilgi hem eylemin gerçekleşmesi hem de eylemin başkaları tarafından yapılması sırasında kullanılabilir. Aynı nöral düzenin etkinleşmesi bize başkalarının eylemlerini *anlamak* için gözlemcinin kendi eylemlerini düzenleyen aynı motor ilke bilgisine sahip olması gerektiğini gösterir.

Son zamanlarda yapılan bazı deneyler bu motor bilginin duyusal bilginin işlenmesinde temel bir rol oynadığı varsayımını desteklemektedir. O kadar ki motor bilgi olmadan *eylemi anlamaktan* bahsetmek zor olacaktır.[14] Maria Alessandra Umiltá ve meslektaşları birçok F5 nöronunun deneyci tarafından gerçekleştirilen eylemlere tepki verdiğini göstermiştir. Bu tepki son aşamada (başka bir deyişle el ve nesnenin etkileşime geçtiği kritik aşama) eylemlerin maymundan saklanmasından bağımsız olarak gerçekleşmektedir. Şekil 4.9 Umiltá ve meslektaşlarının deneyini göstermektedir. Nöronlar dört farklı koşulda kaydedilmiştir: (A) koşulunda maymun deneycinin ne yaptığını gözlemlemekte olup, eylemin son kısmını tamamen görebilir (nesnenin kavranması); (B) koşulunda son kısım bir perde ile gizlendiğinden, maymun yalnızca eylemin başlangıcını görür; (C) ve (D)

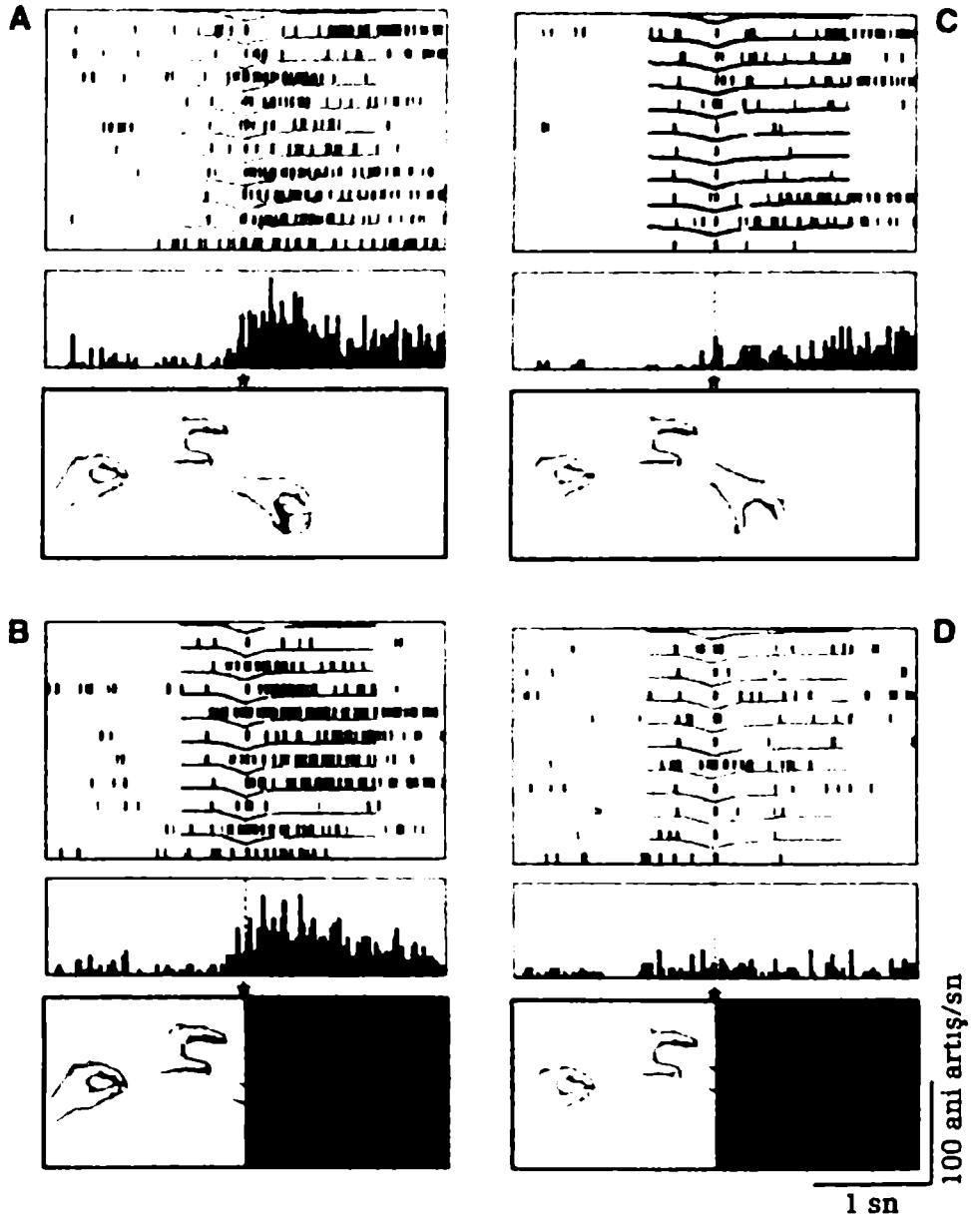
[14] Umiltá *vd* (2001).

koşulları (A) ve (B) koşullarına benzerdir ama deneyci eylemi yapıyormuş gibi yapar; ortada nesne yoktur.

Kayıtlara göre, maymunun eylemin son kısmını görememesi, deneycinin elinin tamamen görünür olduğu koşula göre nöron etkinliğini hiçbir şekilde değiştirmemektedir. (B) koşulunda maymun nesnenin perdenin arkasına konduğunu görmüştür. Ancak nöronun tepkisi yalnızca "nesnenin hatırlanması" olarak yorumlanamaz. Çünkü öyle olsaydı etkinliğin nesne göründüğü zaman başlaması gerekirdi ancak böyle olmadı. Aksine nöronun davranışı maymun tüm eylemi izlediğinde ve yalnızca eylemin bir kısmını izlediğinde aynı potansiyel motor eylemin meydana geldiğini göstermektedir. Aslına bakarsanız maymunun gözlemlenen eylemin kayıp kısmıyla etkileşime geçmesini, böylece görülen kısmi dizinin genel anlamını kavramasını sağlayan şey tam da bu potansiyel motor eylemdir ("iç motor temsil").

Evelyn Kohler ve meslektaşları[15] tarafından yapılan bir araştırma, ayna nöron etkinliğinin gözlemlenen eylemin anlamını yansıttığı ve yalnızca görsel özelliklerine dayalı olmadığı varsayımını destekleyen daha çok kanıt sağlamıştır. Araştırmacılar hem maymun deneyciyi ses yaratan bir eylem gerçekleştirirken izlediğinde hem de eylemi görmeden sesi duyduğunda etkinleşen iki modlu F5 ayna nöronunun özel bir türünü (işitsel-görsel nöronlar) belirlemiştir.

[15] Kohler *vd* (2002); ayrıca *bkz.* Keynes *vd* (2003).

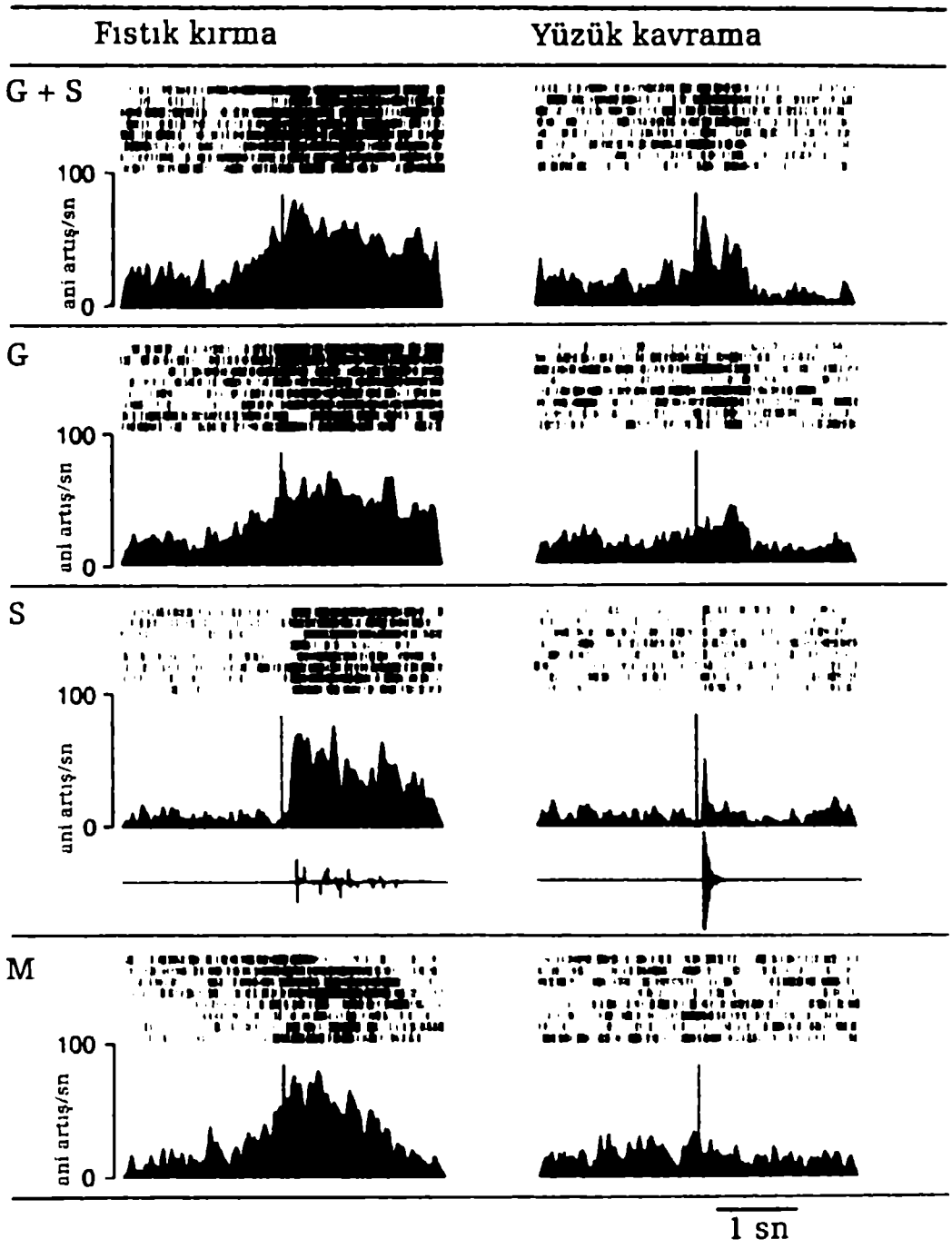


Şekil 4.9 Elle kavrama görünür olmadığında tepki veren bir F5 kavrama ayna nöronunun örneği. Her bir panelin alt kısmı deneycinin gerçekleştirdiği eylemi, maymunun bakış açısından gözlemlendiği gibi göstermektedir. (A) ve (B) koşullarında deneyci elini nesneye doğru uzatır ve nesneyi kavrar. (C) ve (D) koşullarında eylemi gerçekleştiriyormuş gibi yapar. Deney iki temel koşuldan oluşur: kavrayan elin görünmesi: (A) ile (C) ve kolun uzanması; ancak kavramanın olmaması: (B) ve (D). (B) ve (D) koşullarındaki taranmış alan maymunun deneycinin elini görmesini engelleyen perdeyi göstermektedir. Her bir panelin üst kısmı, deneycinin elinin ilgili hareketleri sırasında kaydedilen nöron tepkilerini ve ilgili grafikleri göstermektedir. Dikey çizgi deneycinin elinin bir fotoseli etkinleştirdiği noktayı göstermektedir; perdenin olduğu koşulda ise deneycinin elinin perdenin arkasında kaybolduğu noktayı işaretlemiştir. (A) ve (B) koşullarındaki nöron tepkilerin benzerliğini ve (C) ile (D) koşullarındaki edimsel yokluğu göz önünde bulundurunuz. (Umiltá *vd* 2001.)

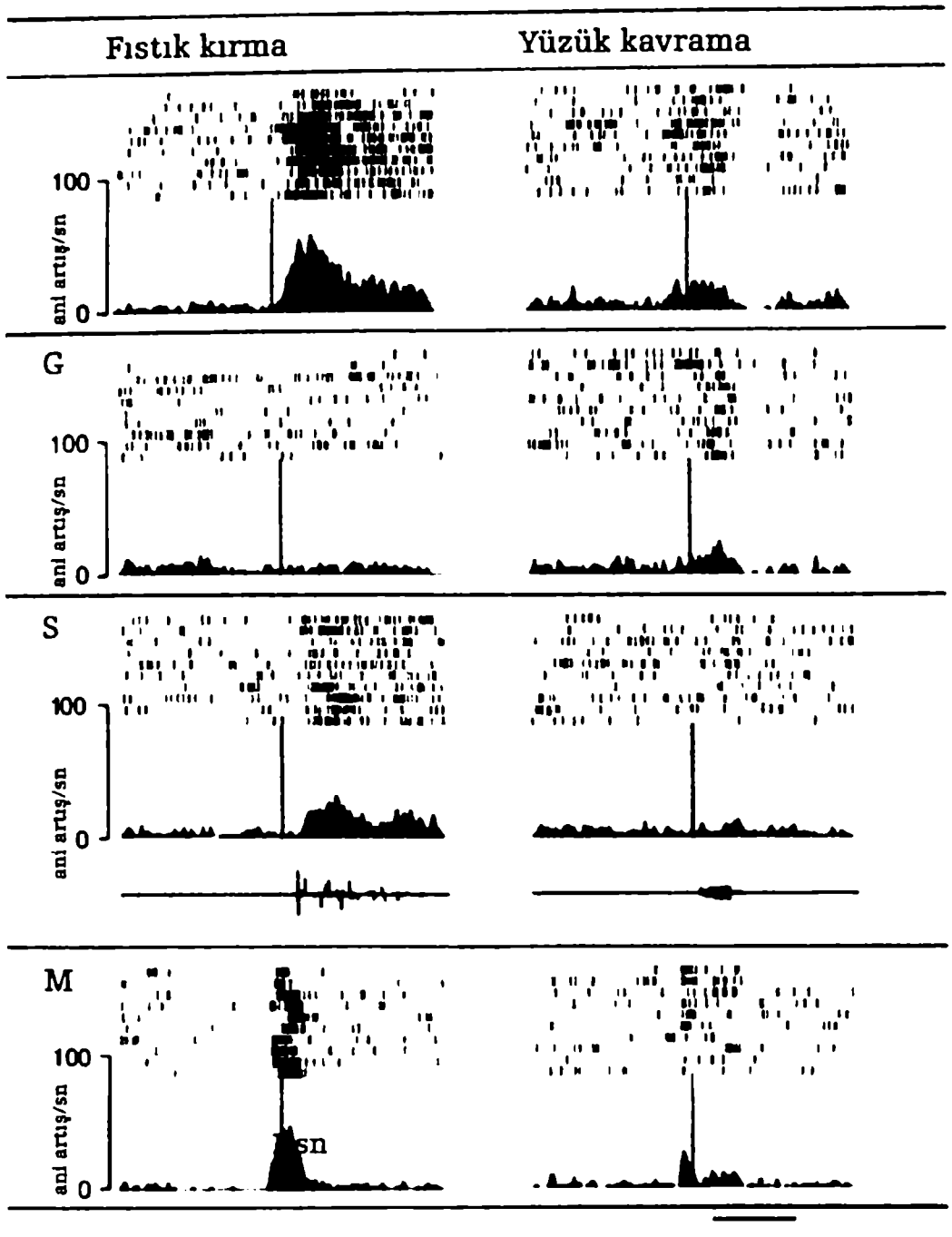
Şekil 4.10 bu iki nöronun davranışını göstermektedir: Yalnızca belirli bir eylem için (örneğin, fıstık kırmak) seçici olmakla kalmazlar, ayrıca farklı deney koşullarındaki (görüntü ve ses, yalnızca görüntü, yalnızca ses ve motor uygulama) tepkileri de açıkça benzerdir. Bu da uyandırılan potansiyel motor eylemin her zaman aynıyken, duyusal bilginin duruma göre değişebildiğini gösterir. Eylemin görsel yönleri yalnızca kavramayı düzenlemeyle ilgili gibi görünür. Fakat eğer eylem diğer unsurlar aracılığıyla (ses gibi) anlaşılabiliyorsa, ayna nöronlar görsel uyarımın olmadığı durumlarda bile deneycinin eylemini kodlayabilirler.

Eylemin Melodisi ve İstemin Anlaşılması

F5 ve PF-PFG ayna nöronlarının bu gösterimi, başkalarının eylemlerini anlamanın ayna mekanizmanın tek işlevi olarak yorumlanmaması gerektiğini vurgulamaktadır. Sonraki sayfalarda ayna nöron işlevlerinin kapsamını gösterecek, insanlarda ve insan olmayan primatlarda görev yapan kortikal alanların haritasını vereceğiz. Şüphesiz ki bu durum, eylemleri anlamanın F5 ve PF-PFG nöronları tarafından düzenleniyor olmasının ve duyusal-motor tepkilerinin benzerliğiyle işaretlenmiş olmasının önemini asla değiştirmemektedir. Gördüğümüz gibi bu reflekse dayalı olmayıp pragmatik olan kökeni, üstü kapalı olarak anlamanın bir çeşididir; belirli bir duyusal kiple sınırlanmamış olmasına rağmen motor uygulamayı düzenleyen ve kontrol eden eylemlerin sözlüğüne bağlıdır.



Şekil 4.10 İki "işitsel-görsel" F5 ayna nöronu. Grafiklerdeki dikey çizgiler görüntü ve ses (G + S) ve yalnızca ses (S) koşullarındaki ses emisyonunun başlangıcını gösterir; yalnızca görüntü (G) koşulunda işitsel uyarım mevcutsa sesin yayıldığı noktayı gösterir; son olarak motor koşulda maymunun nesneye dokunduğu anı belirtir. (Kohler *vd*, 2003.)

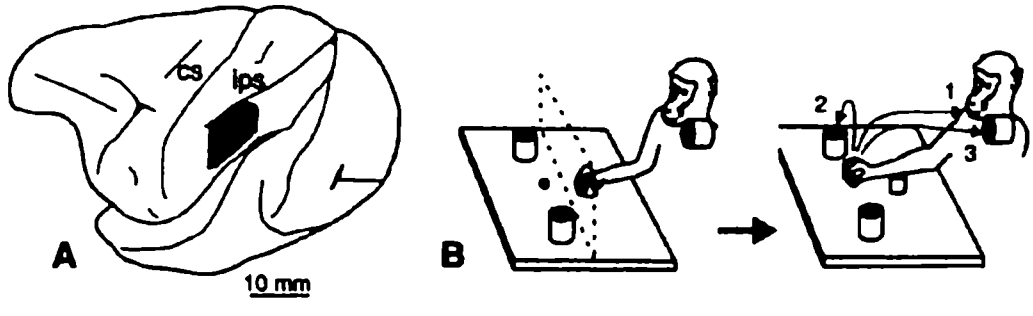


Şekil 4.10 (devamı)

Bu nedenle görsel bilginin kısmen ve hatta tamamen, işitsel uyarımla değiştirilebilir olması tesadüf değildir. STS nöronlarının kodladığı bilgi gibi tamamlanmış veya çok gelişmiş bile olsaydı ancak PF-PFG ve F5 nöronlarının ortak bağlantısı aracılığıyla elde edilebilen söz konusu *motor öneme* sahip olamazdı; bu bağlantı sayesinde başkaları tarafından gerçekleştirilen veya gözlemci tarafından görülen/duyulan hareketler gözlemcinin hedefe yönelik, yani kasıtlı motor

eylemlerinin özel anlamlarını anlamasını sağlar. Bu yüzden kendi eylemlerimizin motor bilgisine sahip olmamız, başkalarının eylemlerinin anında anlaşılması için gerekli ve yeterli bir koşuldur. İlerideki paragraflarda da görüleceği gibi bu bilgi kasıtlı bilincin temellerini inşa etmek için hayati öneme sahiptir. Çünkü bu yalnızca şimdiye kadar bahsedilen bireysel motor eylemlerle değil, ayrıca bu motor eylemlerin daha karmaşık eylemlere bağlanmasıyla da ilgilidir.

Motor organizasyonun bu yönü kısa süre önce Leonardo Fogassi ve meslektaşları[16] tarafından araştırılmıştır. Araştırmada maymun bir nesneyi kavradığında etkinleşen bir dizi parietal ayna nöron (Şekil 4.11 A) kaydedilmiştir. Deneyde iki koşul vardır: İlkinde, maymun elini önceden belirlenmiş bir noktadan önündeki yiyecek parçasını tutmak için hareket ettirir, sonra da yiyeceği ağzına taşır; ikinci koşulda elin başlangıç noktası aynıdır, ancak maymun yiyeceği ağzına taşımak yerine kutuya koyar (Şekil 4.11 B).



Şekil 4.11 (A) İnferior parietal lobun araştırmada kaydedilen kısmını gösteren, maymun beyninin yandan görünümü (taranmış alan); (B) deneysel paradigma. Kutu ya yiyeceğin yanına ya da omzun üstüne yerleştirilmiştir. Yiyeceğe uzanmak/yiyeceği tutmak için gereken hareketin hızı, ardından gelen motor eylem tarafından etkilendiği için, kutunun konumu (ve devamlı olarak hareketin kinematikleri) değiştirilerek, nöronların seçiciliğinin kinematik faktörlere mi, yoksa eylem hedefine mi bağlı olduğunu ayırt edebilmek mümkün hale gelmiştir. Deneyin sonuçları nöronların seçiciliğini belirleyen şeyin aslında hedef olduğunu ortaya koymuştur. (Fogassi *vd*, 2005.)

[16] Fogassi *vd* (2005).

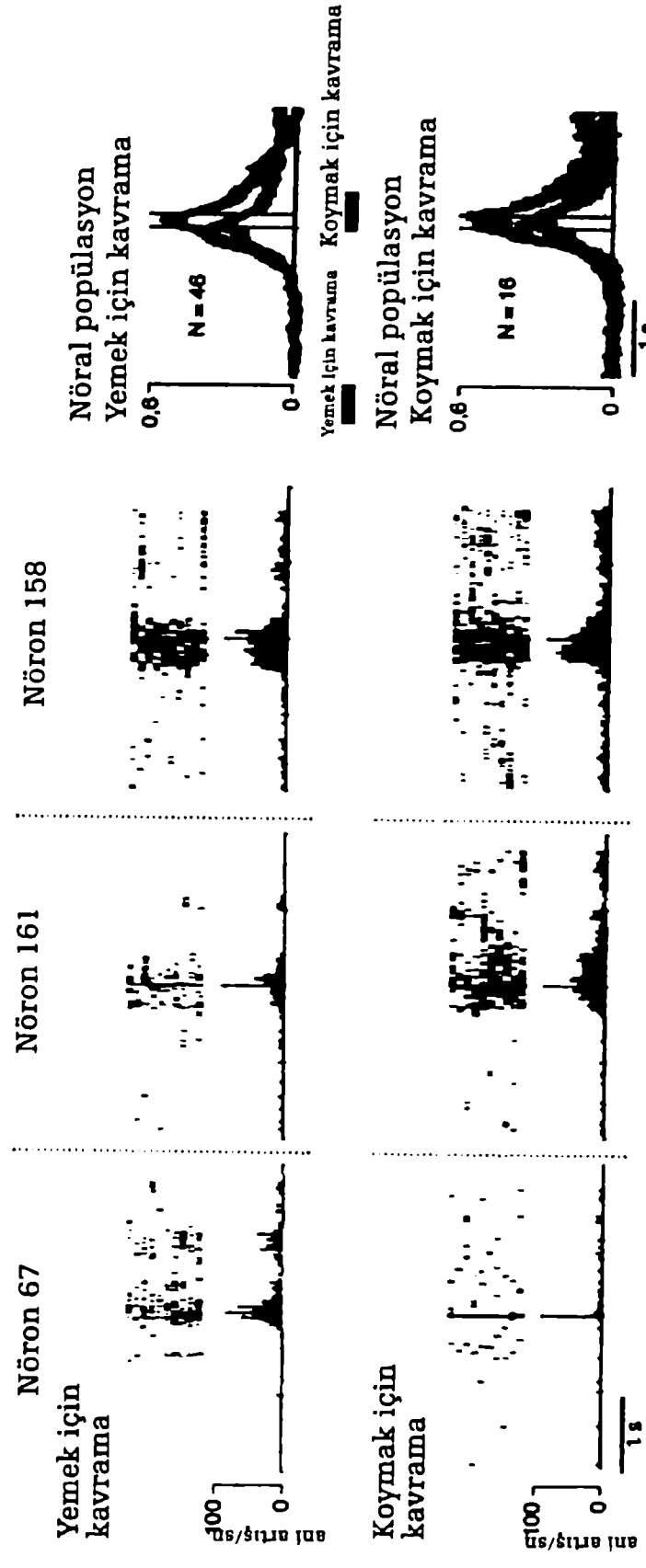
Bu deneylerin sonucu araştırmada kaydedilen nöronların çoğunun, yiyeceği tutmanın ardından gelen motor eylemin yiyeceği ağıza taşıma veya kutuya yerleştirmesine bağlı olarak farklı şekilde etkinleştiğini göstermiştir (*bkz.* Tablo 4.1).

Tablo 4.1 Yiyeceği ağıza taşımak veya kutuya koymak için taşıma sırasında araştırılan inferior parietal lob nöronları.

Eylemin hedefinden etkilenen nöronlar		
Ağıza taşıma > Konum	Konum> Ağıza taşıma	
77 (%72,6)	29 (%27,4)	106 (%64,2)
Eylemin hedefinden etkilenmeyen nöronlar		
Ağıza taşıma = Konum		59 (%35,8)
Toplam		**165 (%100)**

Şekil 4.12 üç nöronun davranışını gösterir: Bu nöronlardan ikisi kavrama eyleminin ardından gelen motor eyleme göre farklı şekilde etkinleşirken, üçüncüsü eylemi başlatan kasıttan bağımsız olarak kavramayı kodlamaktadır.

Nesne türünün (yiyecek veya yiyecek olmayan nesne) veya nesnenin kavrandığı gücün, nöronların belirli bir eylem için ("ağıza taşımak" veya "bir noktadan diğerine taşımak") seçiciliğini açıklayıp açıklayamayacağını bulmak için bir dizi kontrol gerçekleştirilmiştir. Nöron etkinliğinin bu alternatif yorumları söz konusu kontroller sonucunda elenmiştir. Ayrıca uzanma/kavrama hareketlerinin kinematik (hız, ivme vb) araştırması motor eylem gerçekleşmesini belirleyen motor parametrelerin, çeşitli nöronların belirli bir eylem için seçiciliğini etkilemediğini göstermiştir.



Şekil 4.12 Sol: Yiyeceği ağıza taşımak veya kutuya koymak için kavrama sırasında inferior parietal lobdaki üç nöronun etkinliği. Tek başına olan deneyler ve grafikler maymunun kavranılacak nesneye dokunduğu anla senkronize edilmiştir. Kırmızı çizgiler maymunun elini başlangıç konumundan hareket ettirdiği anı gösterir; yeşil çizgiler elin yiyeceğe

dokunduğu anı gösterir. Sağ: yiyeceğin ağıza taşınması için (üst) ve kutuya koymak için (alt) kavranmasında seçici olan nöron popülasyonu. İki dikey çizgi sırasıyla maymunun kutuya dokunduğu anı ve kavramanın tamamlandığı anı gösterir. (Fogassi *vd*, 2005.)

Okuyucularımız bunun parietal motor nöronların belirli bir eyleme adanmış olduğu varsayımına ters olduğunu düşünebilir. Belirli eylemler için ayrıcalıklı olarak "kavrama-nöronlarına" sahip olmak biraz fazla değil midir? Bunları kavramak gerektiğinde birbirinden ayırmaksızın kendi aralarında değiştirebilmek daha ekonomik olmaz mıydı? Bu değerlendirmelerin yanıtı motor organizasyonun temel bir özelliğinde bulunabilir: İnsanların ve birçok hayvanın eylemleri için tipik bir özellik olan eylemin akışkanlığı. Az önce tanımladığımız nöral organizasyon bu akışkanlığı sağlamak için gereken her şeye sahipmiş gibi durmaktadır. "Kavrama-nöronları" tüm eylemi kodlayan önceden oluşturulmuş zincirlere, her bir nöron kavramayı kodlayacak ama aynı zamanda eylemin akışkanlığını garanti almak için ardışık motor eyleme bağlı olacak şekilde yerleştirilir.

Ancak Fogassi *vd* tarafından yapılan araştırmanın daha da ilginç yönlerinden biri, maymun deneyciyi aynı eylem zincirini yaptığı sırada izlerken ortaya çıkan motor seçiciliğe benzer bir seçicilik açığa çıkmasıdır. Bu durumda da nöronlar, kodladıkları motor eylemin dahil olduğu eylem türüne bağlı olarak farklı şekilde etkinleşmektedir. Dahası bu seçici nöronlar ayrıca motor ve görsel tepkileri arasında da açık bir benzerlik göstermiştir (Tablo 4.2, Şekil 4.13 ve 4.14).

İki durumda da, maymun eylemi etkin olarak gerçekleştirirken ve eylemin deneyci tarafından gerçekleştirilmesini izlerken, elin (maymunun veya deneycinin) yiyeceği veya nesneyi kavramak için gerekli şekli tahmin etmesiyle nöronlar etkinleşir. Gerçekten de nöronların, ilk hareketten itibaren eylemin gerçekleştirilmesi sırasında eylemin kasıtlı anlamını kodlaması çok da şaşırtıcı değildir. Maymun elini yiyeceğin yönüne hareket ettirdiğinde, yiyeceği ağzına mı götürece-

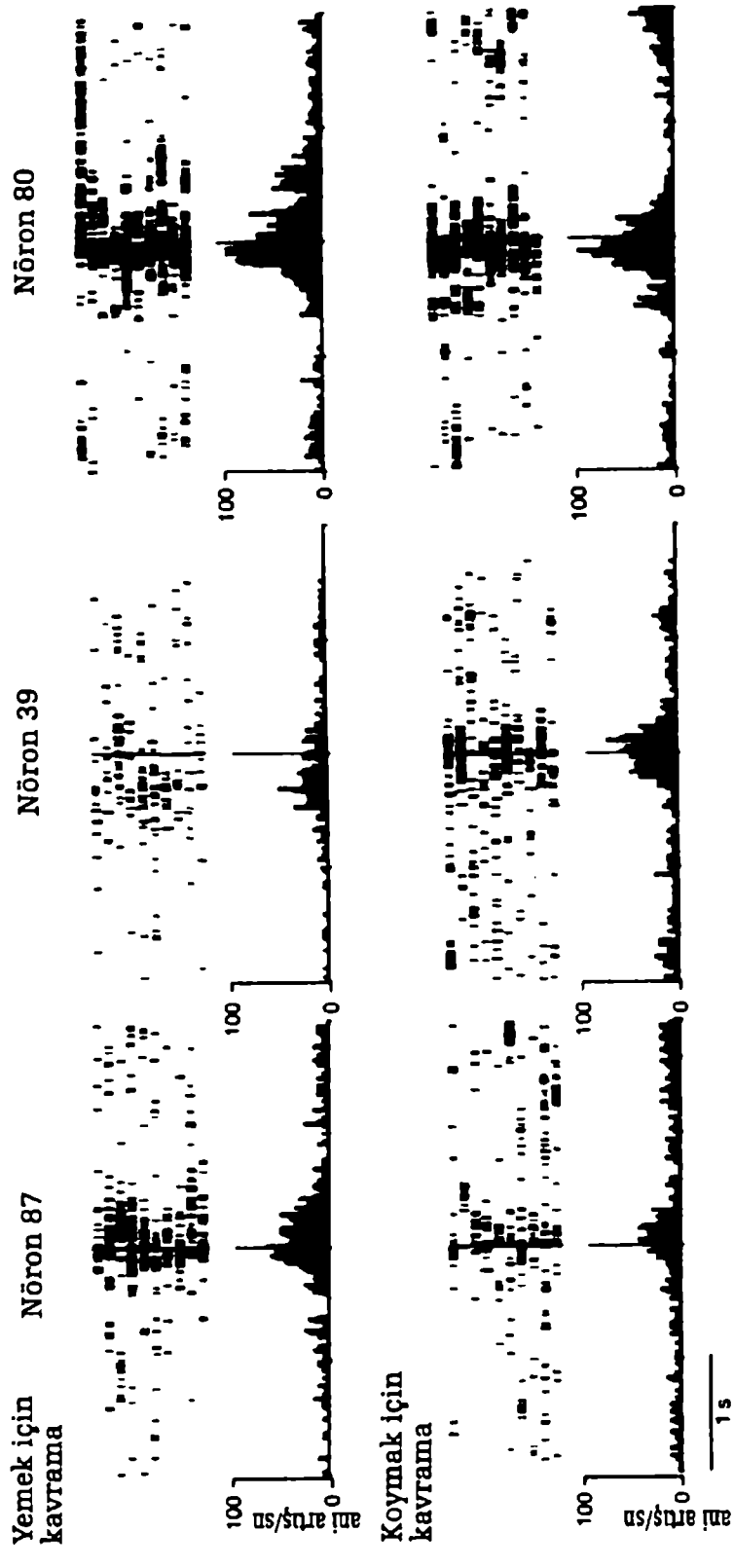
ğini yoksa bir yerden öbürüne mi taşıyacağını bilir: amacın belirgin hale gelmesi motor davranışın tamamen gerçekleşmesiyle mümkün olsa bile, ilk motor eylemi biçimlendirdiği kesindir. Ayrıca motor eylemlerin belirli motor zincirlere yerleştirilmesi parietal nöronların ilgili bedensel-duyusal alanlarının organizasyonu tarafından desteklenir. Ön kolun pasif kıvrılmasına tepki veren birçok parietal nöronun ağzın etrafında yer alan dokunsal reseptif alanlara sahip olması şunun kanıtıdır: Bu nöronlar, hayvan nesneyi kavradığında ve kaldırdığında ağzın açılmasını kolaylaştırır.[17]

Tablo 4.2 Yiyeceği ağıza taşımak veya kutuya koymak için taşımanın gözlemlenmesi sırasında araştırılan inferior parietal lob nöronları.

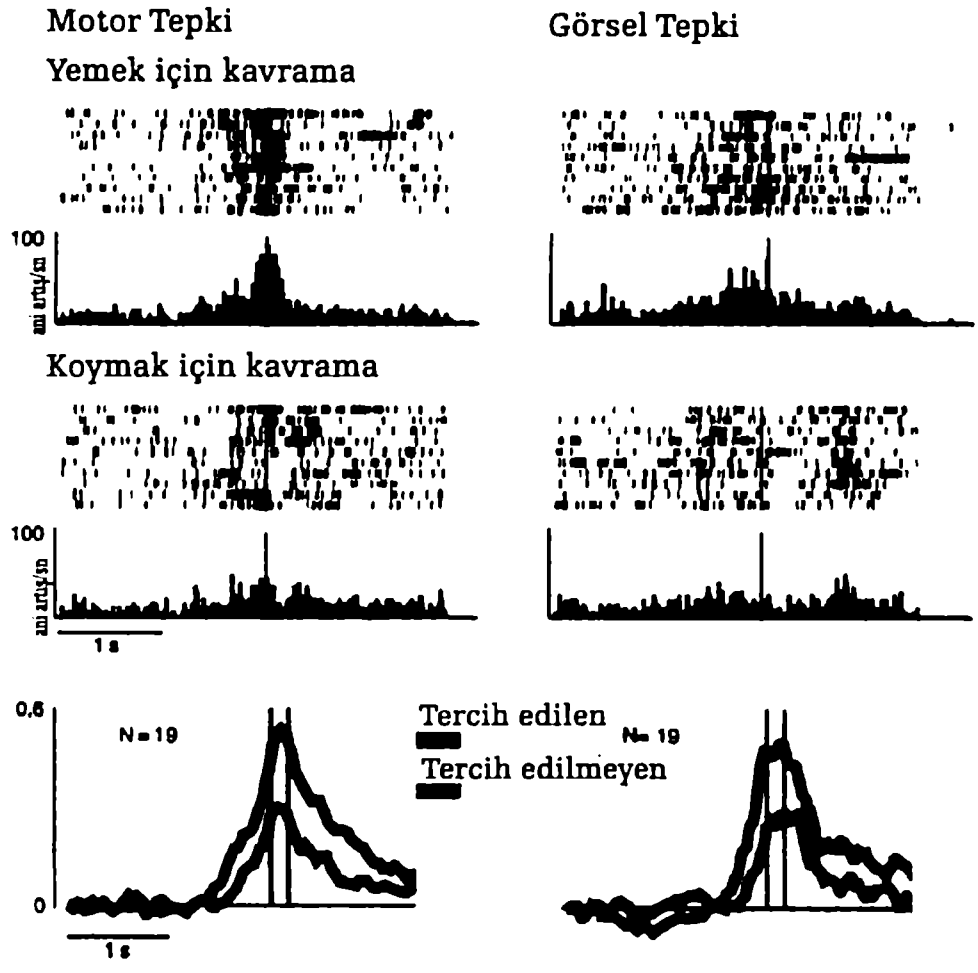
Eylemin hedefinden etkilenen nöronlar		
Ağıza taşıma > Konum	Konum > Ağıza taşıma	
23 (%74,2)	8 (%25,8)	31 (%75,6)
Eylemin hedefinden etkilenmeyen nöronlar		
Ağıza taşıma = Konum		10 (%24,4)
Toplam		**41 (%100)**

Maymun deneycinin elinin bir parça yiyeceği veya başka bir nesneyi kavradığını gördüğünde durum değişmiştir. Ancak görsel uyarımın aynı nöral düzeni, yani tüm motor zincirin uygulanmasından sorumlu aynı potansiyel motor eylem dizisini etkinleştirmesi maymunun gözlemlenen eylemin somut, kasıtlı dinamiklerini nasıl anında kavradığını göstermektedir; maymun, ilk hareketlerinden itibaren deneycinin eyleminin sonuçlarını tahmin eder. Maymunun gördüğü motor eylemler için uygun anlamı seçmesini sağlayan göstergelerin olduğu doğrudur. Fakat bu göstergeler

[17] Diğer örnekler Yokochi *vd*'de (2003) bulunabilir.



Şekil 4.13 Maymun deneyciyi yiyeceği ağzına götürmek veya kutuya koymak üzere taşırken gözlemlediği sırada üç parietal ayna nöronun görsel tepkileri (Nöron 87, 39 ve 80). Maymun, deneyciyi yiyeceği ağzına götürmek veya kutuya koymak üzere taşırken gözlemlediği sırada Nöron 87 yüksek yoğunlukla etkinleşir; deneyci yiyeceği kutuya koyarken tepki çok daha zayıftır. Nöron 39 tam tersi şekilde hareket eder. Nöron 80'in tepkilerinde iki koşulda da belirli bir fark yoktur. (Fogassi *vd*, 2005.)



Şekil 4.14 Şeklin üst kısmı. Bir parietal ayna nöronunun görsel ve motor tepkileri arasındaki benzerlik. Yiyeceğin ağza götürmek için taşınması eyleminde nöronun ateşlenmesi, kutuya koymak için taşınması eylemindeki etkinliğe kıyasla daha güçlüdür. Bu hem maymun eylemi kendi gerçekleştirdiğinde hem de deneycinin aynı eylemi gerçekleştirmesini izlerken meydana gelir (Fogassi *vd*, 2005). Şeklin alt kısmı. Motor ve görsel görevler sırasında popülasyona göre ortalaması alınmış tepkiler.

olmasaydı, ilahi güçlere ihtiyaç duyulacaktı! Kutu en önemli işaretlerden biridir: Kutu varsa, deneyci yiyeceği içine koyar; yoksa ağzına taşır. İşaretler birbirleriyle de etkileşime geçebilir: Aslına bakarsanız, maymun yiyeceğin ağza taşınması eylemini gözlemlerken tepki veren nöronların birçoğu yiyeceğin taşınma amaçlı kavranması sırasında da zayıf da olsa etkinleşir (ne var ki üç boyutlu katılarda durum böyle değildir). Sanki yiyeceğin ve ona yaklaşan elin var olması, yiyeceğin ağza taşınmasıyla sonuçlanacak eylem zincirini zayıf olarak da olsa etkinleştirmek için neredeyse yeterlidir; bağlam yiyeceğin büyük ihtimalle taşınmayla sonuçlanaca-

ğını gösterse bile durum böyledir. Eylem tekrar edildiğinde, "taşımak için kavramak" zincirinin etkinleşmesi, "yemek için kavramak" zincirinin etkinleşmesini artan biçimde engelliyormuş gibi diğer nöronların tepkileri zayıflar.

Sonuç olarak bu durum, eylemin anlaşılmasında motor bilginin önemini doğrulamaktadır; aynı zamanda motor bilginin rolünü ve işlevini artırır. Böyle bir bilgi hem tek başına gerçekleştirilen hem de motor zincirin parçası olan motor eylemleri gözlemlerken bu motor eylemleri anlamamızı sağlar. Motor zincirlerin parçasıyken motor eylemlerin anlamı, birini diğerinden ayıran belirli nesne ilişkileri tarafından tek anlamlı olarak belirlenmez. Kavramak artık yalnızca kavramak değil, aynı zamanda yemek veya taşımak için kavramaktır: burada hareket etme istemi tek bir eylemin ötesine geçmekte ve anlamını değiştirmektedir (ister yemek ister taşımak için olsun). Motor zincirler Fogassi ve meslektaşlarının gösterdiği gibi organize olmuş olmasaydı, maymunun beyni benzer bir hareket akışına veya Alexandr Romanovic Lurija'nın sözleriyle "kinetik melodilere"[18] yol açardı. Dahası bu nöronların ayna özellikleri olmadan maymun başkalarının yaptığı melodileri hayata geçiren istemleri *anında* anlayamadığı gibi ilk hareketlerden itibaren kısmi sonuçları (yiyeceğin elle kavranması vb) ve daha önemlisi sonucun tamamını (yemek veya taşımak için kavramak vb) tahmin edemezdi. Bağlam ve nesnenin bağlamı ne kadar açık olursa ilgili potansiyel motor zincirlerin etkinleşmesi o kadar seçici olur. Ancak duyusal uyarım her zamanki gibi belirsiz olduğunda bile (üstelik yalnızca deneysel bağlamlarda da değil), bir veya birden fazla kasıtlı olarak bağlanmış potansiyel motor eylemlerin etkinleşmesiyle maymun, deneycinin istemlerini deşifre edebilir. Böylece hayvan uygun istemi belirleyerek senaryoya en uyumlu olanı seçebilir. Şüphesiz ki bu deşifre ve tanımlama süreci, hayvanın aynı eylem zincirini gerçekleştirmesini tetikleyen ve ayarlayan aynı motor bilgiye bağlıdır.

[18] Lurija (1973, s.198).

Bölüm 5

İNSANLARDA AYNA NÖRONLAR

İlk Kanıtlar

Maymunlarda ayna nöronlarının keşfinden kısa bir süre sonra insan beyninde de benzer bir sistemin var olabileceği fikri ortaya çıktı. Her zamanki gibi (yalnızca nörofizyolojide de değil) keşifler literatürde çoktan var olan verilerin yeniden okunması ve yeniden yorumlanmasına yol açtı; bu ayna nöronlar için de böyle oldu. Şu anda ayna mekanizma olarak yorumladığımız mekanizmanın varlığını destekleyen kanıt (dolaylı kanıt), 1950'lerin başlarında hareketin gözlemlenmesi sırasında serebral ritimlerin yeniden etkinleşmesi üzerine yapılan EEG (elektroensefalografi) araştırmalarında bulunmuştur. EEG'nin anlık kortikal elektrik etkinliklerini kaydettiği bilinmektedir. EEG ritimleri dalga frekansına göre sınıflandırılır. Sağlıklı yetişkinlerde dinlenme konumunda ve gözler kapalıyken, α ritmi (8-12 Hz) beynin posterior alanlarında baskınken, sözde senkronizasyonu bozulan ritimler (yüksek frekans ve düşük voltaj) frontal lobda baskındır. μ ritmi olarak bilinen ve α ritmine benzer olan bir başka ritim ise merkezi bölgelerde yer alır. α ritmi duyusal sistemler, özellikle görsel sistem etkin değilken etkilidir: Görsel koşul değişerek gözler kapalıdan gözler açığa geçerse, bu ritim kaybolur veya önemli ölçüde zayıflar. Bunun aksine μ ritmi motor sistem dinlenme durumunda olduğu sürece belirgin-

dir; bu ritmin senkronizasyonunu bozmak için etkili bir hareket veya bedensel-duyusal uyarım gerekmektedir.

1954 yılında Henri Gastaut[1] ve meslektaşları μ ritminin senkronizasyonunun yalnızca eylemlerin uygulanmasıyla değil ayrıca başkalarının yaptığı eylemlerin izlenmesiyle de bozulduğunu gösteren deneyler yaptı. Kırk yıldan uzun bir süre sonra ayna nöronlarının keşfiyle Vilayanur S. Ramachandran ve meslektaşları ile Stéphanie Cochin ve meslektaşları[2] daha rafine yöntemler kullanarak bu deneyleri tekrarladı. Cochin'in grubu bacak veya parmak hareketlerinin gözlemlenmesine μ ritminin senkronizasyonda bozulmanın eşlik ettiğini ve bu olayın hareket eden nesne katılımcılara gösterildiğinde meydana gelmediğini gösterdi. Başka bir deyişle bir hareketle engellenen veya senkronizasyonu bozulan aynı ritim, hareket gözlemlendiğinde de engellenmekteydi.

Yarattığı manyetik alanları kaydederek beyindeki elektriksel etkinliği analiz eden bir teknik olan MEG (magnetoensefalografi) kullanılarak yapılan bir dizi araştırmada da benzer sonuçlar elde edildi. Bu araştırmalar da aynı şekilde hem nesnenin kullanılması hem de nesneyi kullanmanın gözlemlenmesi sırasında presantral kortekste μ ritimlerinin senkronizasyonunun bozulduğuna dair kanıtlar ortaya koydu.[3]

Transkranyal uyarım araştırmaları (TMS) insan motor sisteminin ayna özellikler taşıdığına dair son derece inandırıcı başka bir kanıt sunmuştur. TMS sinir sistemini uyaran ve zarar verici olmayan bir tekniktir. Kafaya yakın tutulan bir bobinin yarattığı manyetik alan, motor kortekste uygun yoğunlukta bir elektrik akımı yaratır. Bu akım kayıtların kontraleteral kaslardaki motor potansiyellerden (motor uyarılmış potansiyeller veya MEP'ler) alınmasını sağlar. MEP'lerin boyutu davranışsal bağlamda düzenlendiğinden, bu teknik çeşitli deneysel koşullarda motor sistemin uyarılabilirlik durumunu kontrol etmek için kullanılır.

---

[1] Gastaut ve Bert (1954); Cohen-Seat *vd* (1954).

[2] Altschuler *vd* (1997; 2000); Cochin *vd* (1998; 1999).

[3] Hari *vd* (1998).

Luciano Fadiga ve meslektaşları[4] deneklerin sağ el ve kollarındaki çeşitli kasların sol motor kortekste uyarılmasıyla başlayan MEP'leri kaydetmiştir. Deneklerden deneyciyi nesneleri eliyle kavrarken ve açıkça anlamsız olan hareketler yaparken izlemeleri ve nesneyle herhangi bir bağlantı kurmamaları istenmiştir. İki durumda da hareketler gözlemlenirken kaydedilen kaslarda MEP'lerde artış bulunmuştur. MEP'lerin geçişli hareketler (nesneyle ilgili hareketler) sırasındaki artışı maymunlar üzerine yapılan araştırmalarda toplanan verilerle uyumludur. Ancak maymunun ayna nöronlarının, nesneyle ilişkisiz kol hareketleri görüntüsüne tepki vermediği göz önüne alındığında, geçişsiz eylemler (doğrudan nesneye yöneltilmeyen eylemler) sırasında da aynı şeyin olması biraz şaşırtıcıdır.

Bu insanlardaki ve maymunlardaki ayna sistem arasındaki tek fark değildir. Sağlıklı denekler deneycinin tipik kavrama hareketlerini izlerken kaydedilen el kaslarındaki MEP'lerin kayıtları motor korteksin etkinleşmesinin, çeşitli hareketlerin süresini yinelediğini göstermiştir; bu insanlardaki ayna nöronların, motor eylemin hedefinin yanı sıra tek başına hareketlerinin zamansal değişkenlerini de kodladığını ortaya koymaktadır.[5]

Beyin Görüntüleme Çalışmaları

Bu bulguların önemli işlevsel sonuçları daha sonra incelenecektir. Ancak devam etmeden önce insanlarda ayna nöronlarının var olduğunu kanıtlayan beyin görüntüleme çalışmaları gibi başka kaynaklar da gözden geçirilmelidir.

EEG, MEG ve TMS gibi elektrofizyolojik teknikler, başka bireylerin gerçekleştirdiği eylemleri gözlemlerken ortaya çıkan insan motor sisteminin belirli etkinliklerini kaydetmek için kullanılabilse de sürece dahil olan kortikal alanları ve nöral devreleri sınırlayamaz. Sonuç olarak bu teknikleri genel ayna nöron sistemi mimarisini ayırmak için kullanmak

---

[4] Fadiga *vd* (1995). Ayrıca *bkz.* Maeda *vd* (2002).

[5] Gangitano *vd* (2001).

mümkün olmamaktadır. Bu nedenle beyin görüntüleme yöntemlerine başvurmak gerekli hale gelmiştir. Özellikle belirli motor eylemlerin gerçekleştirilmesi ve gözlemlenmesi sırasında çeşitli serebral bölgelerde ortaya çıkan kan akışındaki değişikliğin de kaydedilmesini mümkün kılan pozitron emisyon tomografi (PET) ve işlevsel manyetik rezonans görüntüleme (fMRI) kullanılmaktadır.

Bunlara rağmen ilk deneyler pek tatmin edici sonuçlar vermemiştir.[6] Katılımcılara sanal ortamda yaratılmış bir elin kavrama hareketi yaptığı bir görüntü gösterilmiştir. PET maymundaki ventral premotor kortekse denk gelebilecek motor alanlarda herhangi önemli bir etkinlik kaydetmemiştir; daha önce bahsedilen elektrofizyoloji araştırmalarında bulunan etkilerin bir açıklaması yok gibidir.

Bu deneyi başka araştırmacılar tekrarlamış,[7] ancak önemli bir değişkeni değiştirmişlerdir: Hareketleri gerçekçi görünmeyen sanal bir görüntü yerine gerçek bir el gerçekleştirmiştir. Bu sefer PET verileri, maymunda bulunan sonuçlarla uyumlu çıkmıştır: Bireyler başkalarının gerçekleştirdiği el hareketlerini gözlemlediğinde etkinleşen frontal alanlar vardır. Daha sonra fMRI araştırmaları ayna nöron sisteminde rol alan diğer alanların daha kesin bir şekilde belirlenmesini sağlamıştır: eylemleri gözlemlerken devamlı olarak etkinleşen alanlar, inferior parietal lobçuğun rostral (anterior) kısmı ve presantral girusun alt kısmı ile inferior frontal girusun posterior kısmıdır. Bazı deney koşullarındaysa, inferior frontal girusun daha öndeki bir bölgesi ile dorsal premotor korteks de etkinleşmiştir (Şekil 5.1).

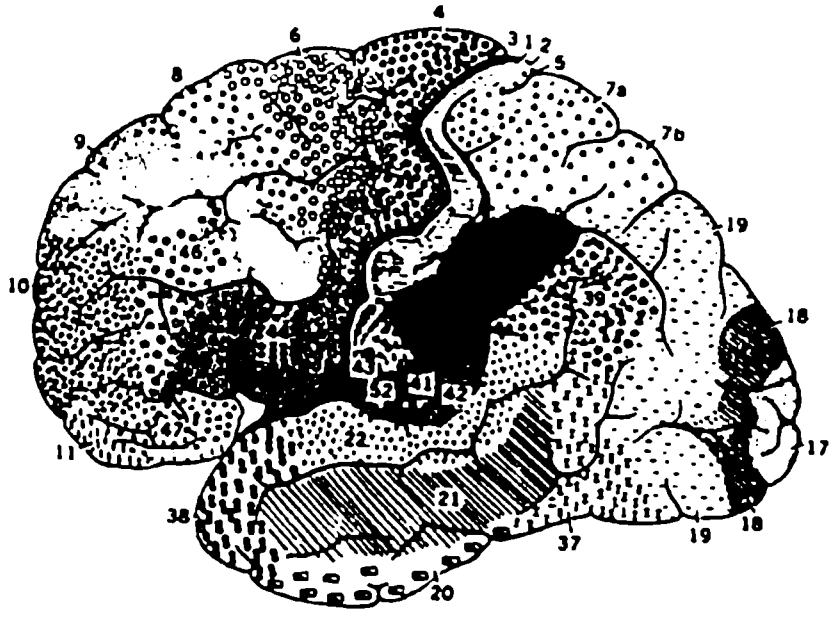
Beyin görüntülemeyle kortikal etkinlikle ilgili elde edilen bilgilerin yorumlanması sitoarşitektonik alanlar bakımından daima riskli olsa da, inferior parietal lobçukta etkinleşen bölge büyük ihtimalle Brodmann'ın 40. alanına denk gelmektedir. Brodmann'ın 40. alanı, daha önce de gördüğümüz

---

[6] Decety *vd* (1994).

[7] Rizzolatti *vd* (1996b). Ayrıca *bkz.* Grafton *vd* (1996); Grèzes *vd* (1998; 2001).

gibi, maymunlarda ayna nöronlarının bulunduğu alanlardan biri olan PF alanının insan homoloğudur. Bunun aksine presantral girusun alt kısmı ile inferior frontal girusun posterior kısmının etkinleşmesi, sitoarşitektonik olarak daha zor belirlenir. Yıllar boyunca bu ikisinin hiçbir işlevsel ilişkiye sahip olmayan, tamamen farklı alanlar olduğu düşünülmüştür: inferior frontal girusun posterior kısmı Brodmann'ın 44. alanına (yani Broca'nın alanının posterior kısmına) denk tutulmuş, konuşma üretiminden sorumlu olduğu düşünülmüştür. Presantral girusun alt kısmıysa motor korteks olarak sınıflandırılmıştır.



Şekil 5.1 İnsanlardaki eylem ayna nöron sistemi. İnsan beyninin Brodmann'a göre sitoarşitektonik alanlarını gösteren lateral (yandan) görünümü. Kırmızı taralı alanlar: eylem gerçekleştirirken veya diğerlerinin gerçekleştirdiği eylemleri gözlemlerken etkinleşen parietal lobun bir bölümü. Sarı taralı alanlar: aynı deneysel koşullarda etkinleşen frontal lobun bölümü. Bu iki bölüm birlikte eylemsel ayna nöron sistemini oluşturur. Bazı makale yazarları bu sisteme 6. dorsal alanı da dahil etmektedir. Ancak bu alanın gözlemleme sırasında etkinleşmesi, gerçek ayna etkinleşmesinden ziyade, eyleme hazırlanmaktan kaynaklanıyor olabilir. Mavi taralı alanlar: Başkalarının hareketlerini izlerken, belirli deneysel koşullarda etkinleşen frontal lobun bölümü. Bu alan ayna nöron sistemine dahil edilirken dikkatli olunmalıdır; çünkü aynı superior temporal sulkusun bölgesinde olduğu gibi, nöronlarının bazı motor özellikleri olmayabilir. Burada gösterilen ayna nöron sistemi eylemleri duygusal içerikleri olmadan derlenmiştir. Duygusal içeriği olan eylemlerle ilgili tartışmalar için *bkz.* 7. Bölüm.

Hakkını vermek açısından belirtmeliyiz ki, yirminci yüzyılın ilk yıllarında sitoarşitektoninin yaratıcılarından Alfred Walter Campbell inferior frontal girusun posterior kısmı ile presantral girusun alt kısmı arasındaki anatomik benzerliklere dikkat çekerek, "orta presantral korteks" terimini ortaya attı.[8] Ancak bulguları yıllarca göz ardı edildi. Ne var ki son yıllarda karşılaştırmalı anatomi araştırmalarında, Brodmann'ın 44. alanının (en azından bir kısmının) maymundaki F5 alanının insan homoloğu olabileceği düşünüldü;[9] dahası 44. alanın el ve ağzı temsil ettiği gitgide daha da kesinleşti.[10]

O halde bu bulgular ışığında, bu alanın insan ayna nöron sisteminde kilit bir rol oynadığı düşünülebilir mi? Maymundaki F5 alanıyla işlevsel bir homoloji söz konusu olduğu için beyin görüntüleme araştırmalarında gösterilen etkinlik, inferior frontal girusun posterior kısmındaki nöronların benzer ayna özellikler barındırmasına kanıt olarak gösterilebilir mi? Etkinliklerinin "iç sözlü temsil" olduğunu varsaymak daha kolay olmaz mı?[11] Genelde gözlemlediğimiz eylemlerin zihinsel tanımlarını yaparız; örneğin kendi kendimize "şuna bir bak, bilmem-kim kahvemi alıyor!.." diye mırıldanırız. Şimdi, böyle bir şeyin PET deneyindeki katılımcıların başına gelmediğini söyleyebilir miyiz? En nihayetinde Broca'nın alanının bir parçasını içeriyordu!

Giovanni Buccino ve meslektaşları[12] bu itiraza fMRI deneyi yaparak yanıt vermiştir. Bazı öğrencilere bir videodaki, elma ısırmak, kahve fincanını almak, futbol topu tekmelemek gibi geçişli eylemler yapan veya bunları yapıyormuş gibi davranan aktörler gösterilmiştir. Geçişli ağız hareketlerinin gözlemlenmesi biri inferior frontal girusun posterior kısmında, diğeri ise inferior presantral girusta olmak üzere

---

8 Campbell (1905).

9 Petrides ve Pandya (1997).

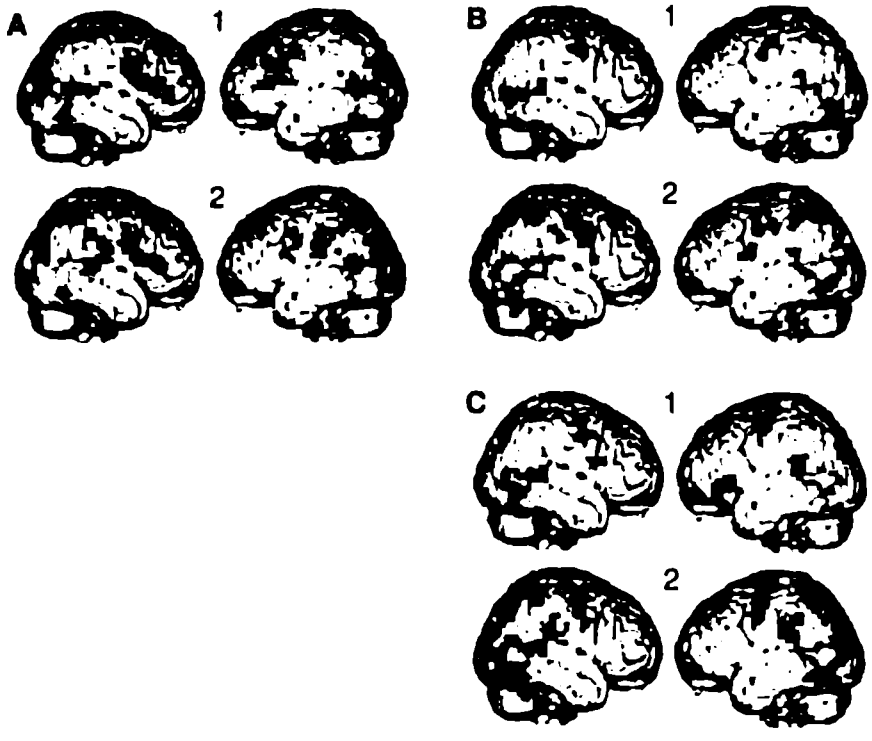
10 Krams *vd* (1998); Binkofski *vd* (1999); Ehrsson *vd* (2000).

11 Grèzes ve Decety (2001); Heyes (2001).

12 Buccino *vd* (2001).

frontal ve inferior parietal lobdaki iki noktayı etkinleştirir. Presantral girusun alt kısmı daha dorsal bir konumda olmasına ve inferior parietal lobçuğun rostral kısmının daha posterior olmasına rağmen geçişli el hareketlerinin gözlemlenmesi de benzer bir etkinleşme düzeni yaratmıştır. Geçişli ayak hareketleri, el ve ağız hareketlerinin gözlemlenmesi sırasında kaydedilenlere kıyasla, daha dorsal bir konumda bulunan frontal bir etkinleşme ve parietal etkinleşmede daha fazla posterior kayma göstermiştir. Diğer bir deyişle, önemli miktarda bir kesişme söz konusu olsa da, nöron sisteminin, el, ağız ve ayak hareketlerine adanmış kortikal bölgeleriyle, somatotopik olarak organize olduğu görülmüştür. Taklit edilen eylemlerin gözlemlenmesi benzer bir etkinleşme düzeni göstermiş olmasına rağmen, frontal lobla sınırlıdır (Şekil 5.2).

Sözlü aracılık kuramı doğruysa, Broca'nın alanı gözlemlenen eylemden ve kullanılan etkenden bağımsız olarak etkinleşmeliydi. Ayrıca premotor kortekste herhangi bir etkinleşme olmamalıydı. Ancak yukarıdaki sonuçlar bu kuramı desteklememiştir. Bu nedenle ağız ve el hareketlerinin gözlemi sırasında sözlü temsil olduğu halde ayak hareketleri gözlemlenirken bunun (sihirli bir şekilde) ortadan kaybolduğunu söyleyen tuhaf, geçici bir açıklamayı benimsemek istemiyorsak, Broca'nın alanının etkinleşmesinin ayna nöronların tipik bir davranışını yansıttığını kabul etmemiz gerekir. Dahası Buccino vd'nin yaptığı deney, insanlardaki ayna nöron sisteminin Broca'nın alanının yanı sıra premotor korteksin birçok kısmı ile inferior parietal lobçuğu kapsadığını gösterir. Ayrıca ayna nöron sisteminin yalnızca el hareketleri ve geçişli eylemlerle sınırlı olmadığını, bunun dışında taklide de tepki verdiğini kanıtlar.



Şekil 5.2 Taklit edilen hareketlerin gözlemlenmesi sırasında (1) ve ağız (A), el (B) ve ayakla (C) gerçekleştirilmiş, nesneye yöneltilen (geçişli) eylemler sırasında (2) etkinleşen kortikal alanlar. (Buccino *vd*, 2001.)

Başkalarının İstemlerini Ayna Sistemlerimizle Yakalamak

Görüldüğü gibi hem elektrofizyoloji, hem de beyin görüntüleme araştırmaları maymunlarda bulunan ayna sisteminin insanlarda da olduğunu göstermiştir. Ne var ki maymunlar ile insanların ayna nöron sistemleri arasında bazı önemli farklar vardır: Ayna sistem insanlarda maymunlara kıyasla daha fazla kortikal alan içeriyor gibi görünmektedir; fakat farklı türlerde kullanılan farklı deney teknikleri göz önüne alındığında, bu yargıya dikkatle yaklaşılmalıdır. Sonuçta nöronların etkinliğini kaydetmek, kan akışındaki değşimler bazında farklı kortikal alanların etkinleşmesini analiz etmekle aynı şey değildir. En önemlisiyse insan ayna nöron sisteminin maymunlarda bulunmayan bazı özellikleri olmasıdır: Örneğin, hem geçişli hem de geçişsiz motor eylemlerini kodlar, hem motor eylemin hedefini hem de eylemin oluştuğu hareketlerini kodlayabilir ve son olarak geçişli eylemler söz

konusu olduğunda, etkin nesne etkileşimi zorunlu bir koşul değildir. Çünkü eylem taklit edilmeye başlandığı an bile etkinleşebilir.

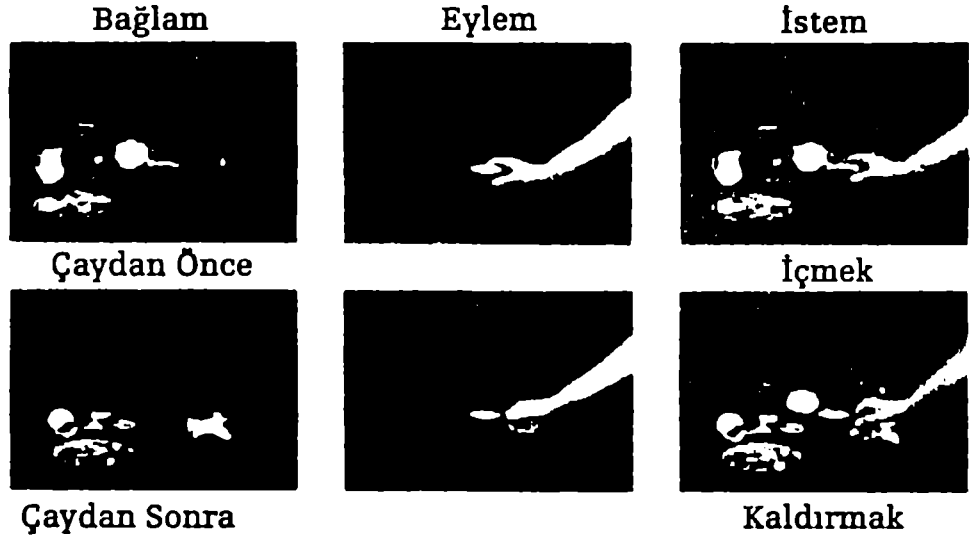
Bu özelliklerin önemli işlevsel vurguları olabileceğinden bahsetmiştik. Ancak insan ayna nöron sisteminin maymunda gözlenene kıyasla daha çeşitli görevler başarıyor olması, *birincil* rolünün yani *başkalarının eylemlerinin amacını anlamayla* ilgili rolünün önüne geçmemelidir. Aslına bakarsanız TMS deneyleri başkalarının gerçekleştirdiği el hareketlerinin gözlemlenmesinin, gözlemcinin aynı eylemleri gerçekleştirmek için kullandığı aynı el kaslarında kaydedilen MEP'lerde bir artışa yol açtığını göstermiştir. Diğer bir yandan beyin görüntüleme araştırmaları el, ağız ve ayakla gerçekleştirilen eylemlerin gözlemlenmesi sonucu frontal lobda ortaya çıkan etkinleşmenin, o vücut organlarının somatotopik motor temsillerine denk gelen etkinleşmeleri belirlediğini göstermiştir.

İnsanlarda da aynı maymunlarda olduğu gibi başkalarının gerçekleştirdiği eylemlerin görülmesi, bu eylemlerin organizasyonu ve uygulanmasıyla görevli motor alanların anında etkinleşmesini sağlar. Bu etkinleşme aracılığıyla da gözlemlenen "motor etkinliklerin" istemini deşifre etmek mümkün olur. Başka bir deyişle, bu etkinlikler *hedef merkezli hareketler bağlamında anlaşılabilir.* Bu anlayış *eylemsel sözlüğüne* ve *motor bilgiye* dayalı olan düşünsel, kavramsal ve/veya dilbilimsel müdahaleden tamamen bağımsızdır. Son olarak yine maymunlarda olduğu gibi bu anlayış yalnızca tek motor eylemlerle sınırlı olmayıp, bütün eylem zincirlerini kapsar.

Bu son nokta Marco Iacoboni ve meslektaşlarının[13] yürüttüğü bir fMRI deneyinde çok belirgin bir şekilde görülmektedir. Deneyde bazı gönüllülere üç farklı video gösterilmiştir (Şekil 5.3). İlk videoda katılımcılar sanki biri çay içmek üzereymiş (bu sefer fincanımız yok!) veya az önce çay

[13] Iacoboni *vd* (2005).

içmiş gibi duran, masanın üzerine yayılmış birtakım nesneler (çaydanlık, kupa, bardak, tabak vb) görmüştür. Bu videoyla ilgili koşula kısaltma *bağlamı* adı verilmiştir. İkinci videoda bir elin kupayı tam el tutuşuyla veya bağlamı olmayan bir hassas tutuşla kavradığı gösterilmiştir (*eylem* koşulu). Üçüncü videodaysa, aynı eli aynı kavrama biçimleriyle bu sefer bağlam dahilinde gösterilmiştir; kupayı ağıza taşımak veya masadan kaldırmak için alma istemi belirtilmiştir (*istem* koşulu).



Şekil 5.3 Başkalarının istemlerini anlamada devreye giren kortikal alanları araştırmak için uyarım kullanıldı. Sütunlar üç deney koşulunda kullanılan uyarımları gösteriyor: *bağlam, eylem, istem*. *Bağlam* koşulunda (ilk sütun) gönüllüler kahvaltı için hazırlanmış bir masa (üst) ve aynı masanın kahvaltıdan sonraki halini (alt) görüyor. *Eylem* koşulunda (ikinci sütun) tam el kavrayışı (üst) veya hassasiyet kavrayışı (alt) kullanarak kupayı tutan bir el gösteriliyor. Herhangi bir bağlam verilmiyor. Üçüncü koşulda (*istem*), kahvaltıdan "önce" ve "sonra" bağlamlarında iki tür kavrama gösteriliyor; bu bağlamlarda sırasıyla "kupayı içmek için kavramak" (üst) ve "kupayı kaldırmak için kavramak" (alt) istemleri ifade ediliyor. (Iacoboni *vd*, 2005.)

Bahsettiğimiz üç koşulun gözlemlenmesiyle tetiklenen serebral etkinleşmeleri, *dinlenme* koşuluyla karşılaştırırsak (Şekil 5.4), *eylem* ve *istem* koşullarında etkinliğin motor eylemlerin kodlanmasına bağlı parieto-frontal devrelerde ve görsel alanlarda arttığını görürüz. Halbuki *bağlam* koşulun-

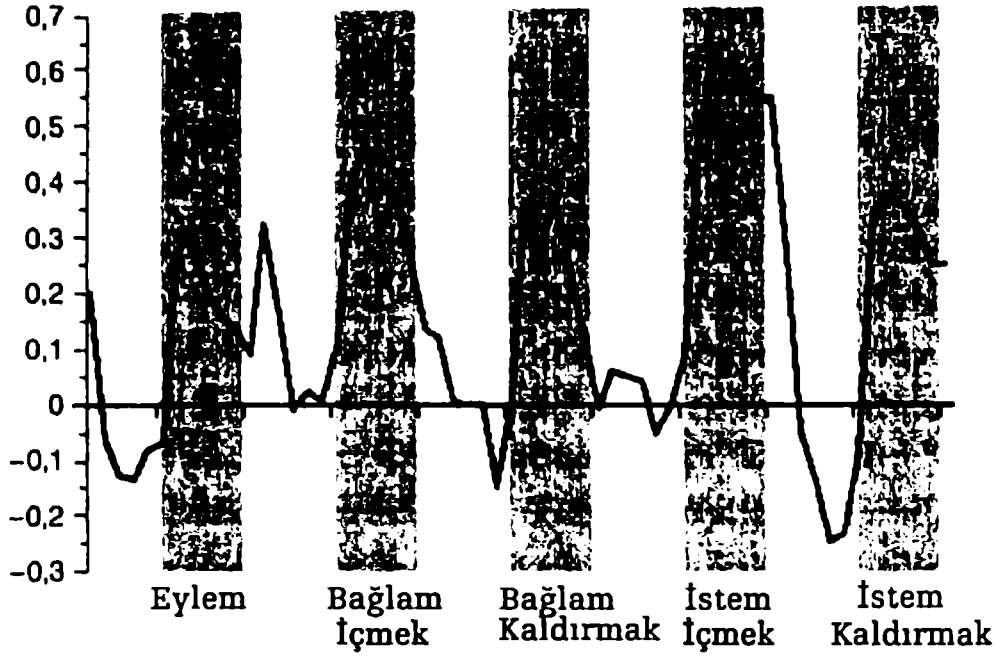
da, hareket eden görsel uyarıma tepki veren STS (superior temporal sulkus) bölgelerinde veya alt parietal lobda herhangi bir etkinlik artışı yoktur. Yine de bu, premotor alanlarda fark edilebilir. Bu durum *nesne olanaklılığına* tepki veren kanonik nöronları etkinleştiren, "kavranabilir" nesnelerin var olmasına atfedilebilir.

Amacına en uygun karşılaştırmalar, *istem* ile *eylem* ve *istem* ile *bağlam* koşulları arasındaki karşılaştırmalar olmuştur. Şekil 5.5'te de görülebileceği gibi sağ inferior frontal girusun posterior bölümünün dorsal kısmındaki (Şekil 5.5'in üst bölümü) etkinleşme, diğer iki koşula kıyasla (*eylem* ve *bağlam*) *istem* koşulunda daha fazladır. Etkinleşme ayna nöron sistemindeki frontal nodda gerçekleştiği için bu durum özellikle ilgi çekicidir; bu durum ayna nöron sisteminin gözlemlenen eylemleri kodlamanın dışında (kupayı özel bir kavrayış türüyle tutmak gibi) eylemin gerçekleştirildiği istemi de kodladığını göstermektedir. Gözlemcinin birini motor eylem gerçekleştirirken izlerken, zincirdeki art arda gelebilecek muhtemel eylemleri ("içmek için kavramak" veya "koymak için kavramak" gibi) çoktan tahmin ediyor olması bunun nedeni olabilir.

İlginçtir ki ağıza götürme eyleminin gözlemlenmesi, kaldırmak için kavrama eylemine kıyasla, ayna nöron sistemde daha büyük bir etkinleşmeye neden olmaktadır (Şekil 5.6).

Bu bulgu önceki bölümde belirttiğimiz, Fogassi *vd*'nin bulduğu verilerle uyumludur. Fogassi *vd*'nin deneyi, "koymak için kavramaya" kıyasla "yemek için kavramayı" kodlayan daha çok nöron olduğunu göstermiştir. Ayrıca bağlamla (kutunun varlığı) ilgili duyusal bilgi her ne kadar "kavramadan" sonra meydana gelen eylemin büyük ihtimalle "nesneyi kutuya koymak" olduğunu işaret etse de, deneycinin elinin yiyeceği kavrarken görülmesi, zayıf da olsa, "nesneyi ağıza taşımak için kavramak" eyleminden sorumlu nöron zincirini etkinleştirmiştir. Çünkü maymunun motor repertuarındaki doğal sıralama budur. Iacoboni'nin araştırmasında da benzer sonuçlar bulunmuştur; "kupayı kaldırmak için taşımak" eylemine

kıyasla, "kupayı içmek için ağıza taşımak" eylemi sırasında inferior sağ frontal korteksin etkinleşmesi daha güçlüdür. Bu daima en doğal motor istem olup, genelde üstün gelen eylem sözlüğümüzün temel repertuarında güçlü bir yeri vardır.



Şekil 5.6 Eylemi çıkarınca İstem ve Bağlamı çıkarınca İstem karşılaştırmasında sinyal artışlarını gösteren sağ inferior frontal alanı zaman dizisi. Önceki şekilde de gösterildiği gibi sağ inferior frontal alan, gözlemci başkalarının istemlerini "okuduğunda" etkinleşir. Ayrıca "kupayı içmek için kavramak" eyleminin gözlemlenmesinin, "kupayı kaldırmak için kavramak" eyleminin gözlemlenmesine kıyasla ayna sistemde daha çok etkinliği belirliyor olması da ilginçtir. (Iacoboni *vd*, 2005.)

Motor eylemlerde olduğu gibi yalnızca ayna nöronlarının etkinleşmesi, başkalarının eylemlerindeki istemlerini anlamamız için tek yol değildir. Her gün neredeyse açık bir şekilde başkalarına inançlar, istekler, beklentiler, amaçlar vb atfederiz; sosyal davranışımız çoğunlukla, başkalarının aklında olanları kavrama kapasitemize ve bunun sonucunda benimsediğimiz tavra bağlıdır. Şu anda bu zihin okuma işlemini açıklayan hiçbir nöral mekanizma yoktur; bunların evrimsel olarak ayna nöron sistemine bağlı olması muhtemeldir. Burada önemli olan şey, ayna nöron mekanizmasının eylemlerin istemlere dayalı boyutunu kapsamasıdır. Bu konuda Merleau-Ponty'nin söylediklerinden alıntı yapalım:

> Beden hareketlerinin anlamı verili değildir ama anlaşılır, yani gözlemci tarafında yapılan bir eylem tarafından yakalanır. Buradaki zorluk eylemi bilişsel bir işlemle karıştırmadan açık bir şekilde kavrayabilmektir. Beden hareketlerinin iletişimi veya anlaşılması benim istemlerim ile başkalarının beden hareketleri ve benim beden hareketlerim ile başkalarının hareketlerindeki görülür istemlerin karşılığı aracılığıyla ortaya çıkar. Sanki diğer kişinin istemleri benim vücudumda, benimkiler de onunkinde yaşamaktadır. Tanık olduğum beden hareketleri kasıtlı bir nesneyi özetler. Bu nesne gerçek anlamda mevcut olup, vücut güçlerim kendini o nesneye göre ayarlayıp nesneyle örtüştüğünde bu nesne tamamen anlaşılır.[14]

"Gözlemci tarafından yapılan bir eylem" ayna nöronların etkinleşmesiyle belirlenen potansiyel bir motor eylemdir. Bu ayna nöronlar duyusal bilgiyi motor bakımdan kodlayarak, başkalarının yaptıklarını anında anlamamızı sağlayan eylem ve istemlerin karşılıklı olmasını sağlar. Başkalarının istemlerini anlamak bu durumda zihinleştirmeye, yani meta-temsilci etkinliğe dayalı değil, gözlemlenen durumla en uyumlu eylem zincirlerinin seçimine bağlıdır. Ne zaman birinin bir iş yaptığını görsek, bu iş ister tek bir eylem ister bir eylem zinciri olsun, o kişinin hareketleri bizim için anında bir anlam ifade eder; bu kişinin hoşuna gitsin ya da gitmesin böyledir. Aynı şekilde tam tersi de geçerlidir: eylemlerimiz, bu eylemleri gözlemleyen kişiler için anında bir değere sahip olur. Ayna nöron sistemi ve bu sistemi oluşturan nöronların tepkilerinin seçilimi *ortak bir eylem alanı* ortaya çıkarır. Bu alanda eylemlerin ve eylem zincirlerinin her biri, ister bizim ister "onların" olsun, açık ya da kasıtlı bir "bilişsel operasyona" gerek duymadan anında kaydolur ve anlaşılır.

Sözlüklerdeki Farklılıklar

Peki ya gözlemlediğimiz hareketler motor eylemler sözlüğümüzde değilse ne olur? Önceki bölümde incelenen deney-

[14] Merleau-Ponty (1945, s. 215).

lerde, maymunların ayna nöronlarının yalnızca başka bir maymun yiyeceği kavradığında değil, ayrıca deneyci aynı eylemi yaparken de ateşlendiğini görmüştük. Kavrama eylemi maymunun motor sözlüğünde mevcut olduğundan (tutma, yırtma, itme, atma vb eylemlerle birlikte), bu çok da şaşırtıcı değildir. Aynı şekilde bizim motor bilgimizin parçası olmayan eylemleri sık sık görürüz; belki bu eylemler türümüzün kalıtımının bir parçası değildir ya da en basitinden bu eylemleri gerçekleştiremiyoruzdur.

Kısa süre önce fMRI deneyine katılan bir grup gönüllüye[15] sesi kısılmış bir video gösterildi. Bu videoda farklı türlerden bireyler (insan, maymun ve köpek) sindirime dayalı (ısırma) veya iletişime dayalı (konuşma, dudak şaplatma, havlama) eylemler gerçekleştiriyordu. Şekil 5.7 ve 5.8 bu videolardan alınan fotoğrafları göstermektedir.

Yiyeceği ısıran bir adam, yiyeceği ısıran bir maymun veya köpekten (özellikle de köpekten) görsel olarak çok farklı olsa da üç durumda da etkinleşen kortikal alanlar birbirinin aynıdır. Aslında bu üç videoyu izlemek, inferior frontal girusun posterior kısmı ve bitişiğindeki presantral girusun yanı sıra inferior parietal lobçuğun iki bölgesinde de (rostral ve kaudal) etkinleşme yaratmıştır. Üç durumda da sol ve sağ yarımküreler arasında belirgin bir etkinleşme asimetrisi bulunur: sol yarımkürede tepki, eylemi gerçekleştirenin insan, maymun veya köpek olmasından neredeyse tamamen bağımsızdır. Ancak sağ yarımkürede eylem insan tarafından gerçekleştirildiğinde etkinleşme daha güçlü olmaktadır (Şekil 5.9).

İletişim eylemleri gözlemlenirken etkinleşme tamamen farklıdır. Bir adamın sanki konuşuyormuş gibi dudaklarını oynatması inferior frontal girusun posterior kısmında (Broca'nın alanına denk gelen bölge) güçlü bir etkinleşmeye neden olmuştur; katılımcılar maymunun dudak şaplatmasını izlerken etkinleşme zayıflamış, köpeğin havlamasını izlerken ise tamamen kaybolmuştur (Şekil 5.10).

[15] Buccino *vd* (2004).

Yalnızca görsel olarak bakarsak, farklı iletişim eylemleri arasındaki fark, bu üç türden bireyin gerçekleştirdiği bir beslenme eylemi olan ısırmayı ayıran farktan daha fazla değildir. Bu nedenle ilgili nöral düzenlerin etkinleşmesindeki farklılıkları açıklayamaz. Köpeğin havlaması gözlemlenirken ayna nöron sisteminin bölgelerinden tepki alınamaması, yalnızca alınan görsel bilginin türüne atfedilemez. Önceki bölümde ayna nöronlarının etkinleşmesinin belirli bir duyusal girdiyle bağlantılı olmadığını gördük; bunun yerine hareketlerin organizasyonu ve uygulamasını düzenleyen eylem sözlüğüne bağlıydı. Havlamaysa insanların motor eylem sözlüğüne ait bir eylem değildir.

O halde bu, bir köpeğin havlama sırasındaki hareketlerini anlayamadığımız ve yiyeceği ısırırken yaptığı hareketleri bunlardan ayıramadığımız anlamına mı gelir? Şüphesiz ki hayır! Yalnızca iki farklı kavrama kipine bağlıdır; ilki çoğunlukla görsel bilgiye dayanırken diğeri doğası gereği görsel-motordur. Havlayan bir köpeği gözlemlediğimizde, bu eylemi kavramamız asıl olarak superior temporal sulkusta (STS) bulunan alanların etkinleşmesine bağlıdır. Bunlar ve diğer görsel alanlar ayrıca diğer (maymun ve insan) iletişim eylemleri gözlemlenirken de etkinleşir. Ancak maymun ve insan gözlemlenirken, STS'den gelen bilgi ayna nöron sistemde kodlanmış potansiyel motor eylemleri etkinleştirir. Bu sayede gözlemlenen eylemlerin anlamı anında kavranabilir.[16]

Aynı türe ait bireyler arasında da benzer farklılıklar bulunmuştur. Beatriz Calvo Merino ve meslektaşlarının[17] yürüttüğü bir fMRI araştırmasında, başkalarının belirli eylemlerini gözlemleyen bireylerin belirli motor yetkinliklerine göre serebral etkinliğin değişebildiği ortaya koyulmuştur. Klasik dansçılar, Capoeira öğretmenleri ve hayatlarında hiç dans dersi almamış insanlardan oluşan katılımcılara bir Capoeira videosu ile başka bir klasik dans hareketleri videosu gösterilir. Öğretmenlerin ayna nöron sistemleri Capoeira

[16] Bu araştırmaları daha detaylı olarak incelemek için *bkz.* Allison *vd* (2000).

[17] Calvo-Merino *vd* (2005).

hareketlerinin görülmesine en güçlü tepkiyi verirken, klasik dansçıların ayna nöron sistemi, Capoeira öğretmenleri ve şüphesiz ki başlangıç seviyesindekilere kıyasla klasik dans hareketlerinin izlenmesine en güçlü tepkiyi verir.

Başka bir deneyde aynı araştırmacılar etkinleşmedeki farklılığın, Capoeira öğretmenlerinin Capoeira hareketleri konusunda daha çok görsel deneyimi olmasından ve bu hareketleri nasıl yapacaklarını klasik dansçılar ya da (bariz bir şekilde) başlangıç seviyesindekilerden daha iyi bilmesinden kaynaklanıp kaynaklanmadığını anlamaya çalışır. Capoeira'daki bazı hareketler hem erkek hem de kadınlar tarafından yapılabilirken, bazıları iki cinsiyet için farklıdır; şüphesiz ki erkek veya kadın tüm dansçılar partnerlerinin yapacağı hareketleri bilmek zorundadır. Bundan yola çıkarak Calvo Merino ve meslektaşları Capoeira öğretmenlerine hem erkek hem de kadınlar tarafından yapılan dans hareketlerini içeren bir video gösterir. Gözlemciyle aynı cinsiyetten olan bireylerin yaptığı hareketler izlenirken, ayna nöron sisteminin en güçlü şekilde etkinleştiği keşfedilmiştir; bu da etkinleşmenin görsel deneyim tarafından değil, motor pratikle düzenlendiğini işaret eder.

Tümü bir arada ele alındığında, bu deneyler başkalarının eylemlerindeki istemleri anlama konusunda motor bilginin oynadığı belirleyici rolü kanıtlar. Genel olarak duyusal bilginin ve özelde görsel bilginin az ya da çok gelişmiş işlenmesine dayalı zihinsel işlemler, bu eylemleri başka istemlerle anlayamaz. Yine de bu iki kip arasında büyük farklılıklar bulunur. Yalnızca duyusal bilgi durumunda, gözlemlenen eylem ilk kişinin sanki kendisi yapıyormuş gibi "gözlemci tarafından" dahil olmasını gerektirir; böylece anlamı anında yakalaması mümkün olur.

Bahsedilen "-mış gibinin" kapsamı gözlemcinin kendisine veya türüne ait repertuarına bağlıdır. Leo Sperber (daha ünlü Dan'in oğlu) bunu çok güzel bir şekilde ifade etmiştir: "Neden bir köpek olmak istemiyorum biliyor musun baba? Kuyruğumu nasıl sallayacağımı bilemem de o yüzden!"[18]

[18] Dan Sperber, kişisel iletişimim.

Bölüm 6

TAKLİT VE DİL

Taklit Mekanizmaları

Ayna nöronları keşfedilir keşfedilmez, taklit yeteneğinin nöral temeli olup olmadığı sorusu ortaya çıktı. Ancak bu ihtimali değerlendirmeden önce *taklit* ile tam olarak neyi kastettiğimizi belirtmemiz gerekir. Bu alanla uğraşmış herkes zaman içinde terimin çeşitli araştırma dallarında (gelişimsel psikoloji, karşılaştırmalı psikoloji, etoloji vb), farklı ve bazen de birbirine zıt anlamlar kazandığını bilir. Bu kitabın amacı doğrultusunda, anlamı fazla basitleştirmeyi de göze alarak, olası tanımları ikiye indireceğiz. Birçok deneysel psikoloğun kullandığı ilk tanım şöyledir: Taklit, bireyin çoktan motor repertuarında olan bir eylemi *kopyalamasıdır*; eylemi başkalarının yaptığını gördükten sonra motor repertuarına almıştır.[1] Genelde etologların kabul ettiği ikinci tanımsa şöyledir: Taklit, bir bireyin gözlem yoluyla yeni bir eylem düzeni öğrendiği, böylece bu eylem düzenini en küçük detayına kadar tekrar üretebildiği bir süreçtir.[2]

Ancak farklı açılardan iki kavram da, hangi tanımın varsayıldığına bakılmaksızın, taklit kuramının yüzleşmek zorunda olduğu birçok soru barındırır. İlk olarak *karşılık*

---

1 Örnek için *bkz.* Bekkering ve Wohlschlaeger (2002); Wohlschlaeger *vd* (2003).

2 Örnek için *bkz.* Byrne (1995); Tomasello ve Call (1997); Visalberghi ve Fragaszy (2002).

sorunu ile bağlantılı sorular vardır: Başkalarının yaptığını *gördüğümüz* şeyleri kendimiz aslında nasıl *yapabiliriz*? Başka bir deyişle, başkalarının gerçekleştirdiğini gördüğümüz eyleme benzer bir eylemi, yalnızca gözlem temelinde nasıl gerçekleştirebiliriz? Görsel sistemlerin kullandığı kodlama parametreleri motor sistemin kullandıklarından farklıdır. O halde dahil olan kortikal süreçler hangileridir ve hangi duyusal-motor dönüşümler gerekmektedir? Öğrenme sürecini incelediğimizde daha fazla pürüz olduğunu gördük: Karşılık sorununun yanı sıra, karmaşıklıklarıyla eylem sözlüğümüzde bulunmaması mümkün yetkinlik ve motor yeteneklerin *aktarımı* sorunu vardır. Nasıl yeni eylemler ediniriz? Ayrı ayrı alındığında hiçbir anlam ifade etmeyen birtakım hareketleri gözlemledikten sonra anlayabildiğimiz potansiyel eylemlere nasıl dönüştürürüz?

Taklidi bir kişinin gözlemlenen bir eylemi kopyalama kapasitesi olarak açıklayan tanımla başlayacağız. Bu yeteneği açıklamak için iki ana kuramsal model önerilmiştir. İlki duyusal ve motor kodlar arasındaki belirgin ayrıma dayalıdır; taklit, önceden ortak hiçbir ortak noktası olmayan öğeleri bağlayan iletim işlemleri sayesinde mümkün olabilir.[3] İkincisiyse gözlemlenen ve gerçekleştirilen eylemin aynı nöral kodu paylaştığını ve bunun taklit için vazgeçilmez bir koşul olduğunu varsayar.

Son yıllarda Wolfgang Prinz ve meslektaşlarının çalışmaları sayesinde ikinci modelin daha geçerli hale geldiği görülmektedir. Prinz ve meslektaşlarının çalışmaları ilk olarak Hermann Lotze, daha sonra da William James[4] tarafından

---

[3] Örnek için *bkz.* Welford (1968); Massaro (1990).

[4] Lotze (1852); James (1890). Sık sık Lotze'nin *Medicinische Psychologie* kitabından alıntı yapan James, *Principles of Psychology* [*Psikolojinin İlkeleri*] kitabında, "zihinde zıtlaşan kavramlar" olmadığı sürece, bir fikir veya temsilin "tereddütsüz ve anında" ortaya çıkmasından önce, günlük eylemlerimizin çoğunun "açık bir karar", belirli bir komut gerektirmediğine dikkat çekmiştir: "Sobanın olmadığı buz gibi bir odada uyanmanın nasıl bir şey olduğunu ve içimizdeki hayati özün bu zorlu işe nasıl karşı çıktığını hepimiz biliriz. Birçok kişi büyük ihtimalle sabahları bir saatliğine uzanıp karar vermeye çalışır. Ne kadar geç kalacağımız ve gün-

ortaya atılan "ideomotor eylem" kavramına dayalıdır. Bu kavram daha sonra Amerikalı psikolog Anthony G. Greenwald[5] tarafından "ideomotor yetkinlik" ilkesi formunda taklidi de kapsayacak şekilde genişletilmiştir. Bu ilke temelinde, bir eylem gözlemcinin motor repertuarındaki eyleme ne kadar benzerse, onu gerçekleştirmesi o kadar muhtemeldir: Bu nedenle eylemlerin algılanması ve gerçekleştirilmesi için "ortak temsil alanı" bulunmalıdır. Bu alan, gözlemcinin gösteren kişi tarafından yapılan hareketlerin amacını anlama kapasitesine göre belirlenir.[6]

Ayna nöronlarının keşfi *ideomotor yetkinlik ilkesini* yeniden formüle olmaya itmiştir: *ortak temsil alanı* soyut, amodal bir alan olmaktan ziyade, görsel bilgiyi doğrudan potansiyel motor eylemlere dönüştüren bir mekanizma olarak kabul edilmektedir. Bu, Marco Iacoboni ve meslektaşlarının[7] konuyla ilgili yaptığı beyin görüntüleme araştırmalarıyla kanıtlanmıştır.

Bu deneylerde kullanılan temel deneysel prosedürler şunlardır: Bir odak noktası ve işaret parmağı ile orta parmağını kaldıran bir insan eli (A), aynı elin işaret parmağı veya orta parmağında bir çarpı işareti bulunan hareketsiz

---

lük görevlerimizin ne kadar aksayacağını düşünür, kendimize 'Kalkmam gerekiyor, yaptığım çok saçma' ve benzeri sözler söyleriz; yine de sıcak kanepe çok keyifli, soğuk dışarısıysa fazlasıyla acımasızdır. Karar yine uzaklaşır ve kendini tekrar tekrar erteleyerek direnci kırar ve karar verme eyleminin önüne geçer. Böyle koşullarda nasıl kalkmayı *başarabiliriz*? Kendi deneyimlerimden yola çıkarak söyleyebilirim ki genelde hiçbir çaba veya karar olmadan kalkarız. Birden *kalkıveririz*. Şanslı bir bilinç kayması meydana gelir; ne sıcağı ne de soğuğu hatırlarız; günlük hayatla bağlantılı bir çeşit dalgınlık yaşarız. Bu sırada şu fikir aklımızdan geçiverir: 'Ahh! Burada yatmaya devam edemem.' Bu fikir o şanslı anda hiçbir zıt veya durdurucu öneri ortaya çıkarmaz ve sonuç olarak anında uygun motor etkiler yaratır. Bu çabalama sırasındaki hem sıcak hem de soğuğa dair gelişmiş bilincimiz, etkinliğimizi durdurur ve ayağa kalkma fikrimizi 'kalkacağım' yerine 'kalmak istiyorum' koşulunda bırakır. Bu engelleyici fikirler yok olduğu anda, orijinal fikir etkilerini ortaya koyar." (James 1890, s. 793.)

5 Greenwald (1970).

6 Bekkering *vd* (2000); Bekkering (2002).

7 Iacoboni *vd* (1999; 2001).

hali (B) ve gri arka plan üzerinde çarpı işareti gösterilen (C) video klipler bilgisayar ekranında gösterilmiştir. Katılımcılara sadece uyarımı gözlemlemeleri veya gözlemleme işleminden sonra, ekranda hareket ettiğini gördükleri parmağı kaldırmaları ("taklit") ya da çarpı işaretinin görüldüğü parmağı kaldırmaları söylenmiştir. Başka bir koşulda katılımcılara, odak noktasının solunda çarpı belirdiğinde işaret parmaklarını ve sağında belirdiğinde orta parmaklarını oynatmaları söylenmiştir. Sonuçlara göre taklit sırasında sol inferior frontal girusun posterior kısmında (ayna sistemin sözde frontal kutbu) ve sağ superior temporal sulkus (STS) bölgesinde etkinleşme olduğu ve bu etkinleşmenin taklide dayalı olmayan motor eylemler sırasında daha güçlü olduğu bulunmuştur. Bu fark gözlemcinin motor repertuarında halihazırda bulunan eylemlerin taklidine dahil olan ayna sistemin farkını göstermekte olup, gözlemlenen eylemin anında motor dönüşüme uğradığını ortaya koymaktadır.

Nobuyaki Nishitani ve Riita Hari de MEG deneylerinde[8] benzer sonuçlar elde etmiştir. Deneyde katılımcılardan bir nesne kavramaları (A), aynı eylemi deneyci yaparken izlemeleri (B) ve görülen eylemi gözlemleyip kopyalamaları (C) istenmiştir. Bilindiği gibi uzamsal çözünürlük bakımından MEG fMRI'a kıyasla daha az etkilidir; ancak bu dezavantajına rağmen mükemmel zamansal çözünürlüğü incelenen işlemin dinamiklerini yakalar. (A) motor koşulunda sol alt frontal korteksin (44. alan-ayna sistemin frontal düğümü) el nesneye dokunmadan önce etkinleştiği ve 100 ila 200 milisaniye sonra sol presantral motor alanın etkinleştiği görülmüştür. Gözlem (B) ve taklit (C) sırasında sıralama yine benzer olmasına rağmen sol oksipital korteksten başlamıştır. Etkinleşme daima taklit sırasında en güçlüdür. Bu sonuçlar sol 44. alanın taklit eyleminde büyük bir rol oynadığını açıkça gösterir.

Beyin görüntüleme verilerinin korelasyon verileri olduğunu akılda tutmamız gerekir; bu veriler beynimizin belirli

[8] Nishitani ve Hari (2000); ayrıca *bkz.* Nishitani ve Hari (2002).

alanlarının belirli görevleri yaparken etkinleştiğini söyler, ancak söylemedikleri şey etkinleşen alanın araştırılan işlev için ne kadar önemli olduğudur. Tekrarlayan transkraniyal manyetik uyarım (rTMS) uzun uyarımlarla bir alanın geçici hipofonksiyonelliğini belirleyerek bu bilgiyi sağlayabilir. Bu teknik kısa süre önce ayna nöronlarının taklitte önemli bir rol oynayıp oynamadığını belirlemek için kullanmıştır.[9]

Bir grup gönüllü klavyedeki tuşlara basarken sol frontal giruslarının arka kısmının (Broca'nın alanı) uyarılmasını kabul etmiştir; bu eylemi ya benzer bir hareketin başka biri tarafından yapılmasını taklit ederken ya da basılacak tuşu gösteren kırmızı ışığın gösterdiği tuşa basarak gerçekleştirmişlerdir. Veriler rTMS'nin katılımcının taklit sırasındaki performansını bozduğunu ancak görsel-motor görev sırasında bozmadığını göstermiştir. Ayrıca taklide dayalı ve taklide dayalı olmayan görevlerin motor bakımdan birbirinin aynı olması da ilginçtir.

Yukarıdaki kanıt ayna nöron sisteminin taklitte önemli bir rol oynadığını öne sürer; gözlemlenen eylemleri motor bakımdan kodlayarak onları kopyalamamızı sağlar. Iacoboni ve meslektaşlarının yaptığı deneyde, STS alanının taklit sırasındaki etkinleşmesinin, gözlem sırasındaki etkinleşmesine kıyasla daha güçlü olduğu bulunmuştur. Bu araştırmacıların daha sonra yaptığı bir araştırmada katılımcılar deneycinin sağ veya sol eliyle yaptığı hareketleri *gözlemlemiş* veya gözlemden sonra bu eylemleri yalnızca *sağ ellerini* kullanarak *kopyalamışlardır*; elde edilen sonuçlar STS alanının etkinleşmesinin, hem katılımcının yalnızca gözlemlemesi ve gözlemin yanı sıra taklit etmesine bağlı olarak, hem de kullanılan ele göre değiştiğini göstermiştir. Yalnızca gözlem gerektiğinde, en güçlü etkinleşmeyi, deneycinin *anatomik olarak* katılımcının eline denk gelen elinin (sağ el) yaptığı hareketler yaratır; aksine taklit sırasındaysa en güçlü etkinleşmeyi, deneycinin *uzamsal olarak* katılımcının eline denk

[9] Heiser *vd* (2003).

gelen elinin (sol el) yaptığı hareketler yaratır. Başka bir deyişle görev yalnızca gözlemle sınırlı olduğunda anatomik bir uyum üstün gelirken (sağ el-sağ el), katılımcıların eylemi taklit etmesi gerektiğinde uyum uzamsaldır (*benim* sağ elim, *senin* sol elin).[10] STS'nin taklit sırasındaki etkinleşmesinde tam tersi olması muhtemelen fronto-parietal ayna nöronlarının etkisinden kaynaklanır; fronto-parietal ayna nöronlar gözlemlenen motor prototiplerle uzamsal olarak uyumlu olan motor prototiplerin seçilimini teşvik eder. Bir arkadaşınıza yüzünde bir şey olduğunu söyleyin ve sağ elinizle sağ yanağınızı işaret edin: sol elleriyle sol yanaklarını silmeye çalıştıklarını göreceksiniz!

Taklit ve Öğrenme

Önceki bölümde taklidi, terimin ilk anlamı bakımından açıkladık; şimdi taklit yalnızca gözlemcinin motor repertuarındaki bir eylemi tekrarlamak olmadığında, bunun yerine *yeni bir eylem düzeni* öğrenmeyi gerektirdiğinde ne olduğuna bakalım. Ayna nöronlar bunda da rol oynar mı?

Son yıllarda bu tür taklidin altında yatan mekanizmaları açıklamak için birçok model geliştirildi; bunlar arasında Richard Byrne'ın modeli üzerinde özellikle durmamız gerekir. St. Andrews Üniversitesinde etolog olarak çalışan Richard Byrne'ın modeline göre, taklitle öğrenmek iki farklı işlemin bir araya gelmesi sonucunda meydana gelir: İlkinde gözlemci taklit edilecek eylemi ayrı öğelere böler; başka bir deyişle gözlemlenen devamlı hareket akışını motor repertuarında yer alan bir dizi eyleme dönüştürür. İkincisinde bu kodlanmış motor eylemleri, göstericinin eylemlerini kopyalayan bir eylem oluşturacak bir sıraya koyar.[11] Piyanoda veya gitarda çalınan notalar gibi ardışık olmayan motor düzenleri öğrenmenin temelinde de benzer bir işlem olması muhtemeldir.

Parma ekibi Jülich Araştırma Merkezindeki deneycilerle işbirliği yaparak taklitle bu şekilde öğrenmeyi araştırmıştır.

---

[10] Iacoboni *vd* (2001); benzer deneyler için *bkz.* Koski *vd* (2002; 2003).

[11] Byrne ve Russon (1998); Byrne (2002; 2003).

Daha önce gitar çalmamış bir grup kişiye, akor basan bir öğretmenin elinin olduğu bir video gösterilmiştir; kısa bir aradan sonra gruptan gördükleri akorları tekrarlamaları istenmiştir.[12] Deneysel paradigmada ayrıca üç kontrol koşulu vardır: ilkinde katılımcılar videoyu izledikten sonra gitarın sapına dokunmuş ancak hiçbir akor basmamaları özel olarak belirtilmiştir; ikincisinde ileri geri oynayan gitar sapına odaklanmaları, kısa bir duraklamadan sonra öğretmenin çaldığı akoru basmaları gerekmektedir; üçüncü koşuldaysa istedikleri akoru çalmalarına izin verilmiştir (Şekil 6.1).

Ayna nöron devresi, katılımcılar akorları öğretmeni taklit etme amacıyla gözlemlerken etkinleşmiştir; ayrıca daha küçük bir ölçüde de olsa, katılımcıların öğretmeni akor çalarken dinlediği ya da öğretmeni izledikten sonra akorları çalmadan gitarın sapına dokundukları kontrol koşulları sırasında da etkinleşmiştir (Şekil 6.2). Ancak en ilginç bulgu, taklitten önceki duraklama sırasında Brodmann'ın 46. alanına denk gelen frontal korteks bölgesinin yoğun ve kapsamlı etkinleşmesi olmuştur (Şekil 6.3). Hareketin gerçekleştirilmesi sırasında motor alanlar görevlerin taklide dayalı olup olmamasına bakmaksızın etkinleşmiştir.

Bu veriler görsel bilginin uygun bir motor tepkiye dönüşme işleminin ayna nöron sisteminde gerçekleştiğini göstermektedir; daha detaylı açıklamak gerekirse, inferior parietal lobçuk ve frontal lobda bulunan ayna nöronlar, gözlemlenen eylemi karakterize eden temel eylemleri (bu durumda akoru çalmak için gerekli parmakların konumu) motor eylemlere dönüştürür.

Byrne'ın modeline göre bu koşul gerekli olmasına rağmen taklitle öğrenmeyi gerçekleştirebilmek için kendi başına yeterli değildir. Ancak taklitten ve akorların serbestçe çalınmasından önceki aralar sırasında kaydedilen tepkiler, ayna nöron sisteminin frontal korteksin belirli alanların, özellikle de Brodmann'ın 46. alanının kontrolü altında etkinleştiği-

[12] Buccino *vd* (2004b).

ni gösterir. Geçmişte birçok araştırmacı[13] 46. alana genelde çalışma hafızasıyla ilgili işlevler atfetmiştir. Ancak bunun ve diğer deneylerin sonuçları bu alanla bağlantılı başka işlevlerin de olabileceğine işaret eder. 46. alanın çalışma hafızası işlemleriyle bağlantılı olmasının yanı sıra farklı motor eylemlerinin yeniden bir araya getirilmesi ve göstericinin gösterdiğine mümkün olduğunca çok benzeyen, yeni bir eylem düzeni oluşturulmasından da sorumlu olabileceği görülmektedir.[14]

Bu analiz iki taklit biçiminin de ayna özellikleri olan kortikal alanların etkinleşmesine bağlı olduğunu gösterir; başkalarının yaptığı eylemlerin gözlemlenmesi aracılığıyla alınan görsel bilgiyi, ilgili motor temsillerle eşleştiren bir mekanizma mevcuttur. İnsanlarda maymunların aksine ayna nöron sisteminin hem geçişli hem de geçişsiz motor eylemleri kodladığını ve gözlemlenen eylemin zamansal özelliklerini hassas bir şekilde takip ettiğini biliyoruz. Bu nedenle üstün motor repertuarları olan insanların taklit için ve hepsinin ötesinde taklitle öğrenme için maymunlara kıyasla daha çok potansiyeli olduğunu varsayabiliriz.

Bununla birlikte, ne motor repertuarın zenginliği ne de ayna nöron sisteminin varlığı tek başına öğrenme kapasitesini belirlemez; ayna nöron sisteminin varlığı vazgeçilmez bir koşul olmasına rağmen taklidin edinilmesi için kendi başına *yeterli* değildir. Bu yalnızca, daha önce de gördüğümüz gibi ayna nöron sistemin dışında kortikal alanların müdahalesini gerektiren taklitle öğrenme kapasitesi için değil, başkalarının gerçekleştirdiği ve motor repertuarımızda bulunan *tekrar* eylemleri yeteneği için de geçerlidir. Taklit için ayna nöronları kontrol eden bir sistem gereklidir ve bu sistemin iki işlevi olmalıdır: düzenleyici ve engelleyici. Gözlemcinin ihtiyacı olduğunda, ayna nöronlarının kodladığı potansiyel eylemden, motor eylemin gerçek uygulanmasına geçişini düzenlemeli, ancak aynı zamanda bu geçişi engelleyebilmelidir.

---

[13] Örnek için *bkz.* Fuster ve Alexander (1971); Funahasha *vd* (1990).

[14] Benzer yorumlar Passingham *vd* (2000); Rowe *vd*'de de (2000) bulunabilir.

Böyle olmasaydı sitemimiz bir döngüye girerdi; gördüğümüz tüm motor eylemler anında kopyalanırdı. Neyse ki böyle olmamaktadır!

Ayna nöron sistemi kontrol eden mekanizmaların varlığı çoğu klinik olan birçok veri tarafından kanıtlanmıştır. Frontal lobda büyük lezyonları olan hastalar, başkaları tarafından yapılan eylemleri, özellikle de kendilerini tedavi eden doktorların eylemlerini tekrarlamaktan kendilerini alamazlar (*taklit davranışı*). Patolojik davranışın başka bir biçimi de bu kontrol mekanizmalarında daha ciddi bozuklukları olan hastalarda görülür: *ekopraksi*. Bu türden bozukluğa sahip olan hastalar başkalarının hareketlerini anında, çok garip olsa bile neredeyse refleksmiş gibi taklit etme zorunluluğu hisseder. Frontal lobdaki lezyonlar, fronto-parietal devreler tarafından kodlanan potansiyel hareketlerin taklit eylemlerine dönüşümünü engelleyen fren mekanizmalarını ortadan kaldırmaktadır. Bu blok, pre-SMA gibi anterior mesiyal alanların engellenmesiyle anlaşılır; pre-SMA'nın, fronto-parietal devrede genel düzenleyici bir işlevi vardır.

Frontal lobdaki lezyonların ardından engellenmemiş bu mesiyal alanlar taklide dayalı eylemlerin üretiminden sorumlu olabilir; bu durum kişi eylemin faydalı veya uygun olduğunu düşündüğü zaman gerçekleşir. Bu alanların taklit etme kararıyla ilgili olarak etkinleşmesine dair doğrudan bir kanıt olmasa da elektrofizyolojik araştırmalar mesiyal kortikal alanların, eylem başlamadan 800 milisaniye önce etkinleştiğini göstermiştir. Bu da etkinleşmelerin genel olarak eyleme geçme kararıyla bağlantılı olduğunu ileri sürer.

Son olarak ayna nöron mekanizmalar ile kontrol sistemleri arasındaki ilişki sayesinde, yenidoğanlardaki erken gelişmiş taklit veya yetişkinlerdeki sözde-taklide dayalı davranışlarla ilgili belirli özellikler açığa kavuşmaktadır. İlginç bir gözlemde (bazen itiraz edilse de) doğumdan yalnızca birkaç saat sonra bebeklerin, henüz kendi yüzlerini bile görmeden önce ebeveynlerinin yaptığı dili öne uzatma gibi

belirli ağız hareketleri yapabildikleri görülmüştür.[15] Andew Meltzhoff'un da dediği gibi: "bebek beşiğinde ayna olmaz!" Ama buna rağmen bebeklerin bu tür bir taklidi yapabildiği görülmektedir. Bu duruma olası bir açıklama getirecek olursak, bebeklerin tam gelişmemiş bir ayna nöron sistemine sahip olduğunu ve kontrol mekanizmalarının hâlâ zayıf olduğunu söyleyebiliriz; aynısı frontal lobun az derecede miyelinleşmesi ve sonuç olarak az işlev göstermesi için de söylenebilir.

Tekrar yetişkinlere gelecek olursak, 1872 yılında Charles Darwin motor rezonansta sık görülen belirli davranış biçimlerine dikkat çekmiştir:

> Bir şarkıcının sesi birden birazcık çatallaşırsa, etraftakilerin çoğu boğazlarını temizler; [...]. Ayrıca performansı gerçekleştiren kişi zıplarken izleyicilerin çoğunun [...] ayağını oynattığını da defalarca duydum.[16]

Sir Charles'ın beyanını kontrol etmek istiyorsak, tek yapmamız gereken bir futbol maçına gitmek! Her durumda bu motor "özgürlük" büyük ihtimalle, duygu paylaşma fenomenine de bağlı olan kontrol mekanizmalarının rahatlığından kaynaklanır; sonuç olarak normalde ayna nöron sisteminde potansiyel aşamada kalacak olan hareketler ortaya çıkar.

Beden Hareketleriyle İletişim

Önceki sayfalarda başkalarının eylemlerini hemen anlamamızı sağlayan belirli bir mekanizma olduğundan bahsetmiştik. Bu, taklidin çeşitli türleri altında yatan nöral temelleri anlamamızı sağladı. Bu bölümde de gösterileceği gibi iletişimin bazı formları altında yatan nöral temellere de ışık tutabilir; bu sayede insan dilinin kökenlerine dair olası bir senaryo oluşturabiliriz.[17] Yine de maymunlarda bulunana benzer bir ayna nöron sisteminin varlığının, kasıtlı veya

[15] Meltzoff ve Moore (1977).

[16] Darwin (1872, s. 143).

[17] Rizzolatti ve Arbib (1998); Fogassi ve Ferrari (2005).

hatta dilbilime dayalı iletişimsel davranışın ortaya çıkışını açıklamak için yeterli olduğu söylenemez. Bunu taklitten bahsederken görmüştük: Bir eylemi anlamak başka, gözlemlediğimiz eylemi taklit etmek bambaşkadır. Taklit her ne kadar diğer alanların ve ayna nöron sisteminin etkinleşmesini gerektirse de bir eylem veya eylem zinciriyle ilgili duyusal ve motor bilgileri ortak bir nöral biçime kodlayacak bir mekanizmamız olmadan herhangi bir şeyi taklit etmemiz son derece zor olurdu. Ama bu iletişimin tüm doğal biçimleri için geçerli değil midir? İster sözlü ister sözlü olmayan biçimde olsun, iletişim daima gönderici ve alıcının ortak bir anlama yetisiyle bağlı olduğu o *eşitlik gereksinimini* karşılamak zorunda değil midir? Gönderici için önemli olan şey alıcı için hiçbir şey ifade etmiyor olsa, "üretim ve algı işlemleri" "bir şekilde bağlı" olmasa ve "temsilleri" "bir derece aynı" olmasa iletişim nasıl mümkün olabilirdi?[18]

Bağlı olduğu nöral devrelerden bağımsız olarak, pratikte ayna nöron sistem ortak eylem alanının altında yatar: Birinin eliyle yiyecek veya bir fincan kahve aldığını gördüğümüzde, ne yaptığını hemen anlarız. Hoşumuza gitse de gitmese de el hareketlerinin ilk işaretleri bizimle bir konuda "iletişime geçer" ve bu konu eylemin anlamıdır: Motor alanlarımızın etkinleşmesi sayesinde "önemli olan" ve eylemi yapan kişiyle paylaştığımız şey işte budur. Şüphesiz ki buradaki "iletişim" terimi kelimenin geniş anlamıyla kullanılmıştır. Elle kavrama gibi bir eylemi anlama ile açıkça iletişim amacıyla gerçekleştirilen bir beden hareketini (ister ellerle, ister yüzle, ister sözlü olarak yapılsın) anlama arasında büyük bir uçurum olduğu gerçeği reddedilemez. Ancak uçurum ne kadar büyük olursa olsun, kurulacak bir köprüyle bu uçurum geçilebilir.

Diyelim ki izlediğimiz eylemle özellikle ilgileniyoruz. Bu durumda başka birinin elini hareket ettirdiğini gördüğümüzde elimiz de sanki farkındaymış gibi benzer şekilde oynamaya başlayabilir; bu belirli belirsiz yapılan hareket diğer kişinin dikkatinden kaçmaz ve davranışını değiştirebilir. İlk

[18] Liberman (1993); ayrıca *bkz.* Liberman ve Whalen (2000).

hareketlerinden itibaren diğer kişinin eylemlerini anlamamıza yardımcı olan ayna mekanizma ayrıca üretilen istemsiz tepkimizin etkilerini anlamamızı sağlar. Böylece kendi elimiz ile diğer kişinin eli arasında karşılıklı bir etkileşim ilişkisi yaratır.

Bu etkileşim "beden diliyle diyalog" etkileşiminden çok da farklı değildir; Mead'e göre "beden diliyle diyalog," kavgadan kur yapmaya, küçüklerin bakımından oynamaya kadar birçok hayvan davranışının başlangıç aşamasına işaret eder:

> İnsandan daha az gelişmiş hayvanlar arasında bile [...] bir davranış alanı mevcuttur. Bu alan doğası gereği beden hareketi olarak sınıflandırılabilir. Diğer formların içgüdüsel tepkilerini devreye sokan bu eylemlerin başlangıcını oluşturur. Bu eylem başlangıçları tepkileri meydana getirir, tepkiler ise çoktan başlayan eylemlerin yeniden düzenlenmesine yol açar. Bu yeniden düzenlemeler başka bir tepkinin başlangıcını, o da yine başka yeni düzenlemeleri ortaya çıkarır.[19]

Bu *karşılıklı yeniden düzenlemeler* hayvanların eylemlerine sosyal değer kazandırarak, birçok yönden gerçek kasıtlı iletişimin işaretçileri olan çeşitli uyum formlarını meydana getirir. Ancak bu, ayna nöron sistemini kontrol etme ve beden hareketlerinin başkalarının davranışları üzerindeki etkisiyle motor bilgiyi bir araya getirebilme yeteneğini gerektirir; bu şekilde başkalarının davranışları görüldüğünde tanınabilir. Ayrıca "diyalog" yalnızca bir dizi geçişli beden hareketinden ibaret olamaz, ayrıca geçişsiz, pandomimsi veya açıkça iletişim eylemleri kodlayan motor repertuara da erişimi olmalıdır.

Dudak şaplatma veya dil çıkarma gibi maymunlarda en sık görülen iletişimsel beden hareketlerinin çoğunun, sindirimle (veya hazırlık süreçlerinde partnerin kürkünden yiyecek ya da parazit ayıklamayla) bağlantılı ritüelleştirmeden kaynaklandığını ve kabile içinde ilişki oluşturmak ve birlik-

[19] Mead (1910, s. 124).

leri güçlendirmek için kullanıldıklarını daha önce görmüştük; ayrıca bazı ağız ayna nöronlarının sindirim eylemleri ve orofasiyal iletişim eylemlerinin gözlemlenmesi sırasında etkinleştiğini de görmüştük. Goril ve şempanzelerin kol ve el hareketlerine dair kapsamlı literatürde, bu hareketlerin az çok belirgin iletişimsel işlevleri olduğu anlaşılmaktadır; bu hem vahşi yaşamdaki hem de kafeste yetiştirilen hayvanlar için geçerlidir.[20] İnsanlarla ilgili olarak, ünlü Rus psikolog Lev Vygotskij çocukların yaptığı en geçişsiz eylemlerin geçişli eylemlerden türediğini ileri sürmüştür. Örneğin nesneler kolun ulaşabileceği bir yere yerleştirildiğinde, çocukların sanki onlara ulaşmak ister gibi kollarını uzattığını gözlemlemiştir. Eğer çocuğun annesi bu denemeye karşılık verir, yardıma gelirse, çocuklar tutmak istediği nesneleri belirtmek için uzanma beden hareketini tekrar etmektedir.[21] Diğer bir yandan önceki sayfalarda açıkladığımız araştırmalar, insanlardaki ayna nöron sisteminin elle yapılan pandomimler, geçişsiz beden hareketleri ve etkili orofasiyal iletişim eylemlerinin gözlemlenmesi sırasında da etkinleştiğini açıkça göstermektedir. Orijinal rolü kavrama, tutma, uzanma gibi geçişli elle yapılan eylemleri tanımak olan ayna nöron sisteminin ilerleyen evriminin, bireyler arası iletişimin ilk formlarının ortaya çıkması için gerekli nöral alt katmanı oluşturmuş olması mümkün müdür? İnsanlarda sözlü dilin kontrolü ve üretiminden sorumlu, kortikal yarımkürelerin lateral yüzeylerinde yer alan devre, anatomik olarak benzer bir konumda bulunan bu sistemden evrimleşmiş olabilir mi?

Bunun zorlama bir varsayım olduğu ve insanların dile doğru attığı ilk adımları açıklayan daha "ekonomik" açıklamaların olduğu söylenebilir. Örneğin birçok primatın, irtibat çağrılarından (konumu belirten ve kabilenin koordineli bir şekilde hareket etmesini sağlayan) yiyeceğin bulunduğunu veya yırtıcı hayvanların olduğunu belirten çağrılara kadar farklı seslendirmeler yaptığı bilinmektedir. Dorothy Cheney

---

20 De Waal (1982); Tanner ve Byrne (1996); Tomasello *vd* (1997).

21 Vygotskij (1934).

ve Robert Seyfarth, yaptıkları bir dizi muhteşem araştırmada, Doğu Afrika eski dünya maymunlarının (*Cercopithecus aethiops*) kendilerine yaklaşan diğer bir maymunun baskın veya ast olmasına ya da yaptığı eylemin türüne (belirli bir mesafeden rakip kabileyi gözetleme veya açık bölgeye doğru harekete geçme) göre farklı çağrılar kullandığını göstermiştir; ayrıca kabile üyelerini yırtıcı hayvanların yaklaşması konusunda uyarırken, yırtıcının türüne göre (örneğin uçucular, kedigiller, yılanlar vb), farklı çağrılarda bulunmaktadırlar.[22] Öyleyse neden Steven Pinker gibi insan dili evriminin "ilk adımlarının," "bu tür benzeri gönderimsel çağrıların serebral korteksin gönüllü kontrolü altına girmesiyle" atıldığını, böylece ilk olarak "karmaşık etkinlikleri" işaret etmek için bir dizi çağrının bir araya gelmesine, daha sonra da "çağrıların bir araya gelmesini analiz etme yeteneğinin [...] her bir çağrının bölümlerine"[23] uygulanmasına olanak tanıdığını düşünmeyelim?

Aslında bu evrim kuramının aksini ispatlayabilecek en az iki iyi neden vardır. Bunlardan *birincisi* doğada işlevsellikle ilgilidir: İnsan olmayan primatların çıkardıkları sesler özellikle duygusal davranışla ilgilidir; dahası, vervet maymunlarının bağırmaları gibi yarı-göndergesel olduklarında bile belirli bir işlevle (örneğin uyarı) bağlantılı olup, başka amaçlarla kullanılamazlar. Yani aynı sinyal birden fazla mesaj taşıyamaz (örneğin duruma göre "yaklaşma" veya "kaçma" mesajı taşır). Bu yüzden bu mesajlar yaratıldıkları davranış dışında bir davranış biçimini göstermez. Aynı şey duygusal olmayan iletişim sistemlerinde meydana gelmez. Bu sistemlerde aynı işaret kullanıldıkları bağlama göre birden çok anlam taşıyabilir. Örneğin insan dilinde aynı kelime (ateş) bir yerin ateş aldığını, yani yangın çıktığını da ("kaçma" me-

---

[22] Cheney ve Seyfarth (1990).

[23] Pinker (1994, s.352). Pinker'ın bizzat kendisi "bu fikrin lehine olan kanıtların ding-dong kuramından (ya da ilk insan cümlesinin 'ne kadar da kıllı bir sırt!' olduğunu ileri süren Lily Tomlin'in önerisinden) daha fazla olmadığını" itiraf etmiştir (aynı yerde).

sajı) ateş hazır olduğundan yemeğin hazırlanabileceğini de ("yaklaşma" mesajı) belirtebilir. Bu tür bir esnekliğin olmaması nedeniyle vervet maymunlarının çağrı sistemi dil evrimine uygun değildir.[24]

İkincisi doğada temel olarak anatomik nedenlerden kaynaklanır: İnsan olmayan primatların çağrı yaratmak için kullandığı nöral devreler insanların dil için kullandıklarından son derece farklıdır. İnsan olmayan primatların nöral devreleri büyük oranda singulat korteks, arabeyin ve beyin sapı yapılarınca düzenlenir;[25] insanlarınkiyse lateral fisür (Silvius fisürü) ve inferor frontal girusun posterior kısmında konumlanmıştır. Primat evrimi sırasında vokal sistemin daha alt bölgelerden korteksin lateral yüzeyine *sıçramış* olduğu sonucuna varılabilir mi? İnsan beyninin daha derin yapılarında bir vokalizasyon sistemi olduğu doğrudur ama bu sistem ünlemler, bağırmalar gibi duygusal vokal ifadelerle ilişkilidir. Yani gerçek dille bir ilgisi olduğu düşünülemez. Bu nedenle insan olmayan primatların kortikal alanları incelenirken, insanlarda dili kontrol eden alanlara benzer olanların incelenmesi ve parieto-temporal ve inferior frontal bölgelerin işlevsel özelliklerine odaklanılması daha mantıklı olacaktır.

Broca'nın alanının klasik dil alanlarından biri olduğunu, ayrıca özellikle sözlü olmayan ve yüz-ağız bölgesi, kol ve el ile gırtlak bölgesi hareketleriyle etkinleşen motor özelliklere sahip olduğunu ve organizasyonunun maymunlarda bulunan alana, yani F5'e benzer olduğunu biliyoruz. Dahası Broca'nın alanı aynı F5 gibi birincil işlevi, hem insanlarda hem de maymunlarda eylemleri anlamak ile eylem üretimini birbirine bağlamak olan bir ayna nöron sisteminin parçasıdır. Bu durum dilin kökeninin ilkel vokal iletişim biçimlerinde değil, lateral kortikal alanların kontrol ettiği beden dili iletişiminin evriminde aranması gerektiğini gösterir. İnsanlardaki Broca'nın alanı ile maymunlardaki F5 alanı

[24] Hauser *vd* (2002).

[25] Juergens (2002).

arasındaki homolojiyi destekleyen nedenler anatomik ve sitoarşitektoniktir ve bunlar ayna nöronlarının keşfinden bağımsızdır. Bu nedenle her iki alanda da ortak mekanizmaların olması, ayna nöron sisteminin ilerleyen gelişiminin önce beden hareketleri daha sonra da sözlerle insanın iletişim kurma kapasitesinin görüntüsü ve evriminde önemli bir rol oynadığını göstermektedir.

Ağız, El, Ses

Dilin beden hareketlerine dayalı kökeni kavramı çok eskidir: Étienne Bonnot de Condillac'ın incil tarzı açıklamasında, iki farklı cinsiyette iki çocuğun hikâyesi anlatılır. Çocuklar Selden kurtulduktan sonra Çölde kaybolur. "İşaret kullanımı" konusunda bilgileri olmamasına rağmen "eylemlerle konuşarak" iletişim kurmaya başlarlar.[26] Benzer bir bakış açısı Wilhelm Wundt'un beden dilinin "doğal seyriyle" ilgili kaleme aldığı psikolojik değerlendirmelerde de görülebilir. Bu seyir "kusurlu" olmasına ve çoğunlukla "taklitçi temsillere" bağlı olmasına rağmen, erken bir "konuşma biçimi" ortaya çıkarmış olup ancak ilerleyen zamanlarda fonetikle bir araya gelmiştir.[27] Ancak bu görüşü destekleyen en önemli görüşler son yirmi yılda ortaya çıkmıştır ve paleontoloji, etoloji, nörofizyoloji ve karşılaştırmalı anatomi alanlarından faydalanmaktadır; özellikle sözde "dilin üretimi ve algısı motor kuramları" görüşünü benimseyenler olmak üzere birçok destekçisi vardır.[28]

Örneğin Peter MacNeilage'ı ele alalım: Ona göre ağızın art arda açılıp kapanması olayının tipik insan dili için "hecesel bir çerçeve" sağladığını ve kiplemesinin de çeşitli "içerikleri" (ünlü ve ünsüzler) belirlediğini savunmaktadır. Ağzın art arda açılması olayı, çiğneme ve yutmaya ait alt çene döngüsünden ortaya çıkmış olan mafsal sistemin evrimsel sonucunu temsil etmektedir. MacNeilage'ın görüşüne göre

---

[26] Condillac (1746, s. 175-176).

[27] Wundt (1916, s. 128).

[28] Örnek için *bkz.* Armstrong *vd* (1995); Armstrong (1999); Corballis (1992; 2002; 2003).

insan olmayan primatlarda dilin ortaya çıkması için gerekli kortikal değişimlerin çoğunun, Broca'nın alanı homoloğu olan ve temel olarak çiğnemeyi kontrol eden ön bölgede yer alması bu iddiayı kanıtlamaktadır.[29]

Maymunlarda ağız ayna nöronlarının ventral premotor kortekste bulunması MacNeilage'ın kuramını destekliyor gibi görünse de dilin evrimindeki kol-el hareketlerinin rolünü hafife alır. Her ikisi de kol-el hareketlerinin (yalnızca ağız-gırtlak ve ağız-yüz değil) motor temsillerince tanımlanan F5 ve Broca'nın alanının anatomik ve işlevsel mimarisi, bireyler arası iletişimin tek bir motor kipinden değil, yüz, kol-el ve ses hareketlerinin gelişerek bir araya gelmesinden evrimleştiğini ortaya koyar. Michael Corballis'i başka kelimelerle ifade etmek gerekirse, dilin kökenlerinin yalnızca ağızda değil ayrıca ellerde bulunduğu ve el ile ağızın karşılıklı etkileşiminin konuşmanın kökenlerini oluşturduğu söylenebilir.[30] Ağız-yüz sistemi kol-el hareketleriyle desteklenmediğinde, iletişim olasılığının son derece kısıtlı olacağı reddedilemez. Elin iletişimdeki önemini biraz düşünün: Üçüncü bir kişinin veya nesnenin yerini göstererek ve bunların bazı özelliklerini tarif ederek, iki kişi arasındaki iletişime üçüncü bir taraf getirebilmemizi sağlar. Bireysel hareketlerin muhtemel kombinasyonlarını kullanarak yeni anlamlar ifade eden ilk açık iletişim sistemi (bu primatların ağız-yüz iletişimlerinde gerçekleşmez), kesinlikle ağzın kullanımından çok elin kullanımına borçludur.

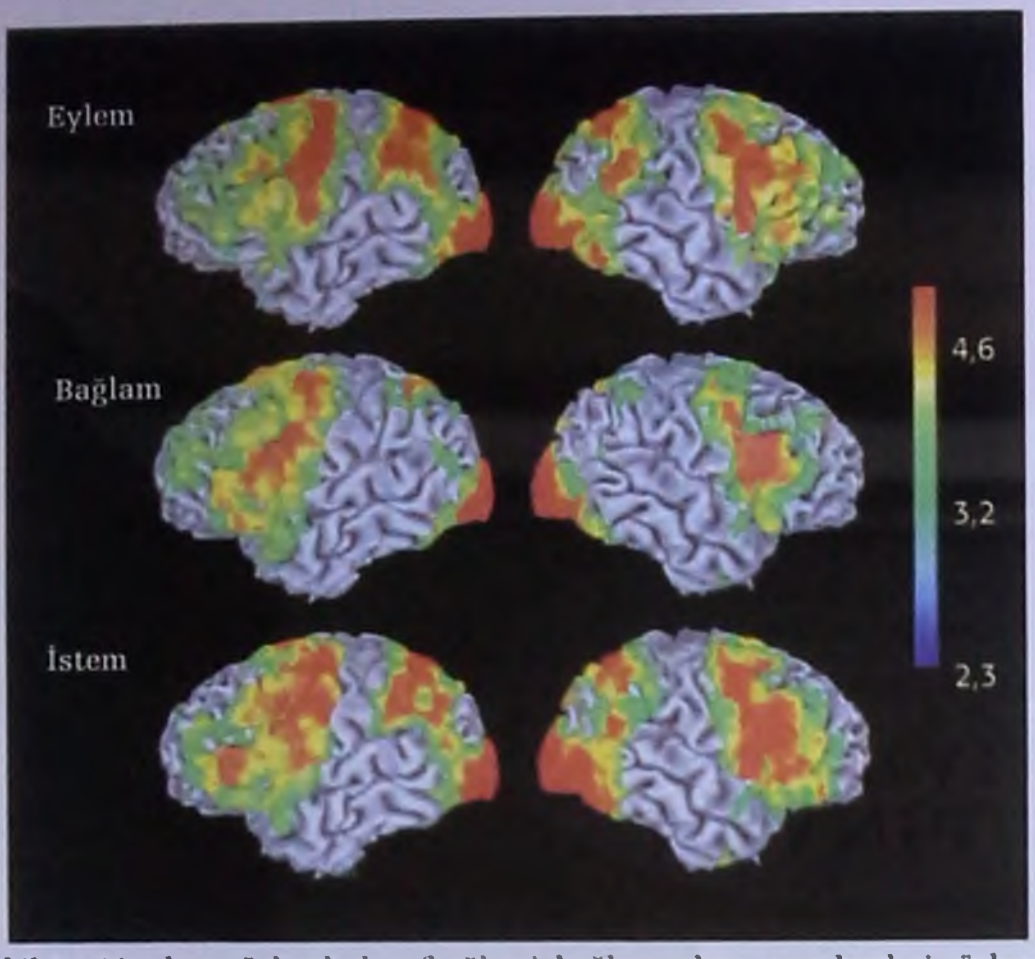
Kısa süre önce Michael Arbib'in de ifade ettiği gibi, insangillerin ilk olarak taklit etmek, daha sonra motor repertuarlarındaki eylemleri kopyalamak ve son olarak iletişimi kesin ve güvenilir hale getirmek için kol-el "proto-işaretleri" kullanma becerileri, bu iletişim sisteminin evriminde önemli bir rol oynamış olmalıdır.[31] Bu da kaçınılmaz olarak serebral seviyede, özellikle de motor kortekste radikal değişimlere ne-

---

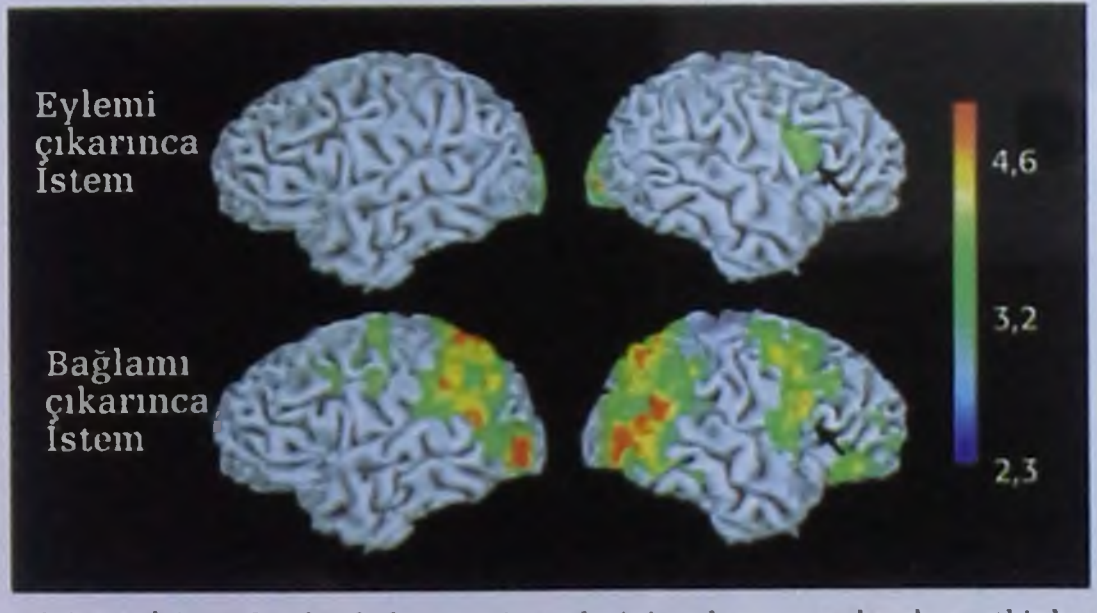
29 MacNeilage (1998).

30 Corballis (2002, s. 153).

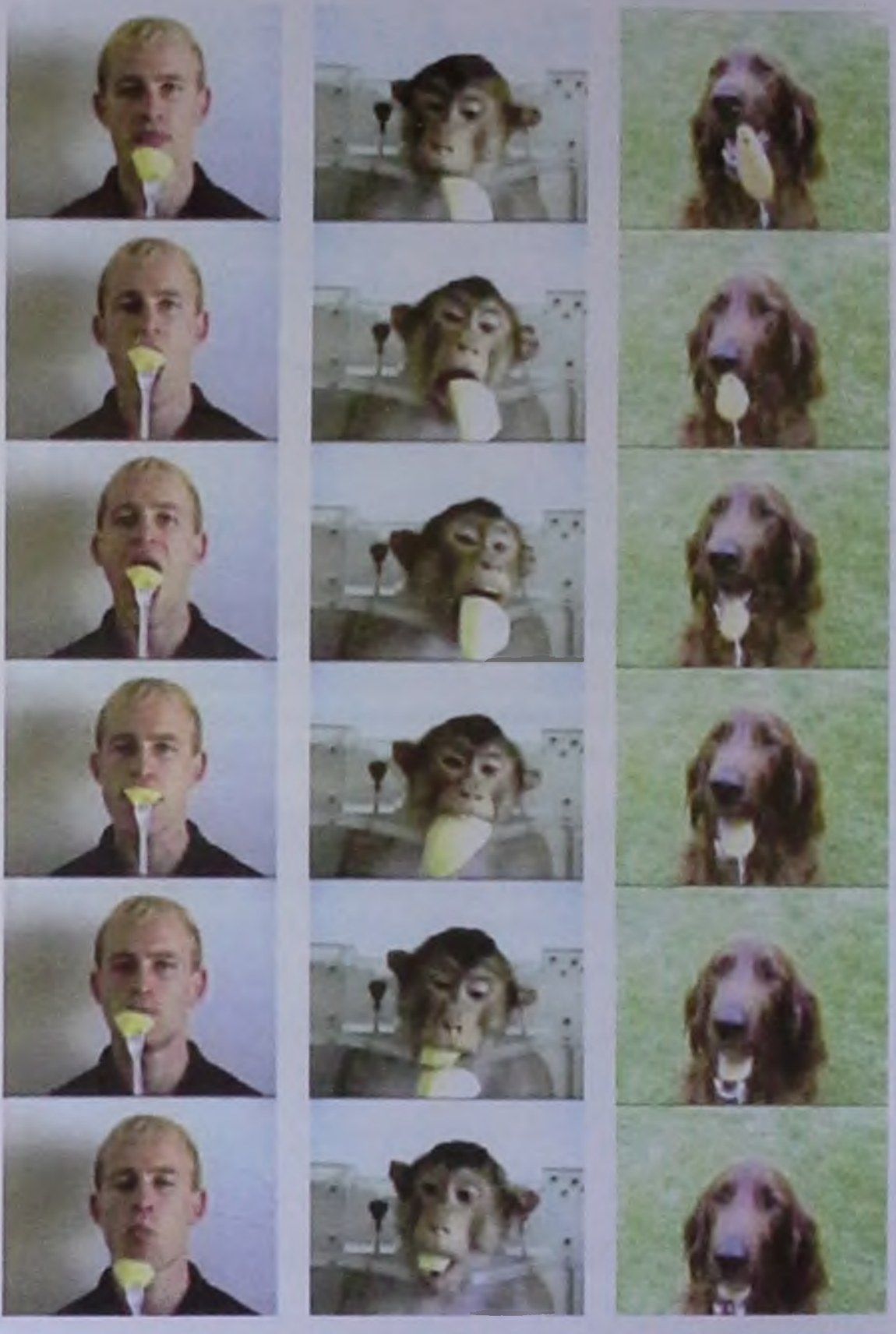
31 Arbib (2002; 2005).



Şekil 5.4 Bir olayı gözlemlerken (bağlam), bağlamı olmayan eylemleri gözlemlerken (eylem) ve bağlama yerleştirilmiş eylemleri gözlemlerken (istem) etkinleşen kortikal alanlar. Renkler etkin alanları göstermektedir. Kırmızı işaretli yerler etkinliğin en güçlü olduğu yerleri gösterir (Iacoboni *vd*, 2005).



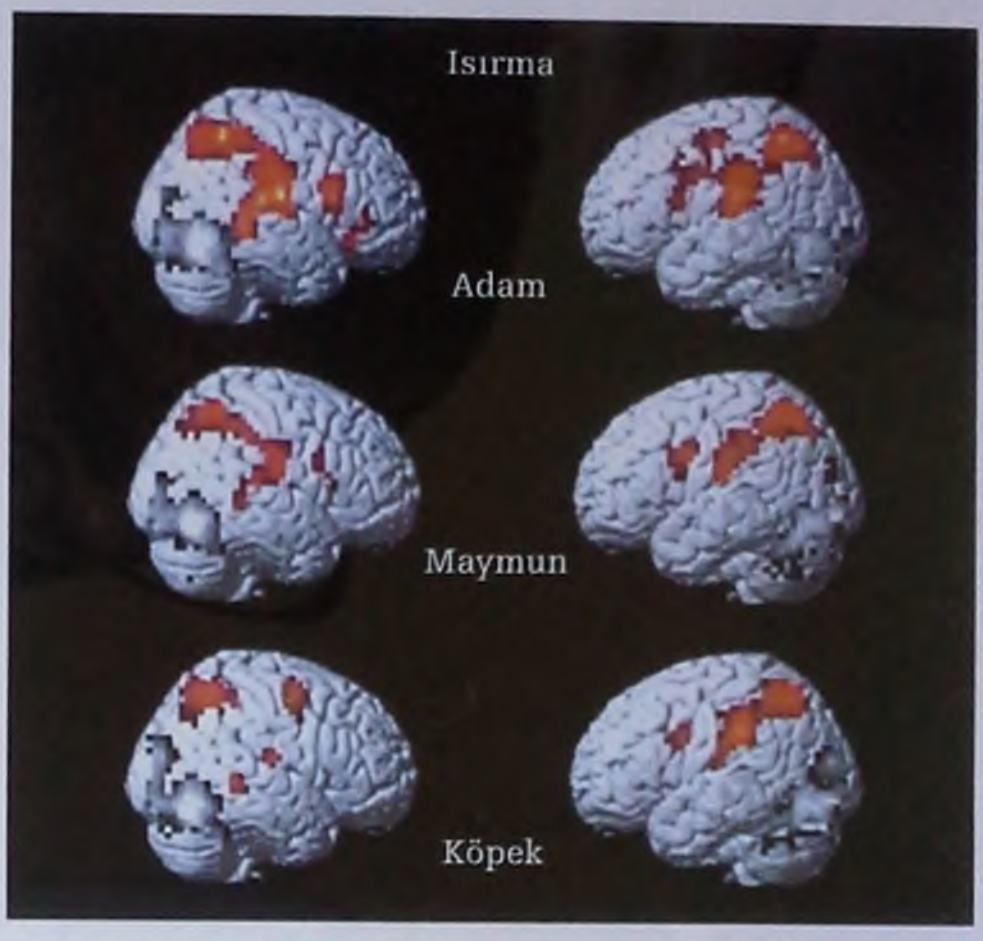
Şekil 5.5 İzleyiciler başkalarının istemlerini anlamaya çalışırken etkinleşen kortikal alanlar. Üst panel *istem* koşulunda (katılımcılar eylemin neden gerçekleştirildiğini görsel bir bağlam temelinde anlamaya çalışır) etkinleşen ve *eylem* koşulunda (eylemin gerçekleştiğini görürler ancak nedenini açıklayan herhangi bir öğe yoktur) etkinleşen alanları karşılaştırmaktadır (*eylemi çıkarınca istem*); alt panel ise istem koşulunda etkinleşen ve görsel olay gözlemlenirken etkinleşen alanları karşılaştırır (*bağlamı çıkarınca istem*). İki durumda da inferior frontal girusun posterior kısmı etkinleşir. Ayna nöron sisteminin bir parçası olan bu alan, başkalarının istemlerini anlama konusunda son derece büyük bir role sahip gibi görünmektedir. (Iacoboni *vd*, 2005.)



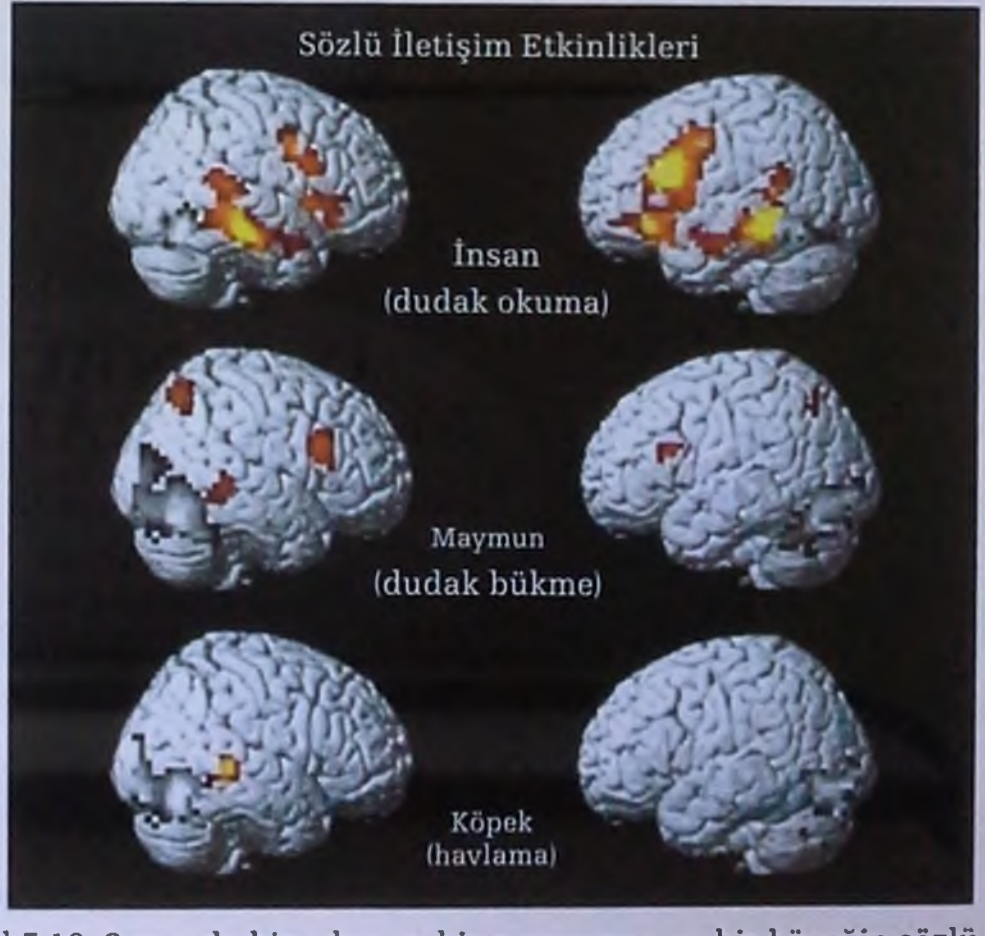
Şekil 5.7 Deney sırasında kullanılan uyarımın, insanlar ve hayvanlarda yaygın olan eylemlerin gözlemlenmesi sırasında beyin etkinleşmeleri oluşturması amaçlanmıştır. Deneyin video kayıtlarından alınan resimler bir insan, bir maymun ve bir köpeğin bir parça yiyeceği ısırmasını göstermektedir. (Buccino *vd*, 2004a.)



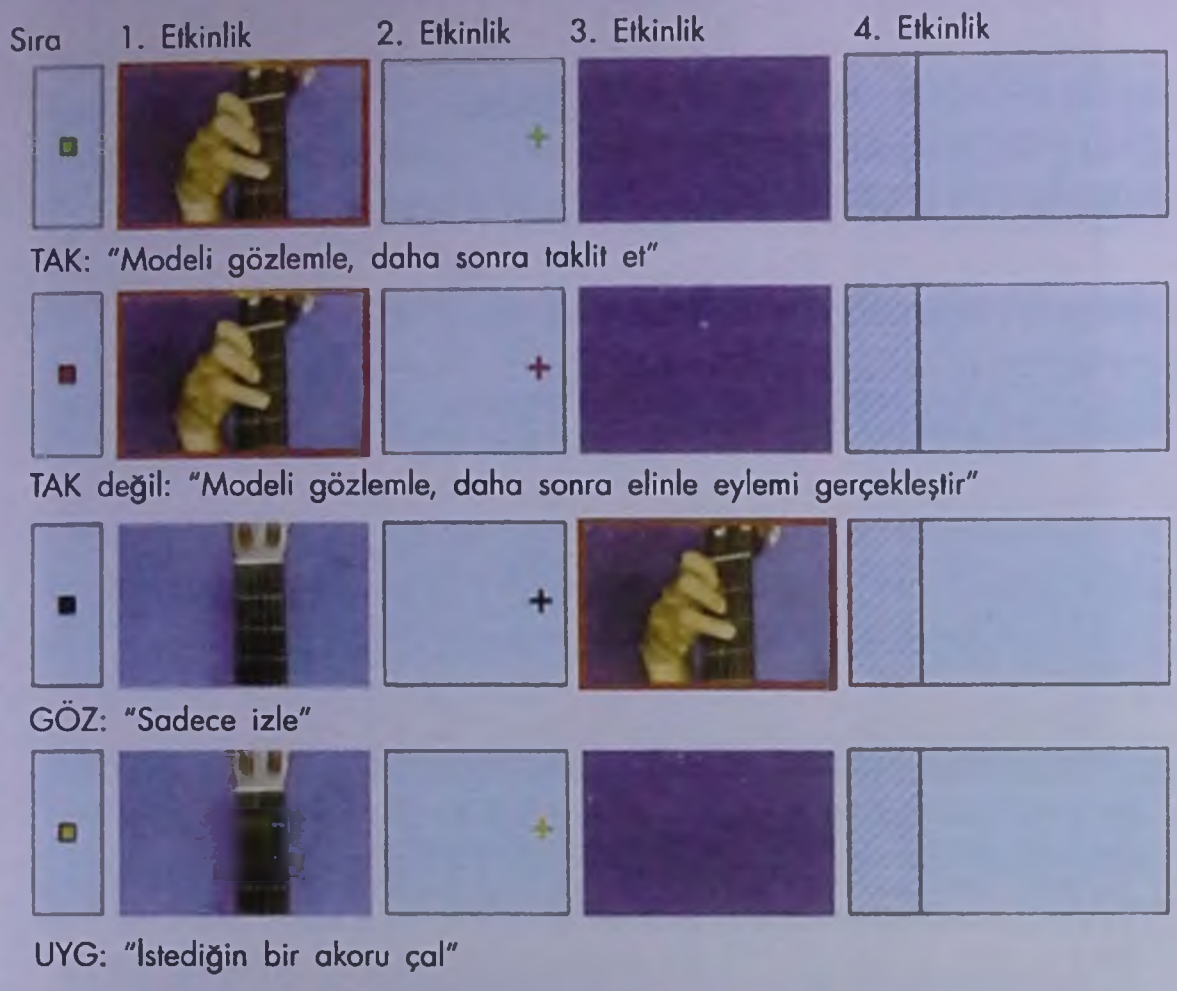
Şekil 5.8 Deney sırasında kullanılan uyarımda insanın iletişimsel beden hareketleri diğer türlerle karşılaştırılmıştır. Deneyin video kayıtlarından alınan resimler sırasıyla konuşan bir insan, dudak şaplatan bir maymun ve havlayan bir köpeği göstermektedir. (Buccino *vd*, 2004a.)



Şekil 5.9 Sırasıyla bir adamın, bir maymunun ve bir köpeğin yiyeceği ısırmasının gözlemlenmesi sırasında (*bkz.* Şekil 5.7) etkinleşen kortikal alanlar. (Buccino *vd*, 2004a.)



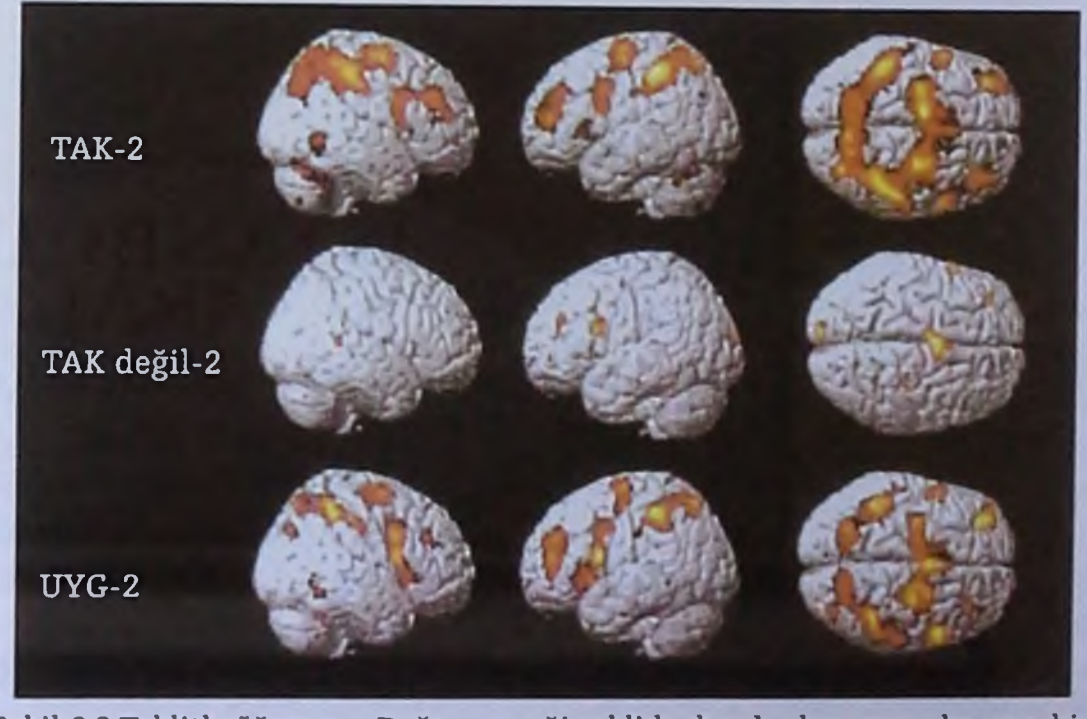
Şekil 5.10 Sırasıyla bir adamın, bir maymunun ve bir köpeğin sözlü iletişimlerinin gözlemlenmesi sırasında (*bkz.* Şekil 5.8) etkinleşen kortikal alanlar. (Buccino *vd*, 2004a.)



Şekil 6.1 Sinyal. 1. Etkinlik, 2. Etkinlik, 3. Etkinlik, 4. Etkinlik. TAK: "modeli gözlemler ve taklit eder"; TAK değil: "modeli gözlemler ve elle eylemi gerçekleştirir"; GÖZ: "Sadece gözlemle"; UYG: "istediğin bir akoru çal" Taklitle öğrenmek: deneysel paradigma. Deneyde her birinde dört etkinlik olan dört koşul vardır. TAK koşulu (taklit): yeşil sinyal yandığında, katılımcılar akoru çalan öğretmenin eline bakmak zorundaydı (TAK-1); kısa bir duraklamadan sonra (TAK-2), eylemi taklit etmeleri gerekiyordu (TAK-3). IMI değil koşulu: kırmızı sinyal görüldüğünde (TAK değil-1) katılımcıların öğretmenin eline bakmaları ve kısa bir aradan sonra (TAK değil-2) akoru çalmadan gitarın sapına dokunmaları (TAK değil-3) gerekiyordu. GÖZ koşulu (gözlem): Mavi sinyal yandığında (GÖZ-1), katılımcılar gitarın sapını gözlemleyecek ve kısa bir aradan sonra (GÖZ-2), öğretmenin akoru çalmasını izleyecekti (GÖZ-3). UYG koşulu (uygulama): Sarı sinyal belirdiğinde (GÖZ-1), katılımcıların gitarın sapını gözlemlemeleri ve kısa bir aradan sonra (GÖZ-2) istedikleri bir akoru çalmaları (GÖZ-3) gerekiyordu. Dört koşulda da deney, katılımcıların hareket etmeden oturduğu bir süreyle sonlandırıldı (4. Etkinlik). (Buccino *vd*, 2004b)



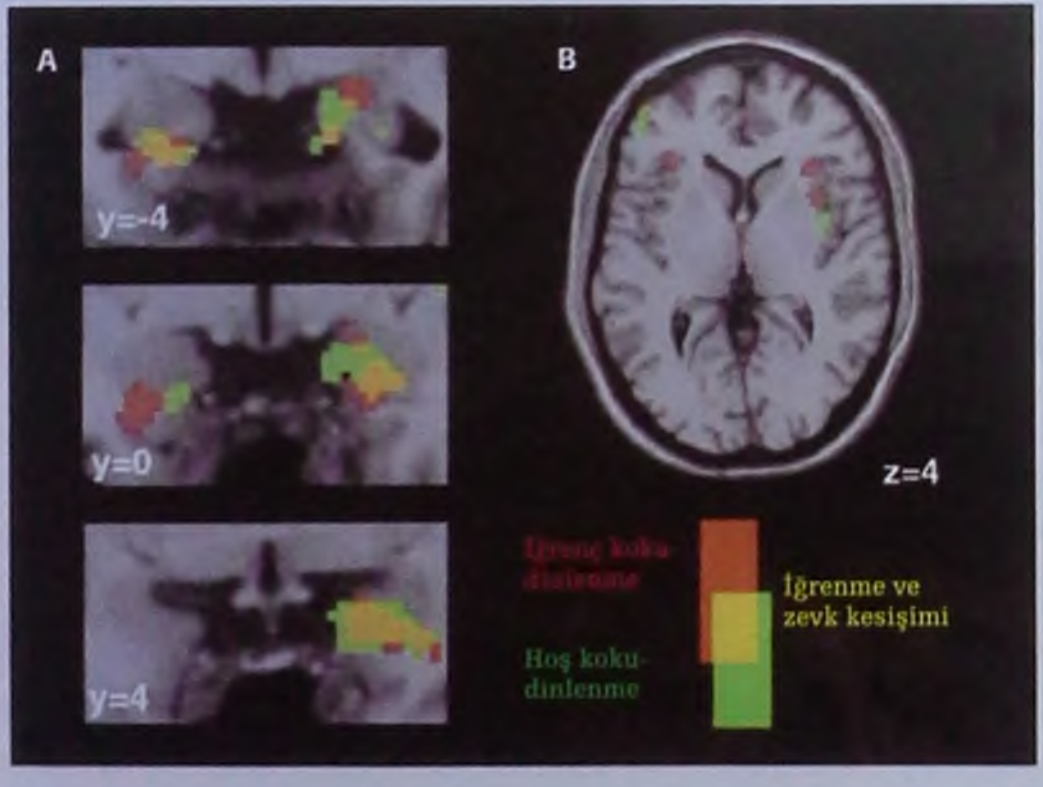
Şekil 6.2 Taklitle öğrenme: Gözlem sırasında kortikal etkinleşme. Katılımcılar taklit etme amacıyla öğretmenin gitarda akoru çalmasını izlerken (TAK-1), taklit etme amacı olmadan izlerken (TAK değil-1) ya da sadece gitarın sapını gözlemlerken (GÖZ-3a,b) etkin olan kortikal alanlar. TAK-1, TAK değil-1 ve GÖZ 3a'daki etkinlik, 4. etkinlik (son duraklama) sırasında kaydedilen etkinlikle karşılaştırılırken, GÖZ-3b OBS-1 (gitarın sapına odaklanma) ile karşılaştırılmıştır (Buccino *vd*, 2004b).



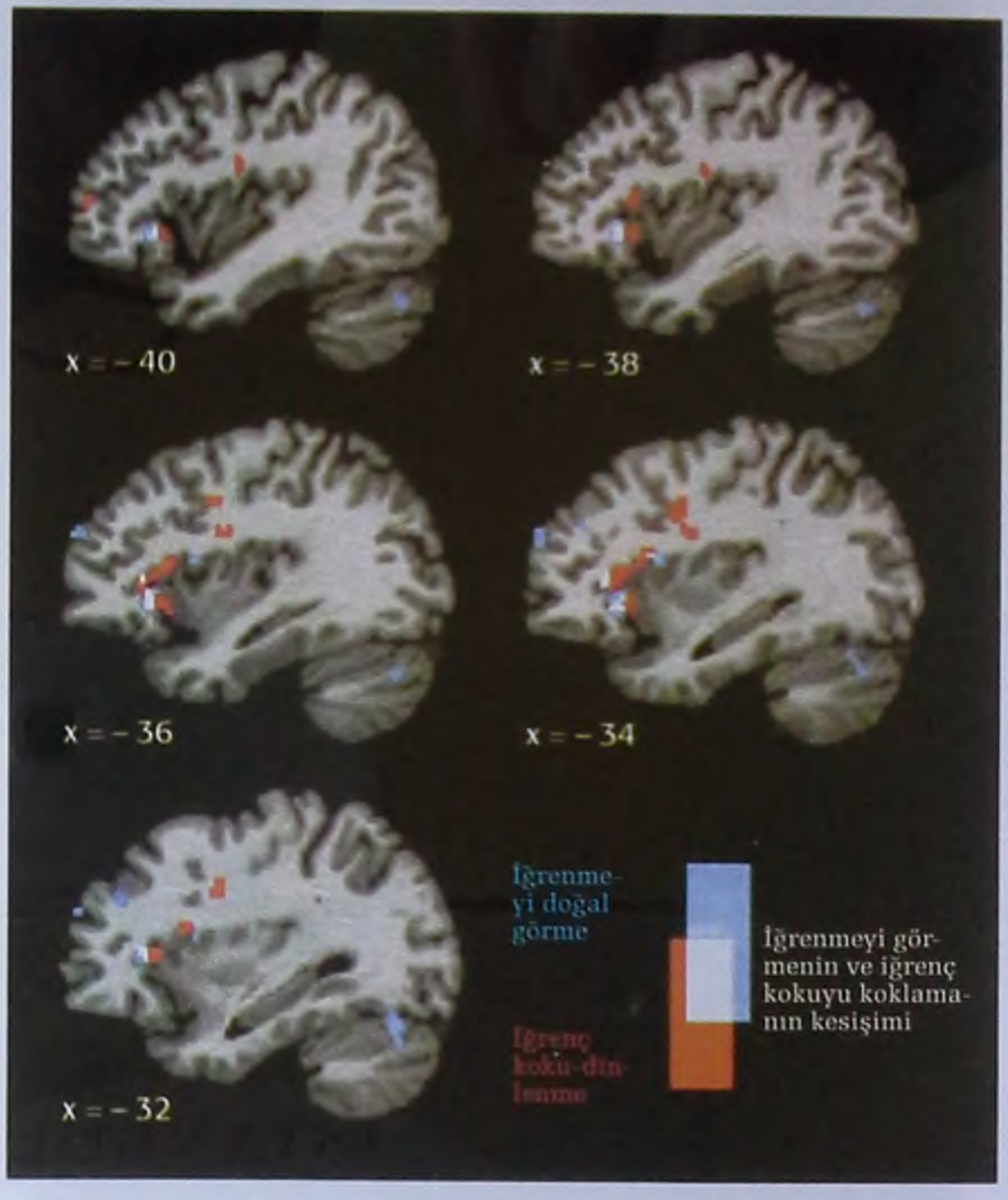
Şekil 6.3 Taklitle öğrenme: Doğası gereği taklide dayalı olan veya olmayan bir eylem uygulanmadan önce duraklama sırasındaki kortikal etkinleşme. Üç deneysel koşul da 4. etkinlikle (son duraklama) karşılaştırılmıştır. TAK-2 koşulunda katılımcılar, öğretmeni gitarda bir akor çalarken izledikten sonra, onu taklit etmeye hazırlanmıştır; TAK değil-2 koşulunda, TAK-2 koşulundaki aynı model gözlemlendikten sonra gitarın sapı üzerinde el hareketlerini planlamaları (ancak akor basmamaları) gerekmektedir; UYG-2 koşulunda gitarın sapına baktıktan sonra istedikleri bir akoru çalacaklardır (Buccino *vd*, 2004b).



Şekil 7.2 Duygu ifade eden yüzleri gözlemlerken etkinleşen kortikal alanları ve subkortikal merkezleri araştırmak için kullanılan videolardan fotoğraflar. Göstericiler saf su içeren veya hoş ya da hoş olmayan kokularla karıştırılmış su içeren bir bardağı kokluyor. Göstericilerin yüzleri uyarıma bağlı olarak iğrenme veya zevk gösteriyor ya da bir değişiklik göstermiyor. Deney her biri üç farklı koşuldaki bardağı koklayan altı gösterici kullanmıştır (Wicker *vd*, 2003.)



Şekil 7.3 Koku uyarımı sırasında gerçekleşen etkinleşmeler. Bunlar nörolojik sözleşmeleri kullanan (sağ sağda olacak şekilde) standart bir beynin anatomik görüntüsü üstüne (MNI; Montreal Neurological Institute) koyulmuştur. (A) Amigdala boyunca koronal bölümler. Etkinleşmelerin kesiştiği büyük alanın (sarıyla gösterilmiştir) sağ amigdaladaki hoş olmayan (kırmızı) ve hoş (yeşil) kokular tarafından tetiklendiğini unutmayın. (B) İnsuladaki etkinleşmeleri gösteren yatay bölüm. Hoş olmayan kokuların etkinleşmesi bilateral ve anteriorken, hoş kokuların etkinleşmesi daha posterior bir konumda olup, sağ yarımküreyle sınırlıdır. İki tür kokuda kesişme olmamıştır. (Wicker *vd*, 2003.)



Şekil 7.4 Hoş olmayan kokularla koku uyarımı ve iğrenme nedeniyle yüz ekşitmenin gözlemlenmesi sırasında etkinleşmeler. Mavi alanlar iğrenme ifadesi olan yüzlerin tetiklediği etkinleşmeleri, kırmızı alanlar hoş olmayan kokuların tetiklediklerini ve beyaz alanlar da her iki tür uyarımın etkinleştirdiği bölgeleri göstermektedir. Etkinleşmeler standart bir beynin sagital bölümünde (MNI; Montreal Neurological Institute) gösterilmiştir. (Wicker *vd*, 2003.)

den olmuştur. 20 milyon yıl önceki insan olmayan atalarımız büyük ihtimalle, kavrama, tutma gibi basit motor eylemlerin gerçekleştirilmesi ve tanınmasını sağlayan bir ayna nöron sistemine sahipti. Ayrıca şempanzelerle paylaştığımız 5 veya 6 milyon yol önceki atalarımızda da henüz gelişmemiş taklit becerileri sağlayan ayna nöronlar bulunuyordu. Maalesef insan-şempanze ayrımı ile ilk *australopithecine*'lerin görülmesi arasındaki zaman diliminden kalan çok az fosil kalıntı vardır. Yine de yaşları neredeyse 2 milyon yıl önceye dayanan birkaç *Homo habilis* kafatası boşluğundaki serebral devir izleri üstünde yapılan analizler, frontal ve temporo-parietal bölgelerin evrim sürecinin o aşamasında güçlü bir şekilde geliştiğini gösterir.[32] Bu demektir ki *australopithecine*'lerden *Homo habilis*'e dönüşüm farklılaşmış bir ayna sisteme dönüşümle aynı zamana denk gelmektedir. Bu ayna sistem "taklit kültürünün" oluşumu için nöral alt tabaka görevi görmüş ve Merlin Donald'a göre 1,5 milyon yıl ila 300 bin yıl önceye kadar yaşamış olan *Homo erectus*'un ortaya çıkmasıyla zirveye ulaşmıştır.[33] Ayrıca ayna nöronlarının 250 bin yıl önce *Homo erectus*'tan *Homo sapiens*'e evrimleşirken daha da gelişmiş olması akla yatkındır. Bu evrimleşmeyle hem motor repertuar hem de bilinçli olarak el hareketleri kullanarak iletişim kurma becerisi gelişmiştir. El hareketleri gitgide daha akıcı hale gelmiş ve sık sık seslenmelerle birlikte kullanılmıştır.

Kol-el hareketleriyle iletişim sisteminin gelişimi büyük olasılıkla seslendirmelerin ve her şeyden önemlisi seslendirmelerin kontrol edilme biçiminin önemini değiştirmiştir. Bu ağız-yüz iletişimi sırasında mevcut olmadıkları anlamına gelmez. Ancak bu durumda iletişime seslerin eklenmesi duygusal olarak önemli olup, mesajın güçlendirilmesini sağlamıştır (örneğin "kızgınlık" veya "neşe"). Özel bir yapılış biçimine ihtiyaç duymamışlardır; bu da böyle bir seslendirmenin neden çoğunlukla alt-kortikal merkezlerde bulunan eski sistemin kontrolü altında kaldığını açıklamaktadır. Ses

[32] Tobias (1987); Holloway (1983;1985); Falk (1983).

[33] Donald (1991).

kasıtlı iletişimde taklitler ve elle yapılan "proto-işaretlerle" birlikte kullanılmaya başladığında bu durum radikal olarak değişmiştir: daha önce el hareketlerinde olduğu gibi artık seslendirme için kesinlik, tanımlama kapasitesi, anlamlı güvenilirlik ile bu becerileri tanıma ve taklit yoluyla öğrenme yeteneği gerekli hale gelmiştir. Bu mümkün olmasaydı sesli iletişim büyük ihtimalle beden hareketlerine paralel olarak işleyemez, daha önemli hale gelemezdi. Bu aynı zamanda seslerin yayılımı için yeni kortikal alanların oluşumunu da zorunlu kıldı; ayna özellikleri, ağız-gırtlak hareketlerinin temsilleri ve ayrıca bitişik birincil motor korteksle yakın bağlantısı olan modern Broca'nın alanının kökenleri de muhtemelen buraya dayanmaktadır.

1930'ların başlarında Sir Richard Paget "proto-işaretlerin" el emsalleri gibi nasıl taklide bağlı olduğunu ve bu sayede iletişim işlevi edinerek neredeyse ilkel bir sözlük ve son derece gelişmemiş bir sözdizime sahip sözlü bir "proto-dil" oluşturduğunu göstermeye çalışmıştır.[34] Paget, Polinezya dili ve Çinceden, Sami ve Hint-Avrupa dillerine kadar birçok farklı dilden bir grup kelimenin kökenlerini inceleyerek ses ve anlam arasında paralellik bulmuştur. Ona göre bu paralellik el ve vücudun diğer kısımlarının yaptığı minyatür taklitlerde ortaya çıkan ağız, dudak ve özellikle de dil hareketlerinden ve bunlara eşlik eden belirli ses yayılımlarından kaynaklanmaktadır. Beden hareketleri ile ses arasındaki bu bağ evrim sırasında korunmakla kalmamış, konuşulan dilin başlangıcını belirlemiştir. Örneğin "A" ve "I" gibi sesli harflerin kullanımının sesin kalitesine çok bağlı olmadığını, bunun yerine "A" harfinin büyük ve "I" harfinin küçük bir şeye atıfta bulunduğunu savunmuştur; çünkü ağız bu sesleri iletirken ağzın şekli elle kavranan nesnenin şeklini canlandırmaktadır. Bunun aynısı örneğin "M" sesi için de geçerlidir; kalıcı olarak kapalı kalmayı temsil eder. Aynı şekilde "TR" koşma veya yürümeyi ifade etmektedir.

---

[34] Paget (1930). Proto-dil kavramı için *bkz.* Bickerton (1995).

Şüphesiz ki bu yalnızca spekülatif bir varsayımdır. Bazı yerlerde kanıtlanmamış düşüncelere dayanır. Yine de Amerikalı dilbilimci Morris Swadesh'in yıllar boyunca savunduğu, artık başkaları tarafından da kabul görmüş olan görüşten daha yetersizdir.[35] Öyle olsa bile, bu kuram kol-el sistemi gibi görsel olarak belirgin bir sistemin, anlam iletme, dolayısıyla da iletişim kurma kapasitesini kaybetmeden, nasıl entegre olduğunu ve daha sonra ağız-gırtlak hareketleri gibi opak bir sistemin yerini nasıl aldığı açıklamaya çalışmıştır. Dahası nörofizyoloji açısından bakıldığında iki beden hareketi sisteminin, kısmen ortak bir nöral alt katmana dayanarak, kortikal düzeyde yakın düzeyde bağlantılı olduğu anlaşılır; kısa süre önce yapılan birtakım araştırmalar da bunu doğrulamaktadır.

TMS araştırmaları sağ el motor temsillerinin okuma veya konuşma sırasında daha uyarılabilir olduğunu göstermiştir.[36] Bu etki sağ elin temsiliyle kısıtlı olup, bacağın motor alanını içermez. Ayrıca unutulmamalıdır ki el motor korteksinin uyarılabilirliği, sözlü seslendirmeye atfedilemez. Çünkü bu işlev her iki yarımkürede de ortaktır. Halbuki gözlemlenen artış yalnızca sol yarımkürede meydana gelir. Bu nedenle kaydedilen kolaylaştırma, sağ elin motor alanı ile dil devresinin birlikte etkinleşmesinden kaynaklanır.

Maurizio Gentilucci ve meslektaşları[37] bambaşka bir yaklaşım kullanarak benzer bir kanıya varmışlardır. Deneydeki katılımcılardan ağızlarıyla iki farklı boyuttaki nesneyi tutmaları, aynı anda da sağ ellerini açmaları istenir. Sonuçlara göre katılımcılar ağızlarını büyük olan nesne için açtığında parmaklar arası mesafe de en büyük olmaktadır. El hareketleri ile ağız-gırtlak hareketleri arasındaki yakın bağı gösteren bir başka deneyde katılımcılara iki üç-boyutlu nesne gösterilir. Nesnelerden biri büyük, biri küçük olup, yüzeylerinde görünür olarak iki sembol veya birtakım işaretler var-

[35] Swadesh (1972).

[36] Meister *vd* (2003); ayrıca *bkz.* Tokimura vd (1996); Seyal *vd* (1999).

[37] Gentilucci *vd* (2001).

dır. Katılımcılardan nesneleri tutmaları ancak semboller ortaya çıktığında aynı zamanda ağızlarını da açmaları istenir. El, kol ve ağız kinematik kayıtları, katılımcılardan tüm deneysel koşullarda ağızlarını açmaları istenmesine rağmen, el hareketi daha büyük nesneye yönelik olduğunda ağızlarını daha geniş açmışlardır. Kontrol deneyleri etkinin açık bir şekilde ağız ve karşı elin hareketlerine özel olduğunu ve karşı ön kolun eş zamanlı olarak uzanmasının görevin gerçekleşmesini kesinlikle etkilemediğini göstermiştir.

Aynı araştırmacılar aynı düzeneği kullanarak bir başka deney daha düzenlemiştir. Bu deneyde farklı olarak katılımcılardan ağızlarını açmaları yerine bir hece (GU veya GA gibi) telaffuz etmeleri istenir. Heceler bir önceki deneydeki sembollerin olduğu yere işaretlenir. Dudak açıklığı ve ses spektrum gücü, katılımcılar büyük olan nesneyi kavrarken en büyüktür.

Yukarıda da gösterildiği gibi hece üretimi için gerekli olan hem basit ağız hareketleri hem de ağız-gırtlak sinerjileri, el hareketleriyle bağlantılıdır; dahası elin daha geniş bir şekilde açılmasını gerektiren motor eylemler ile ağzın daha geniş açılmasını gerektiren ağız-gırtlak hareketlerinin ortak bir nöral organizasyona dayalı olduğu görülmüştür. Bu nöral organizasyon dilin evriminde *vestigia* bir aşamayı temsil eder. Bahsedilen aşamada, ağzın ve ağız-gırtlak sistemlerinin, el sistemi tarafından kodlanan anlamsal değerlere benzer bir değerle hareketleri ifade etme kapasitesi sayesinde ses, anlam da iletmeye başlamıştır.

Gentilucci ve meslektaşları ayrıca kavramaya dayalı el hareketlerinin yalnızca kişinin kendisi tarafından gerçekleştirilirken değil, gözlemlenirken de hece telaffuzunu etkilediğini göstermiştir. Diğer bir deneyde katılımcılardan, başka bir kişinin farklı boyutlardaki nesneleri kavramasını gözlemlerken BA veya GA hecelerini telaffuz etmeleri istenmiştir.[38] Dudakları açma kinematiği ve genlik ses spektru-

[38] Gentilucci (2003).

mu başka bir kişinin kavrama hareketlerinden etkilenmiştir; özel olarak hem dudak açıklığı hem de sesin tepe genliği, gözlemlenen eylem daha büyük nesnelere yönelik olduğunda daha büyüktür. Bu noktada belirtmek gerekir ki beden hareketleri ile ses sistemleri arasındaki bağlantının varlığı birçok klinik araştırmayla kanıtlanmıştır. Örneğin ekrandaki bir nesneye sağ elle işaret etmenin, görevleri isimlendirme konusunda afaziyi hafiflettiği[39] ve benzer olarak el hareketleri kullanımının da serebral lezyona sahip hastaların konuşabilmesine yardımcı olduğu gözlemlenmiştir.[40]

Kısaca bir kez daha evrimsel senaryoya geri dönelim. Daha karmaşık iletişim biçimleri üretilmesine yol açan evrimsel baskı büyük ihtimalle, fonasyon için son derece karmaşık bir nöral kontrol mekanizmasının gelişimini hızlandırmıştır. Bu da yalnızca belirli bir ses yayılımını kontrol etmekle kalmamış, ayrıca gitgide büyüyen (muhtemelen sonsuz) bir olası kombinasyon grubu yaratmıştır. Sonuç olarak da vokal sistemin hareket sisteminden ayrılması gerekmiştir. Vokal sistemin ne zaman tam bağımsızlık kazandığı ve hareket sistemini yerinden ederek sesli iletişimin yalnızca yardımcı bir öğesi haline getirdiği hâlâ tartışma konusudur. Tipik olarak *Homo sapiens*'lerde görülen ses yolunun ortaya çıkmasıyla, yakın bir zamanda ortaya çıkmış olabilir;[41] yine de bazı araştırmacılar alternatif fikirler de sunmuştur.[42] Her koşulda bu sürece (veya benzerine), özellikle sözlü malzemenin üretilmesi ve algılanmasında çalışan motor merkezlerle ilgili radikal kortikal dönüşümlerin eşlik ettiğini varsaymak son derece mantıklıdır. Ne var ki bu dönüşümler iletişimin tüm biçimleri için *sine qua non* olan bir koşulu, başka bir deyişle *gönderici ve alıcının ilgili konuda aynı şeyi anlamasını* sağlayan *eşitlik koşulunu* karşılayabilen mekanizmanın eş zamanlı evrimi olmasaydı hiçbir işe yaramazdı.

---

[39] Hanlon *vd* (1990).

[40] Hadar *vd* (1998).

[41] Lieberman (1975).

[42] Örneğin *bkz.* Gibson ve Jessee (1999).

Herhangi bir iletişim türünün gerçekleşmesi için gerekli koşulları diğer tüm araştırmacılardan daha çok araştırmış olan Alvin Liberman, dille iletişimde önemli olanın sesler değil, bunların yaratıldığı seslendirme mimikleri olduğunu göstermiştir. Çünkü seslendirme mimikleri seslere fonetik tutarlılık sağlamaktadır. Bu şekilde BA hecesi ile öksürük arasındaki farkı hemen algılayabiliriz.[43] Liberman'ın bakış açısını (otuz yıllık araştırması boyunca elde ettiği kanıtlar bu düşüncesini kanıtlayacaktır) kabul edersek şunu da onaylamanız gerekir: Bağımsız bir vokal sisteme geçiş, ağız-gırtlak hareketlerini kontrol eden motor nöronların, başkalarının benzer beden hareketleri tarafından üretilen sesler karşısında etkinleşebilme kapasitesi kazanmasını gerektirmiştir. Başka bir deyişle ayna nöron sistemi sözlü seslerin eşdeğer seslendirme mimiklerinin motor temsillerine dönüşümünü garanti altına almak için daha ileri düzeyde yeniden organize olmuştur. Yeni bir ayna nöron sistemi olan *eko-ayna nöron sisteminin* keşfi bu yeniden organizasyonun kesinlikle gerçekleştiğine dair kanıtlar barındırır.[44]

Bu ayna nöron sisteminin varlığına ilk kez Luciano Fadiga ve meslektaşlarının yaptığı bir deneyde rastlanmıştır. Katılımcılardan sözlü ve sözlü olmayan uyarımları (kelimeler, sıradan sözde-kelimeler ve iki tonlu sesler) dikkatle dinlemeleri istenmiş, bu faaliyet sırasında deneyi gerçekleştirenler, katılımcıların dil kaslarının MEP'lerini kaydetmiştir. Kelimeler ve sözde kelimelere çift "F" veya çift "R" yerleştirilmiştir. "F" dudak-diş sürtünmelisi telaffuz edildiğinde dil yalnızca hafifçe oynarken, "R" dil-damak sürtünmelisi telaffuz edilirken dil bariz biçimde hareket eder. Deneyi gerçekleştirenler şunu da eklemiştir: Katılımcılar çift "F" içeren iki tonlu sesler, kelimeler ve sözde kelimelere kıyasla, çift "R" harfi içeren kelimeleri veya sözde-kelimeleri duyduğunda dil kaslarının kaydedilen MEP'lerinde belirgin bir artış olmaktadır (Şekil 6.4).[45]

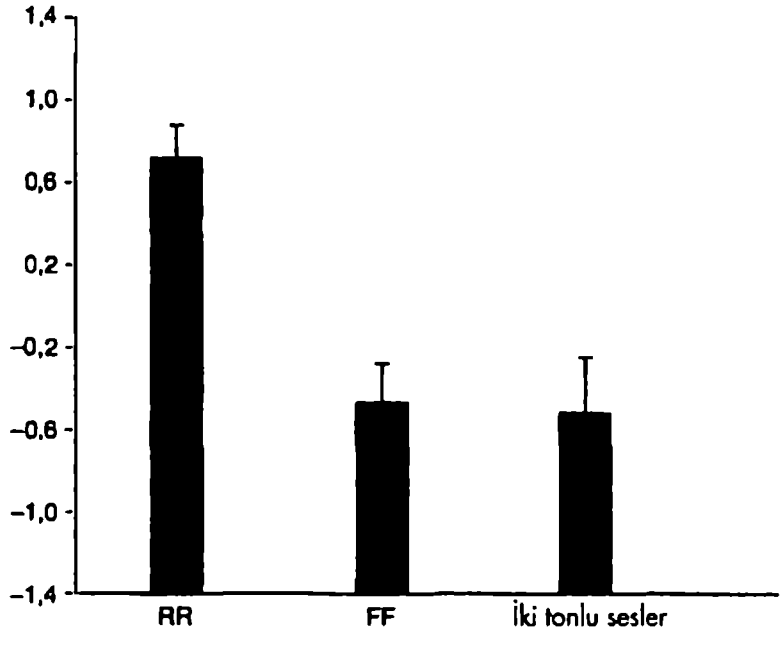
---

[43] Liberman ve Whalen (2000).

[44] Rizzolatti ve Buccino (2005).

[45] Fadiga *vd* (2002).

Tomáš M. Paus ve meslektaşları[46] dört koşulda dudakların (*orbicularis oris* kası) MEP'lerinin kaydedildiği bir TMS deneyinden de benzer sonuçlar elde etmiştir. Bu koşullar şunlardır: devamlı bir düzyazıyı dinlemek, sözlü olmayan sesleri dinlemek, konuşma sırasındaki dudak hareketlerini izlemek ve göz ile kaş hareketlerini izlemek. Katılımcılar konuşmayı dinlediğinde veya konuşma hareketlerini izlediğinde *orbicularis oris* kasında kaydedilen MEP'lerde bir artış olmuştur. Ancak bu yalnızca sol yarımküre uyarıldığında gerçekleşmiştir. Sağ yarımkürenin uyarılması hiçbir deney koşulunda MEP'lerde bir değişime neden olmamıştır.



Şekil 6.4 Sözlü malzeme ve iki tonlu sesler dinlenirken dil kaslarından kaydedilen motor uyarılmış potansiteller (MEP'ler). Grafik tüm katılımcıların verilerini göstermektedir. RR dil-damak sürtünmelilerini içeren sözlü uyarımı, FF ise dudak-diş sürtünmelilerini içeren sözlü malzemeyi belirtir (Fadiga *vd*'den, (2002) uyarlandı)

Sonuçta bu deneylerden ve öncekilerden elde edilen nörofizyoloji verileri, dilin uzun evrim sürecinde bir dizi göze çarpan etkinlik gerçekleştiğini göstermektedir (ağız-yüz ve el sistemlerinin entegrasyonu, çoğunlukla beden hareketlerinden oluşan bir "proto-işaret" repertuarının oluşması,

[46] Watkins *vd* (2003).

beden hareketleri ve seslerden oluşan iki modlu bir "proto-dilin" meydana gelmesi ve son olarak çoğunlukla vokal bir iletişim sisteminin ortaya çıkması). Bu etkinliklerin her birinin ayna nöron mekanizması gibi bir mekanizmanın gelişimindeki bir aşamaya bağlı olduğu görülmüştür. Ayna nöron mekanizması ilk olarak başkalarının eylemlerinin tanınmasına atfedilmiş olup, etkili bir kasıtlı iletişim işlevi bulunmamaktadır. Şüphesiz ki bu muhtemel birçok senaryodan yalnızca biridir: Dilin kapasitesinin belirlenmesine katkıda bulunan unsurların son derece karmaşık olduğu düşünüldüğünde daha fazla araştırmayı ihtiyaç olduğu açıktır. Yine de şu konuda hemfikiriz: Ayna nöronlarının ve ilişkili oldukları çeşitli sistemlerin özelliklerinin araştırılması, bazı nöral yapıların ayrılabilmesine olanak sağlar. Bu nöral yapılar bir kez daha Pinker'ın deyişiyle, "insan dili devresini üretebilmek için evrime düşünebileceği bazı parçaları vermiştir."[47]

[47] Pinker (1994, s. 350).

Bölüm 7

DUYGULARIN PAYLAŞILMASI

Duyguların Rolü

Önceki bölümlerde duygusal içeriğin olmadığı bağlamlarda gerçekleşen veya algılanan eylemlerden bahsettik. Bu seçim büyük oranda metodolojik nedenlerden kaynaklanmaktadır çünkü karmaşık motor fenomen mimarisindeki eylemlerin bazı bileşenlerini belirlemek için duygu bakımından nötr deney koşulları uygundur. Farklı bir yaklaşım benimsenmiş olsaydı, nesnelerin kodlanması, eylemlerimizin planlanması ile kontrolü ve başkalarının eylemleri ile istemlerini anlamak için gerekli mekanizmaları ve kortikal devreleri tanımlamak çok zor olurdu. Ne var ki duygular yaşamımızın ayrılmaz bir parçasıdır; ister beklendik, ister beklenmedik olsun, çevremizdeki farklılıkları anında değerlendirmemizi ve bunlara en iyi şekilde tepki verebilmemizi sağlarlar.

Nesneler asla ulaşılabilir veya ulaşılamaz, kavranabilir veya kavranamaz, elle veya ağızla kavranabilir, bu veya şu tutuşla kavranabilir ifadeleriyle değerlendirilecek kadar basit değildir: neredeyse her seferinde bir tehdit veya fırsat barındırırlar, itici veya çekicidirler, korku veya merak, iğrenme veya ilgi, acı veya zevke neden olurlar.

Aynısı tanıştığımız insanlar için de geçerlidir: Davranışları yalnızca belirli eylemleri içermekle kalmaz, çoğunlukla kızgınlık, nefret, korku, imrenme, merhamet, umut gibi duyguları hissetmemize neden olur. Bu duygulardan haberdar

olup olmadığımıza, başkaları tarafından anlaşılabilir ve açık olup olmadıklarına ya da sadece dahili fizyolojik tepkilere neden olup olmadıklarına bakmaksızın, duygularımız beynimizin duyusal bilgi denizinde yol bulması ve en uygun tepkileri otomatik olarak tetikleyerek hayatta kalmamızı ve iyi olmamızı sağlaması için önemli bir araçtır. Bazen bizi kandırdıkları doğrudur: Kim daha önce nedensiz yere paniklemediğini söyleyebilir ki? Buna karşın, korku hissedemiyor olsaydık ya da daha genel anlamda açıklamak gerekirse, beynimiz algılanan, hatırlanan veya hayal edilen olayları duygusal bir düzeyde ayıramasaydı, gündelik hayatta karşılaştığımız en sıradan durumlarla bile baş etmemiz imkânsız olurdu.

Darwin 1872'de yazdığı başyapıtı *İnsan ve Hayvanlarda Duyguların İfadesi* kitabında duygusal tepkilerimizin çoğunun, özellikle de birincil duygular olarak bilinenlerin (korku, kızgınlık, iğrenme, acı, şaşırma, keyif vb), orijinal uyarlanabilir faydaları nedeniyle evrim boyunca korunmuş bir tepki koleksiyonu içerdiğini söylemiştir. Darwin bunların farklı türlerde ve insanlarda farklı kültürlerde aynı şekilde meydana gelmesinin şaşırtıcı olmadığını belirtmiştir. Örneğin acıyı ele aldığımızda:

> Hayvanlar şiddetli bir acı hissettiğinde genelde korkutucu biçimde kıvrılarak kıvranır ve normalde seslerini kullananlar güçlü çığlık veya inildemelere boğulur. Vücudun neredeyse tüm kasları güçlü eylemlerde bulunur. İnsanlarda ağız sıkı bir şekilde kapatılabilir veya daha yaygın olarak dudaklar içeri çekilir ve dişler sıkıca kenetlenir veya birbirine sürtülür. Cehennemde "diş gıcırtısı" olduğu söylenir. Ben de bağırsak iltihabı olan bir ineğin azı dişlerini gıcırdattığını duymuştum. Zooloji Bahçelerindeki dişi hipopotam, yavrusunu doğururken çok acı çekmişti; sürekli etrafta dolanıyor, yan tarafına yuvarlanıyor, çenesini açıp kapıyor ve dişlerini gıcırdatıyordu. İnsanlarda da gözler korkutucu bir şaşkınlıkla vahşi bir şekilde bakar veya kaşlar şiddetli biçimde kasılır. Tüm

vücut terler ve bir damla da yüzden aşağı iner. Dolaşım ve solunum da son derece etkilenir. Burun delikleri genelde açılır ve çoğunlukla titreşir veya kan artık moraran yüze ilerlemeyi bırakana kadar nefes tutulabilir. Acı çok şiddetli ve uzunsa bu işaretlerin tümü değişir: Aşırı bitkinlik ve ardından da bayılma veya gülme krizleri gelir.[1]

Alışık olmadığımız yiyecekleri gördüğümüzde veya tattığımızda hissettiğimiz iğrenmeyi düşünün:

Tierra del Fuego'da çadırımızda yediğim soğuk salamura eti yerken, yerlilerden biri parmağıyla ete dokundu. Yumuşaklığı onu son derece iğrendirirken ben de elleri kirli olmasa da yiyeceğime çıplak bir vahşinin dokunmasından iğrenmiştim. Birinin sakalındaki bir çorba kalıntısı iğrenç görünür, halbuki çorbanın kendisi kesinlikle iğrenç değildir. Sanıyorum ki bunun nedeni zihnimizde yiyeceğin görünüşü ile durumu ne olursa olsun onu yeme fikri arasında güçlü bir bağ bulunmasıdır. İğrenme duygusu çoğunlukla yeme veya tatma eylemleriyle ilgili olarak ortaya çıktığından, bu ifadenin genelde ağız çevresinde hareketlenmeye neden olması normaldir. Ancak iğrenme ayrıca rahatsızlığa da neden olur. Buna genelde surat asma ve geri itme ya da kendini tiksindirici nesne karşısında korur gibi beden hareketleri eşlik eder. [...] Yüzdeyse, hafif iğrenme çeşitli yollarla kendini gösterir; ağız iğrenç parçayı atmak ister gibi genişçe açılır, ileri uzatılan dudaklardan dışarı üflenir ya da boğaz temizler gibi bir ses çıkarılır. [...] Aşırı iğrenme ağız etrafında kusma eyleminde görülenlerle aynı hareketlere neden olur. Ağız genişçe açılır, üst dudak şiddetli biçimde geri çekilmiştir, burnun kenarları kırışır ve alt dudak ileri uzatılır ve mümkün olduğunca ters çevrilir. Bu ters çevirme hareketi için ağzın kenarlarını aşağı çeken kasların kasılması gerekir. Bazı insanlarda normalde yenmeyen bir hayvan gibi alışılmadık bir yiyeceğin yenme fikrinin bile anında öğürme veya kusmaya neden olabilmesi çok ilginçtir; halbuki o yiyecekte mideyi rahatsız edecek bir bileşen

[1] Darwin (1872, s. 70).

bulunmamaktadır. Bir refleks olan kusma, çok çeşitli yiyecek veya bozuk et yeme ya da kusturucu ilaç alma gibi gerçek bir nedenden kaynaklanıyorsa, bu hemen ortaya çıkmaz; genelde belirli bir süre geçtikten sonra meydana gelir. Bu yüzden öğürme veya kusmanın yalnızca bir fikirle bu kadar hızlı ve kolayca meydana gelebilmesi, atalarımızın önceleri hoşlarına gitmeyen veya hoşlarına gitmeyeceğini düşündükleri yiyecekleri gönüllü olarak reddetme gücüne sahip olduğu (geviş getiren hayvanlar ve diğer bazı hayvanlar gibi) kuşkusunu doğurmaktadır. Şimdi de bu güç yok olmuş olsa bile, irade açısından bakıldığında zihne ne zaman tiksindirici herhangi bir yiyecek veya nesnenin alınması fikri gelse, önceden köklü olan bir alışkanlığın gücü aracılığıyla bu güç istemsiz eylemlerde açığa çıkar.[2]

Artık acı ve iğrenme gibi birincil duygulardan sorumlu birincil sinir merkezlerinin işlevi, ayrıca bu merkezlerin serebral etkinliğin organizasyonunda ve hayati işlemlerin düzenlenmesinde oynadıkları rolle ve anatomiyle ilgili hatırı sayılır miktarda bilgiye sahibiz. Ancak duyguların nörofizyolojik temeline yönelik araştırmalar beynin tehlike sinyalleri veya iğrenç tat ya da koku izleri alma ve Darwin'in açıkça tarif ettiği gibi, uyarlanımsal tepki rotalarını tetikleme mekanizmalarıyla sınırlı değildir. Çevreyle ve duygusal davranışlarımızla etkileşimlerimizin çoğu başkalarının duygularını algılama ve anlama kapasitemize bağlıdır. Birinin renginin soluklaştığını ve titrediğini görünce endişeleniriz. Birinin koşarak uzaklaşması yürüyerek uzaklaşmasına kıyasla, bizim için güçlü bir duygusal uyarım barındırır. Aynısı yemek yiyen birinin yüzünde iğrenme gördüğümüzde de gerçekleşir. Böyle bir durumda gidip aynı yiyeceği almamız pek mümkün değildir.

Bu tür duygusal davranışların bariz avantajları vardır. Bunlar sayesinde tek başına bir birey tehdit ve fırsatlarla etkili olarak başa çıkabilmekte, ayrıca ilk bireyler arası bağ

[2] Darwin (1872, s. 257-259).

yaratılmakta ve güçlendirilmektedir. Bebeklerin yaşamının ilk iki-üç gününde mutlu ve üzgün suratları ayırt edebildiğini[3] ve ikinci-üçüncü aylarında anneleriyle duygusal bir uyum yakalayabildiğini biliyoruz. Bu uyumla birlikte bebekler annelerinin duygusal durumlarını yansıtacak benzer yüz ifadeleri ve/veya seslendirmeler kullanır.[4] Etraftakilerin ifadelerinin algılanmasıyla meydana gelen duygusal uyanışın ifade edilmesi ve gitgide farklılaşması, bebeklerin ilerleyen aylarda yardım ve rahatlık önerme gibi temel sosyal beceriler geliştirmesini sağlar.[5] Bunlar empatinin en gelişmemiş halleridir. Olgunluğa ulaştığımızda toplumsal davranışlarımızın altında yatandan çok daha az karmaşıktır. Ancak her ikisi için de başkalarının duygularını anlayabilme, onların yüzlerinde ve beden dillerindeki acı, korku, iğrenme ve neşe işaretlerini okuyabilme kapasitesi gerektirir.

Örneğin belirli bir yüz ifadesinden gelen uyarımı işlemek ve onu *acı* veya *iğrenme nedeniyle yüz ekşitme* olarak kodlamak için hangi mekanizmayı kullanır? Görsel kortikal alanların etkinleşmesi, duyusal bilgiyi belirli duygusal bir öneme sahip olarak yorumlamamızı sağlayan bilişsel bir süreci mi tetikler? Yoksa başkasının yüzünde bir duygunun görülmesinin, gözlemci aynı duyguları hissettiğinde etkinleşen aynı serebral merkezleri etkinleştirdiğini mi varsaymalıyız? Başka bir deyişle başkalarının duygularını anlamak için gereken nöral devre kompleksi, eylem anlama için gerekenden farklı olmasına rağmen aynı şekilde ayna özelliklere mi sahip? Yoksa bu, işlenen bilginin türünü bir kenara koyarsak, yalnızca yüzlerin veya daha genel olarak şekillerin görsel olarak tanınmasının altında yatan bilişsel işlemin aynısı mı?

Reil Adasında Birlikte İğrenelim

İğrenmeye biraz daha yakından bakalım. İlkel dönemlerinde bu birincil duygu yiyeceğin ağza alınması, tadı ve kokusuyla

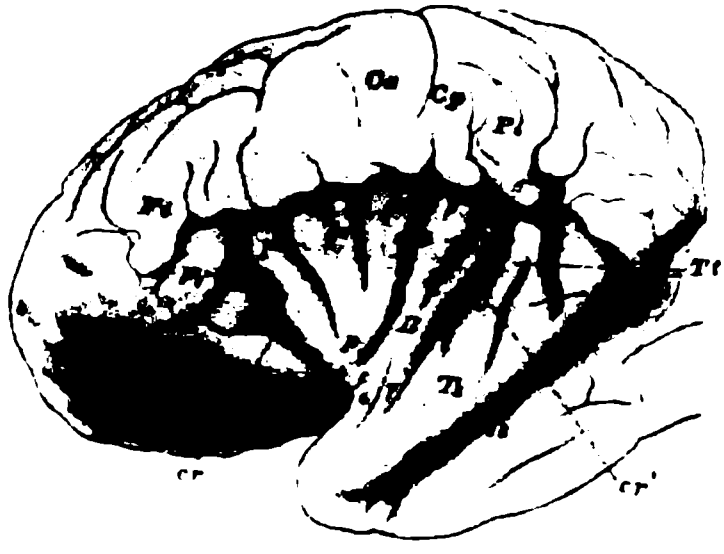
---

[3] Field *vd* (1982).

[4] Stern (1995).

[5] Bretherton *vd* (1986); Zahn-Waxler *vd* (1992).

ilgiliydi ve ağız ile dudak hareketleri, burnun kırıştırılması ve uç noktalarda mide bulantısı ve öğürmeyle nitelenirdi.[6] Son zamanlarda tatma ve koku uyarıları nedeniyle iğrenme tepkisinde rol alan serebral alanların ayrılması için birçok deneysel araştırma yapılmıştır. Bu araştırmalarda ana rolün insular lob veya Reil'in insulası olarak bilinen kortikal alanlar tarafından oynandığı anlaşılmıştır (Şekil 7.1).



Şekil 7.1 İnsular lob veya insula lateral fossanın (Silvius fisürü olarak da bilinir) derinliklerinde yer alır. Şekilde lateral fossanın kapakları hafifçe bölümlerine ayrılarak ve temporal lob ters çevrilerek gösterilmiştir. (Chiarugi, 1954.)

İnsulanın homojen bir yapı olmadığı uzun süredir bilinmektedir. Örneğin maymunlarda genelde üç sitoarşitektonik alana ayrılır: agranular, disgranular ve granular insula. Ancak eğer dikkatimizi insulanın serebral korteks ile subkortikal merkezlerle ilişkisine yöneltirsek, farklı işlevsel özelliklere sahip iki ana alana ayrılabildiğini görürüz: Agranular insulaya ve disgranular insulanın anterior kısmına denk gelen anterior konumdaki "viseral"* bölge ve disgranular ile granular insulanın posterior kısmını içeren bir çok modlu

[6] İğrenmenin tipik tepkilerine dair daha yakın zamanlı bir sınıflandırma için *bkz.* Rozin *vd* (2000).

* İç organlarla ilgili –yn.

posterior bölge.[7] Anterior bölge tat alma ve koku merkezleriyle yakından bağlıdır.[8] Ayrıca yüzlerin görünmesine tepki veren birçok nöronun bulunduğu superior temporal sulkusun (STS) ventral kısmının anterior bölgesinden bilgi alır.[9] Diğer bir yandan posterior bölge işitsel, bedensel-duyusal ve premotor kortikal alanlarla olan bağlarıyla nitelenmekte olup, tat veya koku merkezleriyle doğrudan bağlantılı değildir.

Kısa süre önce insulanın birincil kortikal alanı yalnızca kimyasal dış algı için değil (koku ve tat), iç algı için de (yani iç vücudun durumuyla ilgili sinyallerin algılanması) temsil ettiği keşfedilmiştir. Bu sinyaller omurilikten yukarı çıkarak talamusun belirli kısımlarına erişir ve karşılığında insulanın çeşitli kısımlarına topografik olarak yansır.[10] İnsulanın, özellikle de anterior bölgesinin, viseromotor bir entegrasyon merkezi olduğunu da aklımızda tutarsak bu daha da ilginç bir hale gelir: Bölge elektrikle uyarıldığında birtakım vücut hareketlerine neden olur. Bu hareketler motor alanlar uyarıldığında ortaya çıkan hareketlerin aksine, kalp atışında hızlanma, göz bebeklerinin büyümesi, öğürme ve benzeri hisler gibi viseral etkilerle birlikte görülür.[11]

İnsan insulası maymunlarınkinden çok daha büyük olmasına rağmen mimarisi çok benzerdir.[12] Az önce incelediğimiz anatomi verilerine uygun olarak,[13] beyin görüntüleme araştırmaları insulanın anterior kısmının, tat ve koku uyarımlarıyla etkinleştiğini (ve koku uyarımında etkinleşmenin sol yarımkürede sağ yarımküreye kıyasla daha güçlü olduğunu) göstermiştir.[14] Dahası, aynı maymunda olduğu gibi,

---

7 *Bkz.* Mesulam ve Mufson (1982a,b); Mufson ve Mesulam (1982).

8 Yaxley *vd* (1990); Scott *vd* (1991); Augustine (1996).

9 Bruce *vd* (1981); Perrett *vd* (1982; 1984; 1985); Desimone *vd* (1984).

10 Craig (2002).

11 Kaada *vd* (1949); Frontera (1956); Showers ve Lauer (1961).

12 Mesulam ve Mufson (1982a).

13 Zald *vd* (1998a); Zalt ve Pardo (2000); Royet vd (2003).

14 Royet *vd* (2000; 2001; 2003); Zald ve Pardo (1997); Zald *vd* (1998b); Zald (2003).

nöroşirürjik hastalarda insulanın uyarılması genelde mide bulantısı, öğürme ve boğaz ile ağızda hoş olmayan, bazen de dayanılmaz hisler gibi viseromotor tepkiler uyandırmıştır.[15]

Bir başka önemli bulgu da insulanın anterior bölgesinin başkalarının yüzünde görülen iğrenme ifadesiyle etkinleşiyor olmasıdır.[16] Mary Phillips ve meslektaşlarının bulgularına göre insular korteksin etkinleşme yoğunluğu gözlemlenen iğrenmenin derecesiyle orantılıdır.[17] Bu sonuçlar başka bir araştırmayla desteklenmiştir: Pierre Krolak-Salmon ve meslektaşları epileptik hastaların insulalarında uyarılmış potansiyelleri tanı amaçlı kaydederek, insuladaki anterior bölgenin özellikle iğrenmiş yüzlerin görülmesi üzerine tepki verdiğini gözlemlemiştir.[18] Ayrıca son zamanlarda yapılan klinik araştırmalarda, insular korteksin etkinleşmesinin yalnızca iğrenme hissi ve tepkisi için değil, başkalarının yüzlerindeki bu duygunun algılanması sırasında da önemli olduğunu göstermiştir.

Andrew J. Calder ve meslektaşları[19] beyin kanaması geçiren bir hastanın (NK) sol insulasında ve çevre yapılarda ciddi hasar olduğunu raporlamıştır. Hasta artık yüzdeki iğrenme ifadelerini tanıyamıyordur ancak diğer duygulara dair görsel algısı etkilenmemiştir. İğrenmeyi algılama yeteneği yalnızca görsel olarak değil akustik olarak da hasar almıştır: Örneğin gülme ve diğer duygusal tepkilerin aksine öğürme sesi onun için hiçbir duygusal anlam ifade etmemiştir. Bu çok modlu bozukluk hastanın kişisel deneyimlerini de etkilemiştir: NK korku veya kızgınlığı hissetmesine rağmen yalnızca belirsiz iğrenme hisleri deneyimlediğini söylemiştir.

Ralph Adolphs ve meslektaşları[20] da benzer bir vaka üstünde çalışmıştır. Hastalarının (B) insulasında ileri bilateral lezyonlar vardır. Aynı NK gibi bu hasta da yüzdeki iğrenme

---

15 Penfield ve Faulk (1955); Krolak-Salmon *vd* (2003).

16 Phillips *vd* (1997; 1998); Sprengelmeyer *vd* (1998); Schienle *vd* (2002).

17 Phillips *vd* (1997).

18 Krolak-Salmon *vd* (2003).

19 Calder *vd* (2000).

20 Adolphs *vd* (2003).

ifadesini tanıyamamaktadır. Bozukluğun çok modlu olup olmadığını doğrulamak için B'ye normalde yiyeceği yeme, kusma ve dışarı tükürme ve bunun yanı sıra sesli öğürme ve yüz ekşitme gibi iğrenme tepkileri açığa çıkaracak birkaç durum sunulmuştur. B herhangi bir iğrenme işareti göstermemiştir. Aksine yiyeceği "lezzetli" bulmuştur. İğrenmeyi hissedememe durumu, yediğini artık ayıramaması, kesinlikle yenemez şeyleri yutabilmesi ve başkalarına iğrenç gelen yiyecek uyarımlarına hiçbir tepki vermemesiyle doğrulanmıştır.

Klinik verilerin yanı sıra beyin görüntüleme ve elektro uyarım araştırmaları göstermiştir ki iğrenmeyi deneyimleme ile başkalarının iğrendiğini algılamanın ortak bir nöral alt katmanı vardır ve insulanın rolü her iki durumda da kritiktir. Bu da başkalarının deneyimlediği iğrenmeyi gerçek anlamda anlamanın, yani gözlemcinin etkin olarak diğer kişinin o anda ne deneyimlediğini anlamasının, çıkarımsal veya çağrışımsal bilişsel süreci üstlenmediği veya bu sürece dayalı olmadığı anlamına gelir. Hem bir ayna mekanizmanın varlığını ispat etmek için hem de iğrenmeyi kendimiz yaşadığımızda ve başkalarının yaşadığını gözlemlediğimizde insulanın *aynı bölgesinin* etkinleştiğini kesinleştirmek için daha doğrudan kanıtlar gerekir.

Bu Bruno Wicker ve meslektaşlarının[21] yürüttüğü bir araştırmanın hedefi olmuştur. Araştırmada sağlıklı gönüllüler iki farklı oturuma ayrılmış bir fMRI deneyine tâbi tutulmuştur. Konunun kokuyla ilgili yönüyle ilgilenen ilk oturumda katılımcılara hem iğrenç hem de hoş kokular verilmiştir; konunun görsel yönüne odaklanan ikinci oturumda katılımcılardan, biri iğrenç, biri hoş, biri nötr olmak üzere üç kokuyu koklayan ve sırasıyla yüz ekşiten, hoşnut bir ifade yansıtan veya bir değişiklik yaşamayan insanların bulunduğu videoyu izlemeleri istenmiştir (Şekil 7.2).

Kokuya maruz kalınca etkinleşen yapılardan ikisi çok ilgi çekicidir: amigdala ve insula. Hem iğrenç hem de hoş

[21] Wicker *vd* (2003).

kokular amigdalayı (çeşitli duygusal tepkilere neden olan subkortikal bir yapı) etkinleştirmiş olup, etkinleştirdikleri bölgelerde belirgin bir örtüşme gerçekleşmiştir (Şekil 7.3A).

Buna karşılık iğrenç kokular sağ ve sol insulanın anterior bölgesini etkinleştirirken, hoş kokular yalnızca sağ insulanın daha posterior bir bölgesini etkinleştirmiştir (Şekil 7.3B).

Görsel oturumda yalnızca iğrenmeden kaynaklanan yüz ekşitmenin görülmesi insulayı etkinleştirmiştir. Buradaki en önemli bulgu, bu etkinleşmenin sol insulanın anterior bölgesine denk gelmesi ve katılımcılar iğrenç kokuları kokladığında da aynı bölgenin etkinleşmesidir (Şekil 7.4).

İğrenç kokular ve iğrenmeyi ifade eden yüzlerin gözlemlenmesiyle sağ singulat korteksin anterior kısmında etkinleşen alanlar da bir derece örtüşür. Diğer bir yandan iğrenmiş yüzleri gözlemlerken amigdalada hiçbir etkinleşme olmamıştır. Amigdalanın güçlü bir şekilde rol aldığı korkunun tanınması altında yatan nöral devreler ile amigdalanın özel bir rolünün olmadığı iğrenmenin altında yatanlar arasında bağlantı olmadığını gösteren önceki araştırmaların bulguları da bu çıkarımla uyuşmaktadır.[22]

Empati ve Duygusal Renklendirme

İğrenmeyi deneyimleme ve başkalarının yaşadığı iğrenmeyi algılama, sol insulanın anterior bölgesi ve sağ yarımkürenin singulat korteksini barındıran ortak bir nöral temele sahip gibi görünmektedir. İğrenç kokuların koklanmasının ardından ve başka insanların yüzündeki iğrenme ifadesinin gözlenmesi sırasında bulunan serebral etkinleşmelerdeki kesişmeler şu hipotezi doğrulamaktadır: Diğer insanların duygusal durumlarını anlamak, duyusal bilgiyi doğrudan duygusal terimlerde kodlayan bir ayna mekanizmaya bağlıdır. Görsel uyarım bağımsız ve seçici biçimde koku deneyimine duygu-

[22] Örnek için *bkz.* Calder *vd* (2001).

sal tepki verilmesinde rol alan aynı alanları etkinleştirmektedir. Bu nedenle yüz ekşimesi anında anlaşılabilmekte, kolaylıkla diğer duygusal ifadelerden ayrılabilmektedir. NK ve B vakaları da başkalarının tepkilerini anlama konusundaki eksikliklerinin, kendi duygularını deneyimleme eksiklikleriyle nasıl yakından bağlı olduğunu açıkça göstermektedir.

Az önce açıkladığımız yalnızca iğrenme için değil tüm birincil duygular için geçerlidir. Örneğin acıyı ele alalım. Birkaç yıl önce William D. Hutchison ve meslektaşları[23] tedavi nedeniyle singulat korteksinin bir kısmı alınması gereken bir hastadaki nöron etkinliğini kaydetti. Bu korteksin anterior kısmında hem hastanın eline acı verici bir uyarım uygulandığında hem de hasta başkalarının eline acı uyarımı verilirken izlediğinde tepki veren nöronlar buldular.

Daha da kısa süre önce Tania Singer ve meslektaşları[24] bir fMRI deneyi gerçekleştirdi. Bu deneyde katılımcılar ellerine yerleştirilen elektrotlardan acı verici bir elektrik çarpmasına maruz kalırken, bir başka koşulda katılımcılardan, aynı elektrotlar duygusal olarak derinden bağlı oldukları birinin eline bağlanırken izlemeleri istenmiştir. Bu kişinin de katılımcının daha önce deneyimlediği elektrik çarpmasına maruz kalacağı söylenmiştir. İki koşulda da anterior insula ve singulat korteksin bölümleri etkinleşmiştir. Bu hem acı çekmenin hem de acının akla getirilmesinin iğrenmede gösterilene benzer bir ayna mekanizmadan kaynaklandığını gösterir.

Unutulmamalıdır ki burada sunulan duygu anlama yorumları Antonio Damasio ve meslektaşlarının[25] önerdiği yorumlardan çok farklı olmamasına rağmen, duyguları anlamanın özellikle bir yönüne odaklanmıştır. Damasio'ya göre bir duyguyu yaşamada ve başkalarının yaşadığı duyguyu tanımada görev yapan alanlar bedensel-duyusal korteks ve insuladır. Başka bir kişinin yüzünde görülen iğrenme veya acı ifadesi, gözlemcinin bedensel haritalarının etkinleşme-

[23] Hutchison *vd* (1999).

[24] Singer *vd* (2004).

[25] Örnek için *bkz.* Damasio (2003); Adolphs (2001; 2002; 2003).

sinde değişime neden olduğundan, diğer kişinin duygularını "kendi" duygularıymış gibi algılayabilir.

> Bu tür bir duyguyu ürettiği sanılan mekanizma benim "sözde vücut döngüsü" adını verdiğim bir mekanizmaya benzer. Bir süreç içindeki vücut haritalarının hızlı değişiminden oluşan bir iç beyin uyarımını kapsar. Bu prefrontal/premotor korteksler gibi belirli beyin bölgeleri vücudu hisseden beyin bölgelerine doğrudan sinyal gönderdiğinde olur. Karşılaştırılabilir nöron türlerinin varlığı ve konumu kısa süre önce belirlenmiştir. Bu nöronlar bir bireyin beyninde, beynin başka bir bireyde gördüğü hareketi temsil edebilir ve duyusal-motor yapılara sinyal gönderebilir. Böylece ilgili hareketler ya simülasyon modunda "önizlenir" ya da tam anlamıyla uygulanır.[26]

Diğer bir deyişle, başkalarının bir duyguyu ifade eden yüzlerini gözlemlemek premotor korteksteki ayna nöronları etkinleştirir. Bu nöronlar daha sonra etkinleşme düzenlerinin bir kopyasını (*götürücü kopya*) bedensel-duyusal alanlara ve insulaya gönderir. Bu alanların etkinleşmesi, gözlemci o duyguyu anında ifade ettiğinde ("sözde"), başkalarının duygusal tepkilerini anlamamızın kökeninde yer alır.

Artık motor sistemimizin başkalarının yüz hareketlerini kopyaladığına dair hiçbir şüphe yoktur. Ancak daha önce gördüğümüz gibi aynısı bu hareketler hiçbir duygusal öneme sahip olmadığında da geçerlidir. Bize göre başkalarının duygularını tanımada duyusal korteks alanların rol aldığını varsaymak laf kalabalığıdır (Damasio'nun kendisi de insulanın "sözde" devrede en önemli bölge olduğunu ifade ederken aynısını itiraf etmiştir).[27] Duygu ifade eden yüzler veya vücutların tanımlanmasını sağlayan, görsel alanlardan gelen bilgiler doğrudan insulaya iletilir. Burada da bağımsız olarak özellikle ayna bir mekanizmayı etkinleştirir. Ayna mekanizma da bu tanımları hemen ilgili duygusal moda kodlar. İnsula,

---

[26] Damasio (2003, s. 115-116).

[27] Damasio (2003, s.113).

yalnızca vücudun iç durumlarının temsil edildiği kortikal bölge olduğu için değil, ayrıca etkinleştirildiğinde duyusal girdiyi viseral tepkilere dönüştüren viseromotor entegrasyon merkezi olduğu için söz konusu ayna sisteminin merkezidir.

Wicker *vd* ve Singer *vd* tarafından yürütülen deneylerin ve daha önce bahsettiğimiz uyarım araştırmaları, bu viseral tepkilerin hastaların ve katılımcıların duygusal tepkilerini, ayrıca başkalarının duygusal tepkilerinin algılanmasını nasıl nitelediğini göstermektedir.[28] Bu, insula olmadan başkalarının duygularını ayırabileceğimiz anlamına gelmez. Ancak William James'ten alıntı yapacak olursak, algımız "yalnızca bilişsel formlu, soluk, renksiz, duygusal sıcaklıktan yoksun"[29] bir algıya indirgenmiş olur. Bu nedenle "duygusal sıcaklık", yani duygusal renklendirme, gerçek duyguların tanımlanmasına katkıda bulunan viseromotor tepkilerin paylaşılmasına bağlıdır.

Öğüren biri gözlemlendiğinde, gözlemcinin de kusmayacak olsa bile sanki iğrenç olan bir şey yemiş veya içmiş gibi mide bulantısı, mide kramplarına benzer bir tepki gösterdiği bilinmektedir. İnsulanın etkinleşmesi sonucu tetiklenen viseromotor tepkilerin periferal merkezlere etki etmemesi, bunların tamamen alakasız olduğu anlamına gelmez. Tam aksine uygulanacak veya potansiyel halde kalacak bir potansiyel viseromotor etkinliği temsil ederler. İki durumda da birinci kişinin başkalarının duygularını anlaması kaçınılmazdır.

Nasıl eylemleri anlamak eylemlerin tekrarlanmasını gerektirmiyorsa, başkalarının davranışlarının duygusal anlamını anlamak için de bu davranışları tam detaylı olarak uygulamamıza gerek yoktur. Farklı kortikal devrelerde rol alsalar da başkalarının motor eylemleri ve duygusal tepkilerinin algılanması bir ayna mekanizma tarafından birleştirilmiştir. Bu ayna mekanizma beynimizin, başkalarının yaptığını gördüğümüz, hissettiğimiz veya hayal ettiğimiz davranışlarını anında anlamasını sağlar. Çünkü kendi eylem

[28] Damasio (2003, s. 145).

[29] James (1890, s. 450).

ve duygularımızdan sorumlu nöral yapıların (sırasıyla motor veya viseromotor) aynısını tetikler. Bu ayna mekanizmanın beynimizin başkalarının eylem ve istemlerini anlamasında tek yol olmadığından zaten bahsetmiştik. Aynısı duygular için de geçerlidir: başkalarının yüz ifadeleri veya eylemlerinde nasıl gözüktüklerine bağlı olarak duyusal özelliklerin dönüşlü olarak işlenmesiyle de anlaşılabilirler. Ancak bu işlemin viseromotor kopyalamanın desteği olmadan "renksiz" bir algı olacağını ve James için samimi bir "duygusal sıcaklık" olmayacağını unutmamak gerekir.

Muhtemelen duygusal ayna nöron sistemi sayesinde başkalarının duygularının anında anlaşılması empati için gerekli bir koşuldur. Empati daha karmaşık bireyler arası ilişkilerimizin çoğunun temelinde yatar. Ancak birinin duygu durumunu viseromotor düzeyde paylaşmak ve o kişiyle empati kurmak iki farklı şeydir. Örneğin birinin acı içinde olduğunu gördüğümüzde o kişiye karşı merhamet duygusu hissetmemiz otomatik olarak gerçekleşmez. Bu çoğu durumda gerçekleşse de, iki işlem birbirinden farklıdır. Çünkü o kişiyle empati kurmak birinin duygu durumunu viseromotor düzeyde paylaşmayı gerektirirken, tersi geçerli değildir. Merhamet acının tanınması dışında birçok faktöre dayalıdır. Bu faktörlerden birkaçı şunlardır: Diğer kişinin kim olduğu, onunla ilişkimiz, kendimizi o kişinin yerine koyup koyamadığımız, o kişinin duygu durumu sorumluluğunu almak isteyip istemediğimiz, istekler ve beklentiler vs. Eğer tanıdığımız ve sevdiğimiz biriyse, o kişiyi kötü halde görünce ortaya çıkan duygusal kopyalama, acıma veya merhamet duygusu uyandırabilir; ancak o kişi düşmanımızsa, bizi tehdit eden bir şey yapıyorsa ya da sadist bir kişiliğimiz varsa durum radikal biçimde değişir. Her durumda diğer kişinin acısını anlarız ama her zaman o kişiyle empati kuramayabiliriz.

Hatırlarsanız Wicker'ın deneyinde katılımcılara yalnızca videoyu izlemeleri söylenmişti; başka bir talimat almamışlardı. Kendilerini (mecazen söylersek) ekranda gördükleri kişi yerine koymaları veya videodaki kişinin yerinde olsalar-

dı ne yaşayacaklarını hayal etmeleri istenmemişti. Videoda bardakları koklayan kişileri neden izlemek zorunda olduklarını bilmiyorlardı. Bu nedenle iğrenmenin gözlemlenmesinin, kötü kokulu maddeyle doğrudan bir deneyimimiz olduğunda etkinleşen aynı alanları etkinleştiriyor olması, diğer kişinin duygu durumunun tanınmasının hem otomatik hem de anında olduğunu gösterir. Ayna nöron mekanizması yalnızca belirli görsel uyarımların görülmesi üzerine işler. Tepkilerin seçilimi tamamen bu uyarımlara bağlıdır.

Bir kez daha eylemleri anlamayla olan paralellik, kavramı daha açık anlatabilmemiz için faydalı olacaktır. Okuyucularımız bu tür bir anlamanın doğrudan doğasının, eylem için olası bir ortak alana yol açtığını hatırlayacaktır. Bu ortak eylem alanı, karşılığında gitgide karmaşıklaşan ayna nöron sistemlerine bağlı olan daha detaylı etkileşim biçimlerinin (taklit, kasıtlı iletişim vb) temelini oluşturmaktadır. Aynı şekilde beynin başka kişilerin yüz ve mimiklerini algıladıktan sonra bunları tekrarlayabilme ve viseromotor açıdan anında kodlayabilme kapasitesi, empatik bir paylaşım için nöral bir alt katman sağlamaktadır. Bu empatik paylaşım farklı şekillerde ve farklı düzeylerde olsa da davranışlarımızın ve bireyler arası ilişkilerimizin temelinde yatar ve onları yönlendirir. Burada da ayna nöron sistemlerinin, ilgili duygusal davranışın karmaşıklığı ve gelişmişliğine bağlı olarak daha karmaşık bir organizasyona ve mimariye kavuşacağı varsayılabilir.

Bu mekanizmalar, eylemlerin anlaşılmasına müdahale edenlere benzeyen ortak bir işlevsel kalıba sahiptir. İster motor, ister viseromotor merkezler olsun hangi kortikal alanların rol oynadığından ve hangi tür kopyalamanın gerçekleştiğinden bağımsız olarak, nöral düzeyde ayna nöron mekanizması, herhangi bir tür kavramsal ve dilbilimsel kullanım biçiminden önce başkalarını deneyimlememizin özünü oluşturan anlama kipini barındırır.

Bir fincan kahveyi kaldırmak gibi basit bir eylemden başlayarak motor sistemin organizasyonu ile işlevlerini analiz ettik ve etrafımızdaki nesnelerle etkileşimimizi düzenleyen

nöral devreleri tanımladık. Ayna nöron sistemlerinin doğası ve gücünü bu şekilde açığa çıkararak, günlük hayatımızı niteleyen, sayesinde sosyal ve bireyler-arası ilişkiler ağımızı kurduğumuz çok sayıda davranıştan sorumlu serebral işlemleri araştırabileceğimiz bir temele kavuşmuş olduk.

KAYNAKÇA

ADOLPHS, R. (2001), 'The neurobiology of social cognition'. Current Opinion in Neurobiology, 11, s. 231-239.

ADOLPHS, R. (2002), 'Neural systems for recognizing emotion'. Current Opinion in Neurobiology, 1 2 , s. 169-177.

ADOLPHS, R. (2003), 'Cognitive neuroscience of human social behavior'. Nature Reviews Neuroscience, 4, s. 165-178.

ADOLPHS, R., TRANEL, D., DAMASIO, A.R. (2003), 'Dissociable neural systems for recognizing emotions'. Brain and Cognition, 52, s. 61-69.

AGLIOTI, S., SMANIA, N., MANFREDI, M., BERLUCCHI, G. (1996), 'Disownership of left hand and objects related to it in a patient with right brain damage'. Neuroreport, 8, s. 293-296.

ALLISON, T., PUCE, A., MCCARTHY, G. (2000), 'Social perception from visual cues: role of the STS region'. Trends in Cognitive Sciences, 4, s. 267-278.

ALTSCHULER, E.L., VANKOV, A., WANG, V., RAMACHANDRAN, V.S., PINEDA, J.A. (1 997), 'Person see, person do: human cortical electrophysiological correlates of monkey see monkey do cell'. Society of Neuroscience Abstracts, 719.17.

ALTSCHULER, E.L., VANKOV, A., HUBBARD, E.M., ROBERTS, E., R ACHANDRAN, V.S., PINEDA, J.A. (2000), 'Mu wave blocking by observation of movement and its possible use as a tool to study theory of other minds'. Society of Neuroscience Abstracts, 68.1.

ANDERSEN, R.A. (1987), 'Inferior parietal lobule function in spatial perception and visuomotor integration'. BROOKHART, J.M., MOUNTCASTLE, B. (editörler), Handbook of Physiology. The Nervous System. Higher Function of the Brain. Bölüm 1, cilt 5, American Physiological Society, Bethesda (MD), s. 483-518.

ANDERSEN, R.A., SNYDER, A.L., BRADLEY, D.C., XING,]. (1997), 'Multimodal representation of space in the posterior parietal

cortex and its use in planning movements: Annual Review of Neuroscience, 20, s. 303-330.

ARBIB, M.A. (1981), 'Perceptual structures and distributed motor control'. BROOKS, V.B. (editör), Handbook of Physiology. Bölüm 2: The Nervous System. Cilt II: Motor Control Williams and Wilkins, Baltimore s. 1449-1480.

ARBIB, M.A. (2002), 'Beyond the mirror system: imitation and evolution of language'. NEHANIV, C., DAUTENHAHN, K. (editörler), Imitation in Animals and Artifacts. MIT Press, Boston (MA), s. 229-280.

ARBIB, M.A. (2005), 'From monkey-like action recognition to human language: an evolutionary framework for neuro-linguistics'. The Behavioral and Brain Sciences, 28, s. 105-167.

ARMSTRONG, D. (1999), Original Signs. Gesture, Sign and the Sources of Language. Gallauder, Washington.

ARMSTRONG, D.F., STOKOE, W.C., WILCOX, S.E. (1995), Gesture and the Nature of Language. Cambridge Üniversitesi Yayınları, Cambridge.

AUGUSTINE, J.R. (1996), 'Circuitry and functional aspects of the insular lobe in primates including humans: Brain Research Reviews, 22, s. 229-244.

BEKKERING, H. (2002), 'Imitation: common mechanisms in the observation and execution of nger and mouth movements'. PRINZ, W., MELTZOFF, A.N. (editörler), The Imitative Mind: Development, Evolution and Brain Bases. Cambridge Üniversitesi Yayınları, Cambridge, s. 163-182.

BEKKERING, H., WOHLSCHLAGER, A. (2002), Action perception and imitation: a tutorial'. PRINZ, W., HOMMEL, B. (editörler), Attention and Performance XIX: Common Mechanisms in Perception and Action. Oxford Üniversitesi Yayınları, Oxford, s. 294-333.

BEKKERING, H., WOHLSCHLAGER, A., GATTIS, M. (2000), 'Imitation of gestures in children is goal-directed'. The Quarterly Journal of Experimental Psychology, 53A, s. 153-164.

BERTHOZ, A. (1997), The Sense of Movement. Baskı Odile Jacob, Paris.

BERTI, A., FRASSINETTI, F. (2000), 'When far becomes near: remapping of space by tool use'. Journal of Cognitive Neuroscience, 12, s. 415-420.

BERTI, A., RIZZOLATTI, G. (1992), 'Visual processing without awareness: evidence om unilateral neglect'. Journal of Cognitive Neuroscience, 4, s. 345-351.

BERTI, A., RIZZOLATTI, G. (2002), 'Coding near and far space'. KARNATH, H.-O., MILNER, D., VALLAR, G. (editörler), The Cognitive and Neural Bases of Spatial Neglect. Oxford Üniversitesi Yayınları, Oxford, s. 119-129.

BERTI, A., SMANIA, N., ALLPORT, A. (2001),'Coding of far and near space in neglect patients'. Neuroimage, 14, s. 98-102.

BICKERTON, D. (1995), Language and Human Behavior. University of Washington Press, Washington.

BINKOFSKI, F, DOHLE, C., POSSE, S., STEPHAN, K.M., HEFTER, H., SEITZ, R.J., FREUND, H.J. (1998), 'Human anterior intraparietal area subserves prehension: a combined lesion and functional MRI activation study'. Neurology, 50, s. 1253-1259.

BINKOFSKI, F, BUCCINO, G., POSSE, S., SEITZ, R.J., RIZZOLATTI, G., FREUND, H.J. (1999), onto-parietal circuit for object manipulation in man: evidence om an fMRI study'. The European Journal of Neuroscience, 11, s. 3276-3286.

BISIACH, E., VALLAR, G. (2000), 'Unilateral neglect in humans'. BOLLER, F, GRAFMAN, J., RIZZOLATTI, G. (editörler), Handbook of Neuropsychology, 2a baskısı. Elsevier, Amsterdam, cilt 1, s. 459-502.

BLAKEMORE, S.J., DECETY, J. (2001),'From the perception of action to the understanding of intention'. Nature Neuroscience, 2, s. 561-567.

BONIN, VON G., BAILEY, P. (1947), The Neocortex of Macaca Mulatta. University of Illinois Press, Urbana (IL).

BREMMER, F, SCHLACK, A., SHAH, N.J., ZAFIRIS, 0., KUBISCHIK, M., HOFFMANN, K., ZILLES, K., FINK, G.R. (2001), 'Polymodal motion processing in posterior parietal and premotor cortex: a human RI study strongly implies equivalencies between humans and monkeys'. Neuron, 29, s. 287-296.

BRETHERTON, I., FRITZ, J., ZAHN-WAXLER, C., RIDGEWAY, D. (1986), 'The acquisition and development of emotion language: a functionalist perspective'. Child Development, 57, s. 529-548.

BRODMANN, K. (1909), Vergleichende Lokalisationslehre der Grosshirnrinde in ihren Prinzipien dargestellt auf Grund des Zellenbaues. Barth, Leipzig.

BRUCE, C.J. (1988), 'Single neuron activity in the monkey's pre ontal cortex'. RAKIC, P., SINGER, W. (editörler), Neurobiology o f Neocortex, Wiley, New York, s. 297-329.

BRUCE, C.J., DESIMONE, R., GROSS, C.G. (1981), 'Visual properties of neurons in a polisensory area in superior temporal sulcus of the macaque'. Journal of Neurophysiology, 46, s. 369-384.

BUBNER, R. (1976), Handlung, Sprache und Vernunft. Grundbegriffe praktischer Philosophie, Suhrkamp, Frankfurt am Main.

BUCCINO, G., BINKOFSKI, F, FINK, G.R., FADIGA, L., FOGASSI, L., GALLESE, V., SEITZ, R.J., ZILLES, K., RIZZOLATTI, G., FREUND, H.-J. (2001), 'Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: an RI study'. The European Journal of Neuroscience, 13, s. 400-404.

BUCCINO, G., LUI, F, CANESSA, N., PATTERI, I., LAGRAVINESE, G., BENUZZI, F, PORRO, C.A., RIZZOLATTI, G. (2004a), 'Neural circuits involved in the recognition of actions performed by non conspecifics: an fMRI study'. Journal of Cognitive Neuroscience, 16, s. 114-126.

BUCCINO, G., VOGT, S., RITZL, A., FINK, G.R., ZILLES, K., FREUND, H.-J., RIZZOLATTI, G. (2004b), 'Neural circuits underlying imitation learning of hand actions: an event-related RI study'. Neuron, 42, s. 323-334.

BUTTERWORTH, G., HARRIS, M. (1994), Principles of Developmental Psychology. Lawrence Erlbaum Associates, Hove, East Sussex (UK).

BYRNE, R.W. (1995), The Thinking Ape. Evolutionary Origins of Intelligence. Oxford Üniversitesi Yayınları, Oxford. BYRNE, R.W. (2002), 'Seeing actions as hierarchically organized structures: great ape manual skills'. PRINZ, W., MELTZOFF, A.N. (editörler), The Imitative Mind: Development, Evolution and Brain Bases. Cambridge Üniversitesi Yayınları, Cambridge, s. 122-140.

BYRNE, R.W. (2003), 'Imitation as behaviour parsing'. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, 358, s. 529-536.

BYRNE, R.W., RUSSON, A.E. (1998), 'Learning by imitation: a hierarchical approach'. The Behavioral and Brain Sciences, 21, s. 667-712.

CALDER, A.J., KEANE, J., MANES, F, ANTOUN, N., YOUNG, A.W. (2000), 'Impaired recognition and experience of disgust following brain injury'. Nature Neuroscience, 3, s. 1077-1078.

CALDER, A.J., LAWRENCE, A.D., YOUNG, A.W. (2001), 'Neuropsychology of fear and loathing'. Nature Reviews Neuroscience, 2, s. 352-363.

CALVO-MERINO, B., GLASER, D.E., GREZES, J., PASSINGHAM, R.E., HAGGARD, P. (2005), 'Action observation and acquired motor skills: an fMRI study with expert dancers'. Cerebral Cortex, 15, 8, s. 1243-1249.

CAMINITI, R., FERRAINA, S., JOHNSON, P.B. (1996), 'The sources of visual information to the primate frontal lobe: a novel role for the superior parietal lobule'. Cerebral Cortex, 6, s. 319-328.

CAMPBELL, A.W. (1905), Histological Studies on the Localization of Cerebral Function. Cambridge Üniversitesi Yayınları, Cambridge.

CHANGEUX, J.-P., RICOEUR, P. (1998), La nature et la regie: Ce qui fait que nous pensons. Paris, Odile Jacob.

CHAO, L.L., MARTIN, A. (2000), 'Representation of manipulable man-made objects in the dorsal stream'. Neuroimage, 12, s. 478-484.

CHENEY, D.L., SEYFARTH, R.M. (1990), How Monkeys See the World. Inside the Mind of Another Species. University of Chicago Press, Chicago/London.

CHIARUGI, G. (1954), Istituzioni di anatomia dell'uomo. Societa editrice libraria, Milano.

CHIEFFI, S., FOGASSI, L., GALLESE, V., GENTILUCCI, M. (1992), 'Prehension movements directed to approaching objects: influence of stimulus velocity on the transport and the grasp components'. Neuropsychologia, 30, s. 877-897.

COCHIN, S., BARTHELEMY, C., LEJEUNE, B., ROUX, S., MARTINEAU, J. (1998), 'Perception of motion and qEEG activity in human adults'. Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 107, s. 287-295.

COCHIN, S., BARTHELEMY, B., ROUX, S., MARTINEAU, J. (1999), 'Observation and execution of movement: similarities demonstrated by quantified electroencephalography'. The European Journal of Neuroscience, 11, s. 1839-1842.

COHEN-SEAT, G., GASTAUT, H.J., FAURE, J., HEUYER, G. (1954), 'Etudes experimentales de l'activite nerveuse pendant la projection cinematographique'. Revue International de Filmologie, 5, s. 7-64.

COLBY, C.L., DUHAMEL, J.-R. (1991), 'Heterogeneity of extrastriate visual areas and multiple parietal areas in the macaque monkeys'. Neuropsychologia, 29, s. 5 1 7-537.

COLBY, C.L., GOLDBERG, M.E. (1999),'Space and attention in parietal cortex'. Annual Review of Neuroscience, 22, s. 319-349.

COLBY, C.L., GATTASS, R., OLSON, C.R., GROSS, C.G. (1988), 'Topographical organization of cortical afferents to extrastriate visual area PO in the macaque: a dual tracer study'. The Journal of Comparative Neurology, 269, s. 392-413.

COLBY, C.L., DUHAMEL, J.-R., GOLDBERG, M.E. (1993), 'Ventral intraparietal area of the macaque: anatomic location and visual response properties'. Journal of Neurophysiology, 69, s. 902-914.

CONDILLAC, E. BONNOT DE (1746), An Essay on the Origin of Human Knowledge; being a supplement to Mr. Locke's Essay on the Human Understanding. İngilizce çevirisi Gainesville, Fla: Scholars' Facsimiles and Reprints 1971.

CORBALLIS, M.C. (1992), 'On the evolution of language and generativity'. Cognition, 44, s. 197-226.

CORBALLIS, M.C. (2002), From Hand to Mouth: The Origins of Language. Princeton Üniversitesi Yayınları, Princeton.

CORBALLIS, M.C. (2003), 'From hand to mouth: gestures, speech, and the evolution of right-handedness'. The Behavioral and Brain Sciences, 26, s. 199-260.

COWEY, A., SMALL, M., ELLIS, S. (1994), 'Left visualspatial neglect can be worse in far than in near space'. Neuropsychologia, 32, s. 1059-1066.

COWEY, A., SMALL, M., ELLIS, S. (1999), 'No abrupt change in visual hemineglect from near to far space'. Neuropsychologia, 37, s. 1-6.

CRAIG, A.D. (2002), 'How do you feel? Interoception: the sense of the physiological condition of the body'. Nature Reviews of Neuroscience, 4, s. 205 1-2062.

DAMASIO, A.R. (2003), Looking for Spinoza: Joy, Sorrow and the Feeling Brain. Harcourt, New York.

DARWIN, C.R. (1872), The Expression of the Emotions in Man and Animals. John Murray, Londra. İlk Baskı.

DECETY, J., PERANI, D., J NNEROD, M., BETTINARDI, , TADARY, B., WOODS, R., MAZZIOTTA, J.C., FAZIO, F. (1994), 'Mapping motor representations with positron emission tomography'. Nature, 371, s. 600-602.

DE RENZI, E. (1982), Disorders of Space Exploration and Cognition. John Wiley, Chichester (İngiltere).

DESIMONE, R., ALBRIGHT, T.D., GROSS, C.G., BRUCE, C. (1984), 'Stimulus selective properties of inferior temporal neurons in the macaque'. Journal of Neuroscience, 4, s. 2051-2062.

DE WAAL, F.B.M. (1982), Chimpanzee Politics. Power and Sex among Apes. Harper & Row, New York.

D1 PELLEGRINO, G., FADIGA, L., FOGASSI, L., GALLESE, V., RIZZOLATTI, G. (1992), 'Understanding motor events: a neurophysiological study'. Experimental Brain Research, 91, s. 176-180.

Dl PELLEGRINO, G., LADAVAS, E., FARNE, A. (1997), 'Seeing where your hands are'. Nature, 388, p. 730.

DONALD, M. (1991), 'Origins of the modern mind: three stages in the evolution of cognition and culture'.

ECONOMO, C. VON, KOSKINAS, G.N. (1925), Die Cytoarchitektonik der Hirnrinde des erwachsenen Menschen. Springer, Wien.

EHRSSON, H.H., FAGERGREN, A., JONSSON, T., WESTLING, G., JOHANSSON, R.S., FORSSBERG, H. (2000), 'Cortical activity in precision- versus power-grip tasks: an fMRI study'. Journal of Neurophysiology, 83, s. 528-536.

EVARTS, E.V., SHINODA, Y., WISE, S.P. (1984), Neurophysiological Approaches to Higher Brain Functions. Wiley, New York.

FADIGA, L., FOGASSI, L., PAVESI, G., RIZZOLATTI, G. (1995), 'Motor facilitation during action observation: a magnetic stimulation study: Journal of Neurophysiology, 73, s. 2608-261 1.

FADIGA, L., FOGASSI, L., GALLESE, , RIZZOLATTI, G. (2000), 'Visuomotor neurons: ambiguity of the discharge or 'motor' perception?'. International Journal of Psychophysiology, 35, s. 165-177.

FADIGA, L., CRAIGHERO, L., BUCCINO, G., RIZZOLATTI, G. (2002), 'Speech listening specifically modulates the excitability of tongue muscles: a TMS study'. The European Journal of Neuroscience, 17, s. 1703-1714.

FAGG, A.H., ARBIB, M.A. (1998), 'Modelling parietal premotor interactions in primate control grasping'. Neural Networks, 11, s. 1277-1308.

FALK, D. (1983), 'The Taung endocast: a reply to Holloway: American Journal of Physical Anthropology, 60, s. 17-45.

FERRARI, P.F., GALLESE, , RIZZOLATTI, G., FOGASSI, L. (2003), 'Mirror neurons responding to the observation of ingestive and communicative mouth actions in the monkey ventral premotor cortex'. The European Journal of Neuroscience, 17, s. 1703- 1714.

FIELD, T., WOODSON, R., GREENBERG, R., COHEN, D. (1982), 'Discrimination and imitation of facial expressions by neonates'. Science, 218, s. 179-181.

FOGASSI, L., FERRARI, P.F. (2005), 'Neurones miroir, gestes et evolution du langage'. Primatologie, 6, s. 263-286.

FOGASSI, L., GALLESE, V. (2002), 'The neural correlates of action understanding in non-human primates'. STAMENOV, M.I., GALLESE, V. (editörler), Mirror Neurons and the Evolution of Brain and Language. Advances in Consciousness Research. John Benjamins Publishing & Co., Amsterdam, s. 13-55.

FOGASSI, L., GALLESE, , Dl PELLEGRINO, G., FADIGA, L., GENTILUCCI, M . , LUPPINO, G., MATELLI, M . , PEDOTTI, A., RIZZOLATTI, G. (1992), 'Space coding by premotor cortex'. Experimental Brain Research, 89, s. 686-690.

FOGASSI, L., GALLESE, V., FADIGA, L., LUPPINO, G., MATELLI, M., RIZZOLATTI, G. (1996a), 'Coding of peripersonal space in inferior premotor cortex (F4)'. Journal of Neurophysiology, 76, s. 141-157.

FOGASSI, L., GALLESE, V., FADIGA, L., RIZZOLATTI, G. (1996b), 'Space coding in inferior premotor cortex (area F4): facts and speculations'. LACQUANITI, F., VIVIANI, P. (editörler), Neural Bases of Motor Behaviour. Kluwer, Dordrecht, s. 99-120.

FOGASSI, L., GALLESE, V., FADIGA, L., RIZZOLATTI, G. (1998), 'Neurons responding to the sight of goal-directed hand/arm actions in the parietal area PF (7b) of the macaque monkey'. Society for Neuroscience Abstracts, 24, 257.5.

FOGASSI, L., GALLESE, V., BUCCINO, G., CRAIGHERO, L., FADIGA, L., RIZZOLATTI, G. (2001), 'Cortical mechanisms for the visual guidance of hand grasping movements in the monkey: a reversible inactivation study'. Brain, 124, s. 571-586.

FOGASSI, L., FERRARI, P.F., GESIERICH, B., ROZZI, S., CHERSI, F., RIZZOLATTI, G. (2005),'Parietal lobe: from action organization to intention understanding'. Science, 308, s. 662-667.

FRASSINETTI, F., ROSSI, M., LADAVAS, E. (2001) , 'Passive limb movements improve visual neglect'. Neuropsychologia, 39, s. 725-733.

FREUND, H.-J. (1996), 'Historical Overview'. LUDERS, H.O. (editör), Supplementary Sensorimotor Area. Lippincott-Raven Publishing, Philadelphia, s. 17-27.

FRONTERA, J.G. (1956), 'Some results obtained by electrical stimulation of the cortex of the island of Reil in the brain of the monkey (Macaca mulatta) The Journal of Comparative Neurology, 105, s. 365-394.

FUNAHASHI, S., BRUCE, C.J., GOLDMAN-RAKIC, P.S. (1990), 'Mnemonic coding of visual space in the monkey's dorsolateral prefrontal cortex'. Journal of Neurophysiology, 63, s. 814-831.

FUSTER, J. M. (1989), The Prefrontal Cortex. Raven Press, New York.

FUSTER, J.M., ALEXANDER, G.E. (1971), 'Neuron activity related to short-term memory: Science, 173, s. 652 54.

GALEA, M.P., DARIAN-SMITH, I. (1994), 'Multiple corticospinal neuron populations in the macaque monkey are specified by their

unique cortical origins, spinal terminations, and connections'. Cerebral Cortex, 4, s. 1 66-194.

GALLESE, V. (2000), 'The inner sense of action. Agency and motor representations'. Journal of Consciousness Studies, 7, 10, s. 23-40.

GALLESE, V. (2001), 'The "shared manifold" hypothesis: from mirror neuron to empathy'. Journal of Consciousness Studies, 8, s. 33-50.

GALLESE, V. (2005), 'Embodied simulation: om neurons to phenomenal experience'. Phenomenology and the Cognitive Sciences, 4, s. 23-48.

GALLESE, V., MURATA, A., KASEDA, M., NIKI, N., SAKATA, H. (1994), 'Deficit of hand preshaping after muscimol injection in monkey parietal cortex'. Neuroreport, 5, s. 1525-1529.

GALLESE, V., FADIGA, L., FOGASSI, L., RIZZOLATTI, G. (1996), 'Action recognition in the premotor cortex'. Brain, 1 19, s. 593-609.

GALLESE, V., CRAIGHERO, L., FADIGA, L., FOGASSI, L. (1999), 'Perception through action'. Psyche, 5, p. 21.

GALLESE, V., FOGASSI, L., FADIGA, L., RIZZOLATTI, G. (2002), Action representation and the inferior parietal lobule'. PRINZ, W., HOMMEL, B. (editörler), Attention and Performance XIX: Common Mechanisms in Perception and Action. Oxford Üniversitesi Yayınları, Oxford, s. 335-355.

GALLESE, V., KEYSERS, C., RIZZOLATTI, G. (2004), 'A unifying view of the basis of social cognition'. Trends in Cognitive Sciences, 8, 9, s. 396-403.

GALLETTI, C., FATTORI, P., KUTZ, D.F., BATTAGLINI, P.P. (1999), 'Brain location and visual topography of cortical area V6A in the macaque monkey'. The European Journal of Neuroscience, 11, s. 575-582.

GALLETTI, C., GAMBERINI, M., KUTZ, D.F., FATTORI, P., LUPPINO, G., MATELLI, M. (2001), 'The cortical connections of area V6A: an occipito-parietal network processing visual information'. The European Journal of Neuroscience, 13, s. 1572-1588.

GAMBERINI, M., GALLETTI, C., LUPPINO, G., MATELLI, M. (2002), 'Cytoarchitectonic organization of the functionally defined areas V6 and V6A in the parieto-occipital cortex of macaque brain'. Journal of Physiology, 543P, 113P.

GANGITANO, M., MOTTAGH F.M., PASCUAL-LEONE, A. (2001), 'Phase specific modulation of cortical motor output during movement observation'. Neuroreport, 12, s. 1489-1492.

GASTAUT, H.J., BERT, J. (1954) , 'EEG changes during cinematographic presentation' Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 6, s. 433-444.

GENTILUCCI, M. (2003), 'Grasp observation influences speech production'. The European Journal of Neuroscience, 17, s. 179-184.

GENTILUCCI, M., SCANDOLARA, C., PIGARE I.N., RIZZOLATTI, G. (1983), 'Visual responses in the postarcuate cortex (area 6) of the monkey that are independent of eye position'. Experimental Brain Research, 50, s. 464-46 8.

GENTILUCCI, M., FOGASSI, L., LUPPINO, G., MATELLI, M., CAMARDA, R., RIZZOLATTI, G. (1988), 'Functional organization o f inferior area 6 in the macaque monkey. I. Somatotopy and the control of proximal movements'. Experimental Brain Research, 71, s. 475-490.

GENTILUCCI, M., BENUZZI, F., GANGITANO, M., GRIMALDI, S. (2001), 'Grasp with hand and mouth: a kinematic study on healthy subjects'. Journal of Neurophysiology, 86, s. 1685-1699.

GIBSON, J.J. (1979), The Ecological Approach to Visual Perception. Boston, Houghton Mifflin.

GIBSON, K.R., JESSEE, S. (1999), 'Language evolution and expansions of multiple neurological processing areas'. KING, B.J. (editör), The Origins of Language. What Nonhuman Primates Can Tell Us. School of American Research Press, Santa Fe (NM), s. 189-227.

GODSCHALK, M., LEMON, R.N., KUYPERS, H.G., RONDAY, H.K (1984), 'Cortical afferents and efferents of monkey postarcuate area: an anatomical and electrophysiological study'. Experimental Brain Research, 56, s. 410-424.

GOLDBERG, M.E., BRUCE, C.J. (1990),'Primate frontal eye fields. III. Maintenance of a spatially accurate saccade signal'. Journal of Neurophysiology, 64, s. 489-508.

GOLDBERG, M.E., COLBY, C.L., DUHAMEL, J.-R. (1990), 'The representation of visuomotor space in the parietal lobe of the monkey'. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 55, s. 729-739.

GOODALE, M.A., MILNER, A.D. (1992), 'Separate visual pathways for perception and action'. Trends in Neurosciences, 15 s. 20-25.

GOODALL, J. (1986), The Chimpanzees of Gombe: Patterns of Behavior. Harvard Üniversitesi Yayınları, Cambridge (MA).

GRAFTON, S.T., ARBIB, M.A., FADIGA, L., RIZZOLATTI, G. (1996), 'Localization of grasp representations in humans by PET: 2.

Observation compared with imagination'. Experimental Brain Research, 112,s. 103-111.

GRAFTON, S.T., FADIGA, L., ARBIB, M.A., RIZZOLATTI, G. (1997), 'Premotor cortex activation during observation and naming of familiar tools'. Neuroimage, 6, s. 231-236.

GRAZIANO, M.S.A., GROSS, C.G. (1994), 'Mapping space with neurons'. Current Directions in Psychological Science, 3, 5, s.164-167.

GRAZIANO, M.S.A., GROSS, C.G. (1995),'The representation of extrapersonal space. A possible role for bimodal, visual-tactile neurons'. GAZZANIGA, M.S. (editör), The Cognitive Neurosciences. MIT Press, Cambridge (MA).

GRAZIANO, M.S.A., GROSS, C.G. (1998), 'Spatial maps for the control of movement'. Current Opinion in Neurobiology, 8, s. 195-201.

GRAZIANO, M.S.A., YAP, G.S., GROSS, C.G. (1994), 'Coding of visual space by premotor neurons'. Science, 266, s. 1054-1057.

GRAZIANO, M.S.A., HU, X., GROSS, C.G. (1997), 'Visuospatial properties of ventral premotor cortex'. Journal of Neurophysiology, 77, s. 2268-2292.

GRAZIANO, M.S.A., REISS, L.A.J., GROSS, C.G. (1999), 'A neural representation of the location of nearby sounds'. Nature, 397, s. 428-430.

GREENWALD, A.G. (1970), 'Sensory feedback mechanisms in performance control: with special reference to the ideomotor mechanism'. Psychological Review, 77, s. 73-99.

GREZES, J., DECETY, J, (2001), 'Functional anatomy of execution, mental simulation, observation and verb generation of actions: a meta-analysis'. Human Brain Mapping, 12, s. 1-19.

GREZES, J., COSTES, N., DECETY, J. (1998), 'Topdown effect of strategy on the perception of human biological motion: a PET investigation'. Cognitive Neuropsychology, 15, s. 553-582.

HADAR, U., WENKERT-OLENIK, D., KRAUSS, R., SOROKER, N. (1998), 'Gesture and processing of the speech: neuropsychological evidence'. Brain and Language, 62, s. 107-126.

HALLIGAN, P.W., MARSHALL, J.C. (1991),'Left neglect for near but not far space in man: Nature, 350, s. 498-500.

HANLON, R.E., BROWN, J. W, GERSTMAN, L.J. (1990), 'Enhancement of naming in nonfluent aphasia through gesture'. Brain and Language, 38, s. 298-314.

HARI, R., FORSS, N., AVIKAINEN, S., KIRVESKARI, S., SALENIUS, S., RIZZOLATTI, G. (1998), 'Activation of human primary motor cor-

tex during action observation: a neuromagnetic study'. Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America, 95, s. 15061-15065.

HAUSER, M.D. (1996), The Evolution of Communication. MIT Press, Cambridge (MA).

HAUSER, M.D., CHOMSKY, N., FITCH, T. (2002), 'The faculty of language: what is it, who has it, and how did it evolve?'. Science, 286, s. 2526-2528.

HE, S.Q., DUM, R.P., STRICK, P.L. (1993), 'Topographic organization of corticospinal projections om the frontal lobe: motor areas on the lateral surface of the hemisphere'. Journal of Neuroscience, 13, s. 952-980.

HE, S.Q., DUM, R.P., STRICK, P.L. (1995), Topographic organization of corticospinal projections from the frontal lobe: motor areas on the medial surface of the hemisphere'. Journal of Neuroscience, 15, s. 3284-3306.

HEISER, M., IACOBONI, M., MAEDA, , MARCUS, J., MAZZIOTTA, J.C.(2003), 'The essential role of Broca's area in imitation'. The European Journal of Neuroscience, 17, s. 1123-1128.

HENNEMAN, E. (1984), 'Organization of the motor system. A preview'. MOUNTCASTLE, V.B., Medical Physiology, XIV Edition, The C.V. Mosby Company, Saint Louis, s. 669-673.

HEYES, C. (2001), 'Causes and consequences of imitation'. Trends in Cognitive Sciences, 5, s. 253-261.

HOLLOWAY, R.L. (1983), 'Human paleontological evidence relevant to language behavior'. Human Neurobiology, 2, s. 105-114.

HOLLOWAY, R.L. (1985), 'The past, present, and future significance of the lunate sulcus in early hominid evolution'. TOBIAS, P.V. (editör), Hominid Evolution. Past, Present, and Future. Allen R. Liss, New York, s. 47-62.

HUTCHISON, W.D., DAVIS, K.D., LOZANO, A.M., TASKER, R.R., DOSTROVSKY, J.O. (1999), 'Pain related neurons in the human cingulate cortex'. Nature Neuroscience, 2, s. 403-405.

HYVARINEN, J. (1981) , 'Regional distribution of functions in parietal association area 7 of the monkey'. Brain Research, 206, s. 287-303.

IACOBONI, M., WOODS, R.P., BRASS, M., BEKKERING, H., MAZZIOTTA, J.C., RIZZOLATTI, G. (1999), 'Cortical mechanisms of human imitation'. Science, s. 2526-2528.

IACOBONI, M., KOSKI, L.M., BRASS, M., BEKKERING, H., WOODS, R.P., DUBEAU, M.C., MAZZIOTTA, J.C., RIZZOLATTI, G. (2001),

'Reafferent copies of imitated actions in the right superior temporal cortex'. Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America, 98, 24, s. 13995-13999.

IACOBONI, M., MOLNAR-SZAKACS, I., GALLESE, , BUCCINO, G., MAZZIOTTA, J.C., RIZZOLATTI, G. (2005), 'Grasping the intentions of others with one's own mirror neuron system'. PLoS Biology, 3, s. 529-535.

INGLE, D. (1967), 'Two visual mechanisms underlying the behavior of fish: Psychologische Forschung, 31, s. 5 1 .

INGLE, D. (1973), ' Two visual systems in the frog'. Science, 181, s. 1053-1055.

IRIKI, A., TANAKA, M., IWAMURA, Y. (1996), 'Coding of modified body schema during tool use by macaque post central neurons'. Neuroreport, 7, s. 2325-2330.

JACOB, P., JEANNEROD, M. (2003), Ways of Seeing. The Scope and Limits ofVisual Cognition. Oxford Üniversitesi Yayınları, New York.

JAMES, W. (1890), Principles of Psychology. Holt, Rinehart & Winston, New York.

JEANNEROD, M. (1988) , The Neural and Behavioural Organization of Goal-directed Movements. Oxford Üniversitesi Yayınları, Oxford.

JEANNEROD, M. (1994), 'The representing brain: neural correlates of motor intention and imagery'. Behavioral Brain Sciences, 17, s. 187-245.

JEANNEROD, M. (1997), The Cognitive Neuroscience of Action. Blackwell, Oxford.

JEANNEROD, M., (2006) Motor Cognition. Oxford Üniversitesi Yayınları. Oxford.

JEANNEROD, M., ARBIB, M.A., RIZZOLATTI, G., SAKATA, H. (1995), 'Grasping objects: the cortical mechanisms of visuomotor transformation'. Trends in Neuroscience, 18, s. 314-320.

JELLEMA, T., BAKER, C.I., WICKER, B., PERRETT, D.I. (2000), 'Neural representation for the perception of the intentionality of actions'. Brain and Cognition, 44, s. 280-302.

JELLEMA, T., BAKER, C.I., ORAM, M.W., PERRETT, D.I. (2002), 'Cell populations in the banks of the superior temporal sulcus of the macaque monkey and imitation'. MELTZOFF, A.N., PRINZ, (editörler), The Imitative Mind: Development, Evolution and Brain Bases. Cambridge Üniversitesi Yayınları, Cambridge, s. 267-290.

JURGENS, U. (1995), 'Neuronal control of vocal production in humans and non humans primates'. ZIMMERMAN, E., NEWMAN, J.D., JURGENS, U. (editörler), Current Topics Primate Vocal Communication. Plenum Press, New York, s. 1 99-206.

JURGENS, U. (2002), 'Neural pathways underlying vocal control'. Neuroscience and Biobehavioral Review, 26, s. 235-258.

KAADA, B.R., PRIBRAM, K.H., EPSTEIN, J. (1949), 'Respiratory and vascular responses in monkeys from temporal pole, insula, orbital surface and cingulated gyrus: Journal of Neurophysiology, 12, s. 347-356.

KAWATO, M. (1997), 'Bidirectional theory approach to consciousness'. ITO, M., MIYASHITA, Y., ROLLS, E.T. (editörler), Cognition, Computation and consciousness. Oxford Üniversitesi Yayınları, Oxford, s. 223-248.

KAWATO, M. (1999), 'Internal models for motor control and trajectory planning'. Current Opinion in Neurobiology, 9, s. 718-727.

KEIZER, K., KUYPERS, H.G.J.M. (1989), 'Distribution of corticospinal neurons with collaterals to the lower brain stem reticular formation in monkey (Macaca fascicularis)'. Experimental Brain Research, 74, s. 311-318.

KEYSERS, C., KOHLER, E., UMILTA, M.A., FOGASSI, L., RIZZOLATTI, G., GALLESE, V. (2003), 'Audio-visual mirror neurons and action recognition'. Experimental Brain Research, 1 53, s. 628-636.

KOHLER, E., KEYSERS, C., UMILTA, M.A., FOGASSI, L., GALLESE, V., RIZZOLATTI, G. (2002), 'Hearing sounds, understanding actions: action representation in mirror neurons'. Science, 297, s. 846-848.

KOSKI, L., WOHLSCHLAGER, A., BEKKERING, H . , WOODS, R.P., DUBEAU, M.C. (2002), 'Modulation of motor and premotor activity during imitation o f target directed actions'. Cerebral Cortex, 12, s. 847-855.

KOSKI, L., IACOBONI, M., DUBEAU, M.C., WOODS, R.P., MAZZIOTTA, J.C. (2003), 'Modulation of cortical activity during different imitative behaviors'. Journal of Neurophysiology, 89, s. 460-471.

KRAMS, M., RUSHWORTH, M.F., DEIBER, M.P., FRACKOWIAK, R.S., PASSINGHAM R.E. (1998), 'The preparation, execution and suppression of copied movements in the human brain'. Experimental Brain Research, 120, s. 386-398.

KROLAK-SALMON, P., HENAFF, M.A., ISNARD, J., TALLON-BAUDRY, C., GUENOT, M., VIGHETTO, A., BERTRAND, 0., MAUGUIERE, F.

(2003), 'An attention modulated response to disgust in human ventral anterior insula'. Annals of Neurology, 53, s. 446-453.

LACQUANITI, , GUIGON, E., BIANCHI, L., FERRAINA, S., CAMINITI, R. (1995), 'Representing spatial information for limb movement: role of area 5 in the monkey'. Cerebral Cortex, 5, s. 391-409.

LADAVAS, E., DI PELLEGRINO, G., FARNE, A., ZELONI, G. (1998a), 'Neuropsychological evidence of an integrated visuotactile representation of peripersonal space humans: Journal of Cognitive Neuroscience, 1 0, s. 58 1-589.

LADAVAS, E., ZELONI, G., FARNE, A. (1998b), 'Visual peripersonal space centred on the face in humans'. Brain, 121, s. 2317-2326.

LEINONEN, L., NYMAN, G. (1979), 'II. Functional properties of cells in anterolateral part of area 7 associative face area of awake monkeys'. Experimental Brain Research, 34, s. 321-333.

LEINONEN, L., HIVARINEN, J., NYMAN, G., LINNANKOSKI, I. (1979), 'I. Function properties of neurons in lateral part of associative area 7 in awake monkeys'. Experimental Brain Research, 34, s. 299-320.

LIBERMAN, A.M. (1993), 'Some assumptions about speech and how they changed'. Haskins Laboratories Status Report on Speech Research, 113, s. 1-32.

LIEBERMAN, P. (1975), On the Origins of Language. An Introduction to the Evolution of Human Speech. MacMillan Publishing Co., New York.

LIBERMAN, A.M., WHALEN, D.H. (2000), 'On the relation of speech to language'. Trends in Cognitive Neuroscience, 4, s. 187-196.

LIVET, P. (1997), 'Modeles de la motricite et theorie de l'action'. PETIT, J.-L. (editõr), Les neurosciences et la philosophie de l'action. Vrin, Paris, s. 341-361.

LOTZE, H. (1852), Medicinische Psychologie oder Physiologie der Seele. Weidmannsche Buchandlung, Leipzig.

LUPPINO, G., RIZZOLATTI, G. (2000), 'The organization of the frontal motor cortex'. News in Physiological Sciences, 15, s. 219-224.

LUPPINO, G., MATELLI, M., CAMARDA, R., GALLESE, V., RIZZOLATTI, G. (1991),'Multiplerepresentationsofbody movements in mesial area 6 and the adjacent cingulated cortex: an intercortical microstimulation study'. The Journal of Comparative Neurology, 311, s. 463-482.

LUPPINO, G., MATELLI, M., CAMARDA, R., RIZZOLATTI, G. (1993),'CorticocorticalconnectionsofareaF3 (SMA-Proper) and

area F6 (Pre-SMA) in the macaque monkey'. The Journal of Comparative Neurology, 338, s. 114-140.

LUPPINO, G., MURATA, A., GOVONI, P., MATELLI, M. (1999), 'Largely segregated parieto frontal connections linking rostral intraparietal cortex (areas AlP and VIP) and the ventral premotor cortex (areas F5 and F4)'. Experimental Brain Research, 128, s. 181-187.

LURIJA, A.R. (1973), The Working Brain. Introduction to Neuropsychology. Penguin Books, Harmondsworth.

MACH, E. (1905), Knowledge and Error. Sketches on the Psychology of Enquiry. İngilizce çeviri: Reidel, Dordrecht 1967.

MACNEILAGE, P.F. (1998), 'The frame/content theory of evolution of speech production'. The Behavioral and Brain Sciences, 21, s. 499-511.

MAEDA, F., KLEINER-FISMAN, G., PASCUAL-LEONE, A. (2002), 'Motor facilitation while observing hand actions: specificity of the effect and role of observer's orientation'. Journal of Neurophysiology, 87, s. 1329-1335.

MAESTRIPIERI, D. (1996), 'Gestural communication and its cognitive implications in pigtail macaques (Macaca nemestrina)'. Behaviour, 133, s. 997-1022.

MARSHALL, J.F., HALLIGAN, P.W. (1988), 'Blindsight and insight in visuo-spatial neglect.' Nature, 311, s. 445-462.

MARTIN, A. WIGGS, C.L., UNGERLEIDER, L.G. Y, J.V (1 996), 'Neural correlates of category-specific knowledge'. Nature, 379, s. 649-652.

MASSARO, D. (1990), information-processing analysis of perception and action'. NEUMANN, O., PRINZ, W. (editörler), Relationship between Perception and Action: Current Approaches. Springer, Berlin, s. 133-166.

MATELLI, M., LUPPINO, G. (1998), 'Functional anatomy of human motor cortical areas'. BOLLER, F., GRAFMAN,]. (editörler), Handbook of Neurophysiology. Elsevier Science, Amsterdam, cilt. 11, s. 9-26.

MATELLI, M., LUPPINO, G., RIZZOLATTI, G. (1985), 'Patterns of tochrome oxidase activity in the frontal agranular cortex of the macaque monkey'. Behavioural Brain Research, 18, s. 125-136.

MATELLI, M., CAMARDA, R., GLICKSTEIN, M., RİZZOLATTI, G. (1986), effrent and efferent projections of the inferior area 6 in the macaque monkey'. The Journal of Comparative Neurology, 251, s. 291-298.

MATELLI, M., LUPPINO, G., RIZZOLATTI, G. (1991), Architecture of superior and mesial area 6 and of the adjacent cingulate cortex'. The Journal of Comparative Neurology, 311, s. 445-462.

MATSUMARA, M., KUBOTA, K. (1979), 'Cortical projection of hand-arm motor area om postarcuate area in macaque monkey: a histological study of retrograde transport of horseradish peroxidase'. Neuroscience Letters, 11, s. 241-246.

MEAD, G.H. (1907), 'Concerning animal perception'. Psychological Review, 14, s. 383-390.

MEAD, G.H. (1910) , 'Social consciousness and the consciousness of meaning: Psychological Bulletin, 7(12), 398, now also in Selected Writings: George Herbert Mead (1964), Editör: Andrew J. .Reck, p. 124.

MEAD, G.H. (1938), The Philosophy of the Act. Editörler: C.W. Morris, J.M. Brewster, A.M. Dunham, D. Miller, University of Chicago, Chicago (IL).

MEISTER, I.G., BOROOJERDI, B., FOLTYS, H., SPARING, R., HUBER, W., TOPPER, R. (2003), 'Motor cortex hand area and speech: implications for the development of language: Neurophysiologia, 41, s. 401-406.

MELTZOFF, A.N. (2002), 'Elements of a developmental theory of imitation'. PRINZ, W., MELTZOFF, A.N. (editörler), The Imitative Mind: Development, Evolution and Brain Bases. Cambridge Üniversitesi Yayınları, Cambridge, s. 191.

MELTZOFF, A.N., MOORE, M.K. (1977), 'Imitation offacial and manual gestures by human neonates'. Science, 1 98, s. 75-78.

MELTZOFF, A.N., MOORE, M.K. (1997), 'Explaining facial imitation: a theoretical model'. Early Development and Parenting, 6, s. 179-192.

MERLEAU-PONTY, M. (1945), Phenomenology of Perception. İngilizce çeviri: Routledge, Londra ve New York. 2002.

MESULAM, M.M., MUFSON, E.J. (1982a), 'Insula of the old world monkey. I. Architectonics in the insulo-orbito temporal component of the paralimbic brain'. The Journal of Comparative Neurology, 212, s. 1-22.

MESULAM, M.M., MUFSON, E.J. (1982b), 'Insula of the old world monkey. III. Efferent cortical output and comments on function'. The Journal of Comparative Neurology, 212, s. 38-52.

MILNER, A.D. (1987), 'Animal model for the syndrome of spatial neglect'. JEANNEROD, M. (editör), Neurophysiological and

Neuropsychological Aspects of Spatial Neglect. North-Holland, Amsterdam, s. 295-288.

MILNER, A.D., GOODALE, M.A. (1995), The Visual Brain in Action. Oxford Üniversitesi Yayınları, Oxford.

MOUNTCASTLE, B. (1995), 'The parietal system and some higher brain functions'. Cerebral Cortex, 5, s. 377-390.

MOUNTCASTLE, B., LYNCH, J.C, GEORGOPULOS, A., SAKATA, H., ACUNA, C. (1 975), 'Posterior parietal association cortex of the monkey: command functions for operations within extrapersonal space'. Journal of Neurophysiology, 38, s. 871-908.

MUAKKASSA, K., STRICK, P.L. (1979), 'Frontal lobe inputs to primate motor cortex: evidence for four somatotopically organized 'premotor' areas'. Brain Research, 177, s. 176-182.

MUFSON, E.J., MESULAM, M.M. (1982), 'Insula of the old world monkey. II. Afferent cortical output and comments on the claustrum'. The Journal of Comparative Neurology, 212, s. 23-37.

MURATA, A., GALLESE, V., KASEDA, M., SAKATA, H. (1996) , 'Parietal neurons related to memory-guided hand manipulation'. Journal of Neurophysiology, 75, s. 2180-2185.

MURATA, A., FADIGA, L., FOGASSI, L., GALLESE, V., RAOS, V., RIZZOLATTI, G. (1997), 'Object representation in the ventral premotor cortex (area F5) of the monkey'. Journal of Neurophysiology, 78, s. 2226-2230.

MURATA, A., GALLESE, V., LUPPINO, G., KASEDA, M., SAKATA, H. (2000), 'Selectivity for the shape, size and orientation of objects for grasping in neurons of monkey parietal area AlP'. Journal of Neurophysiology, 79, s. 2580-2601.

NELISSEN, K., LUPPINO G., VANDUFFEL,W., RIZZOLATTI, G., ORBAN, G.A. (2005), 'Observing others: multiple action representation in the frontal lobe'. Science, 14, 310, s. 332-336.

NISHITANI, N., HARI, R. (2000), 'Temporal dynamics of cortical representation for action'. Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America, 97, s. 913-918.

NISHITANI, N., HARI, R. (2002), 'Viewing lip forms: cortical dynamics'. Neuron, 36, s. 1211-1220.

PAGET, R. (1930), Human Speech. Keegan Paul, Londra.

PANDYA, D.N., SELTZER, B. (1982), 'Intrinsic connection sand architectonics of posterior parietal cortex in rhesus monkey'. The Journal of Comparative Neurology, 204, s. 196-210.

PASSINGHAM, R.E. (1993), The Frontal Lobe and Voluntary Action. Oxford Üniversitesi Yayınları, Oxford.

PASSINGHAM, R.E., TONI, I., RUSHWORTH, M. S. (2000), 'Specialisation within the prefrontal cortex: the ventral prefrontal cortex and associative learning'. Experimental Brain Research, 133, s. 103-113.

PENFIELD, W., FAULK, M.E. (1955), 'The insula: further observations on its function'. Brain, 78, s. 445-470.

PENFIELD, , RASMUSSEN, T. (1 950), The Cerebral Cortex of Man. A Clinical Study of Localization of Function, Macmillan, New York.

PERANI, D., CAPPA, S.F., BETTINARDI, V. (1995), 'Different neural systems for the recognition of animals and man-made tools'. Neuroreport, 6, s. 1637-1641.

PERRETT, D.I., ROLLS, E.T., CAAN, W. (1982), 'Visual neurons responsive to faces in the monkey temporal cortex'. Experimental Brain Research, 47, s. 329-342.

PERRETT, D.I., SMITH, P.A.J., POTTER, D.D., MISTLING, A.J., HEAD, A.S., MILNER, A.D., JEVES, M.A. (1984), 'Neurons responsive to faces in the temporal cortex: studies of functional organization, sensitivity to identity and relation to perception'. Human Neurobiology, 3, s. 197-208.

PERRETT, D.I., SMITH, P.A.J., POTTER, D.D., MISTLING, A.J., HEAD, A.S., MILNER, A.D., JEVES, M.A. (1985), 'Visual cells in the temporal cortex sensitive to face view and gaze direction'. Proceedings of Royal Society of London Series B Biological Sciences, 223, s. 293-317.

PERRETT, D.I., HARRIES, M.H., BEVAN, R., THOMAS, S., BENSON, P.J., MISTLIN, A.J., CHITTY, A.J., HIETANEN, J.K., ORTEGA, J.E. (1989), 'Frameworks of analysis for the neural representation of animate objects and actions'. Journal of Experimental Biology, 146, s. 87-1 13.

PERRETT, D.I., MISTLIN, A.J., HARRIES, M.H., CHITTY, A.J. (1990), 'Understanding the visual appearance and consequence of hand actions'. GOODALE, M.A. (editör), Vision and Action: The Control of Grasping. Ablex, Norwood, s. 163-180.

PETIT, J.-L. (1999), 'Constitution by movement: Husserl in light of recent neurobiological findings'. PETITOT, J., VARELA, F.J., PACHOUD, B., ROY, J.-M. (editörler), Naturalizing Phenomenology: Issues in Contemporary Phenomenology and Cognitive Science. Stanford Üniversitesi Yayınları, Stanford (CA), s. 220-244.

PETRIDES, M., PANDYA, D.N. (1984), 'Projections to the frontal cortex om the posterior parietal region in the rhesus monkey.' The Journal of Comparative Neurology, 228, s. 105-116.

PETRIDES, M., PANDYA, D.N. (1997), 'Comparative architectonic analysis of the human and the macaque frontal cortex: BOLLER, , GRAFMAN, J. (editörler), Handbook of Neuropsychology. Elsevier, Amsterdam, vol. 9, s. 1 7-58.

PHILLIPS, M.L., YOUNG, A.W, SENIOR, C., BRAMMER, M., ANDREW, C., CALDER, A.J., BULLMORE, E.T., PERRETT, D.I., ROWLAND, D., WILLIAM, S.C., vd (1997), specific neural substrate for perceiving facial expressions of disgust'. Nature, 389, s. 495-498.

PHILLIPS, M.L., YOUNG, A. , SCOTT, S.K., CALDER, A.J., ANDREW, C., GIAMPIETRO, V., WILLIAM, S.C., BULLMORE, E.T., BRAMMER, M., GRAY, J.A. (1998), 'Neural responses to facial and vocal expressions of fear and disgust'. Proceedings of Royal Society of London Series B Biological Sciences, 265, s. 1089-1817.

PIAGET, J. (1936), La naissance de l'intelligenze chez l'enfant. Delachaux et Niestle, Neuchatel.

PINKER, S. (1994), The Language Instinct. William Morrow & Company, New York.

POINCARE, J.-H. (1908) , Science and Method. İngilizce Çeviri: Routledge, Londra 1996.

POINCARE, J.-H. (1913), Dernieres pensees, Baskı: Ernest Flammarion, Paris.

PORTER, R., LEMON, R. (1993), Corticospinal Function and Voluntary Movement. Clarendon Press, Oxford.

PRINZ, (1987), 'Ideomotor action'. HEUER, H., SANDERS, A.F. (editörler), Perspectives on Perception and Action. Erlbaum, Hillsdale (NJ), s. 47-76.

PRINZ, W. (1990), common-coding approach to perception and action'. NEUMANN, 0., PRINZ, (editörler), Relationship between Perception and Action: Current Approaches. Springer, Berlin, s. 167-203.

PRINZ, W. (2002), 'Experimental approaches to imitation'. PRINZ, W., MELTZOFF, A.N. (editör), The Imitative Mind: Development, Evolution and Brain Bases. Cambridge Üniversitesi Yayınları, Cambridge, s. 143-162.

RIZZOLATTI, G. (2005), 'The mirror neuron system and imitation'. HURLEY, S., CRATER, N. (editörler), Perspectives on Imitation. From Neuroscience to Social Science. MIT Press, Cambridge (MA), cilt 1, s. 55-76.

RIZZOLATTI, G., ARBIB, M.A. (1998), 'Language within our grasp'. Trends in Neuroscience, 21, s. 188-194.

RIZZOLATTI, G., BERTI A. (1990), 'Neglect as a neural representational deficit'. Revue Neurologique, 146 (10), 624-634.

RIZZOLATTI, G., BERTI, A. (1993) 'Neural mechanisms of spatial neglect'. ROBERTSON, I.H., MARSHALL, J.C. (editörler), Unilateral Neglect: Clinical and Experimental Studies, 87 105, Taylor & Francis, Londra (İngiltere).

RIZZOLATTI, G., BUCCINO, G. (2005), 'The mirror neuron system and its role in imitation and language'. DEHAENE, S., DUHAMEL, J.-R., HAUSER, M.D., RIZZOLATTI, G. (editör), From Monkey Brain to Human Brain. A Fyssen Foundation Symposium. MIT Press, Cambridge (MA), s. 213-233.

RIZZOLATTI, G., CRAIGHERO, L. (2004), 'The mirror neuron system'. Annual Reviews of Neuroscience, 27, s. 169-192.

RIZZOLATTI, G., FADIGA, L. (1998), 'Grasping objects and grasping action meanings: the dual role of monkey rostroventral premotor cortex (area F5)'. BOCK, G.R., CODE, J.A. (editörler), Sensory Guidance of Movement. Novartis Foundation Symposium 218, John Wiley & Sons, Chichester (İngiltere), s. 269-284.

RIZZOLATTI, G., GALLESE, (1988), 'Mechanisms and theories of spatial neglect'. BOLLETT, F., GRAFMAN, J. (editörler), Handbook of Neuropsychology. Elsevier, Amsterdam, cilt 1, s. 223-246.

RIZZOLATTI, G., GALLESE, V. (1997), ' From action to meaning: a neurophysiological perspective'. PETIT, J.-L. (editör), Les neurosciences et la philosophie de l'action. Vrin, Paris, s. 2 1 7-229.

RIZZOLATTI, G., GENTILUCCI, M. (1988), 'Motor and visual-motor functions of the premotor cortex'. RAKIC, P., SINGER, (editörler), Neurobiology of Neocortex. John Wiley & Sons, Chichester (İngiltere), s. 269-284.

RIZZOLATTI, G., LUPPINO, G. (2001), 'The cortical motor system'. Neuron, 31, s. 889-901.

RIZZOLATTI, G., MATELLI, M. (2003), 'Two different streams form the dorsal visual stream: anatomy and functions'. Experimental Brain Research, 1 53, s. 146-157.

RIZZOLATTI, G., SCANDOLARA, C., GENTILUCCI, M., MATELLI, M. (1981a), 'Afferent properties of periarcuate neurons in macaque monkeys. I. Somatosensory responses'. Experimental Brain Research, 2, s. 125-146.

RIZZOLATTI, G., SCANDOLARA, C., MATELLI, M., GENTILUCCI, M. (1981b), 'Afferent properties of periarcuate neurons in macaque monkeys. II. Visual responses'. Experimental Brain Research, 2, s. 147-163.

RIZZOLATTI, G., MATELLI, M., PAVESI, G. (1983), 'Deficits in attention and movement following the removal of postarcuate (area 6) and periarcuate (area 8) cortex in macaque monkeys'. Brain, 206, s. 655-673.

RIZZOLATTI, G., GENTILUCCI, M., FOGASSI, L., LUPPINO, G., MATELLI, M., PONZONI MAGGI S. (1987), 'Neurons related to goal-directed motor acts in inferior area 6 of the macaque monkey'. Experimental Brain Research, 67, s. 220-224.

RIZZOLATTI, G., CAMARDA, R., FOGASSI, L., GENTILUCCI, M., LUPPINO, G., MATELLI, M. (1988), 'Functional organization of area 6 in the macaque monkey. II. Area F5 and the control of distal movements'. Experimental Brain Research, 71, s. 491-507.

RIZZOLATTI, G., RIGGIO, L., SHELIGA, B.M. (1 994), 'Space and selective attention'. UMILTA, C., MOSCHOVITCH, M. (editör), Attention and Performance X MIT Press, Cambridge (MA), s. 231-265.

RIZZOLATTI, G., FADIGA, L., GALLESE, V., FOGASSI, L. (1996a), 'Premotor cortex and the recognition of motor actions'. Cognitive Brain Research, 3, s. 131-141.

RIZZOLATTI, G., FOGASSI, L., MATELLI, M., BETTINARDI, V., PAULESU, E., PERANI, D., FAZIO, F. (1996b), 'Localization of grasp representations in humans by PET: 1. Observation versus execution'. Experimental Brain Research, 111, s. 246-252.

RIZZOLATTI, G., FADIGA, L., FOGASSI, L., GALLESE, V. (1997), 'The space around us'. Science, 277, s. 190-191.

RIZZOLATTI, G., LUPPINO, G., MATELLI, M. (1998), 'The organization of the cortical motor system: new concepts'. Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 106, s. 283-296.

RIZZOLATTI, G., FOGASSI, L., GALLESE, V. (1999a), 'Cortical mechanisms subserving object grasping and action recognition: a new view on the cortical motor functions'. GAZZANIGA, M.S. (editör), The Cognitive Neurosciences. 2a ed. MIT Press, Cambridge (MA), s. 539-552.

RIZZOLATTI, G., FADIGA, L., FOGASSI, L., GALLESE, V. (1999b), 'Resonance behaviors and mirror neurons'. Archives Italiennes de Biologie, 137, s. 83-99.

RIZZOLATTI, G., BERTI, A., GALLESE, V., (2000) 'Spatial neglect: neurophysiological bases, cortical circuits and theories'. BOLLER, F., GRAFMAN, J. (editörler), Hand book of Neurophysiology. 2a ed., Elsevier, Amsterdam, s. 503-537.

RIZZOLATTI, G., FOGASSI, L., GALLESE, V. (2001), 'Neurophysiological mechanisms underlying the under standing and imitation of action'. Nature Reviews Neuroscience, 2, s. 661-670.

RIZZOLATTI, G., FOGASSI, L., GALLESE, V. (2002a), 'Motor and cognitive functions of the ventral premotor cortex'. Current Opinion in Neurobiology, 12, s. 149-154.

RIZZOLATTI, G., FADIGA, L., FOGASSI, L., GALLESE, V. (2002b), 'From mirror neurons to imitation: facts and speculations'. MELTZOFF, A.N., PRINZ, W. (editörler), The Imitative Mind. Development, Evolution, and Brain Bases. Cambridge Üniversitesi Yayınları, Cambridge, s. 247-266.

ROWE, J.B., TONI, I., JOSEPHS, O., FRACKOWIACK, R.S., PASSINGHAM, R.E. (2000), 'The prefrontal cortex: response selection or maintenance within working memory: Science, 288, s. 1656-1660.

ROYET, J.P., ZALD, D., VERSACE, R., COSTES, N., LAVENNE, F., KOENIG, O., GERVAIS, R. (2000), 'Emotional responses to pleasant and unpleasant olfactory, visual and auditory stimuli: a positron emission tomography study'. Journal of Neuroscience, 20, s. 7752-7759.

ROYET, J.P., HUDRY, J., ZALD, D.H., GODINOT, D., GREGOIRE, M.C., LAVENNE, F., COSTES, N., HOLLEY, A. (2001),'Functional neuroanatomy of different olfactory judgements'. Neuroimage, 13, s. 506-5 19.

ROYET, J.P., PLAILLY, J., DELON-MARTIN, C., KAREKEN, D.A., SEGEBARTH, C. (2003), ' fMRI of emotional responses to odors: influence of hedonic valence and judgement, handedness, and gender'. Neuroimage, 20, s. 713-728.

ROZIN, R., HAIDT, J., MCCAULEY, C.R. (2000), 'Disgust'. LEWIS, M., HAVILAND-JONES, J.M. (editör), Handbook of Emotions. 2a ed., Guilford Press, New York, s. 637-653.

SAKATA, H., TAIRA, M., MURATA, A., MINE, S. (1995), 'Neural mechanisms of visual guidance of hand action in the parietal cortex of the monkey'. Cerebral Cortex, 5, s. 429-438.

SCHIEBER, M.H., POLIAKO A. (1998), 'Partial activation of the primary motor cortex hand area: effects of individuated movements'. Journal of Neuroscience, 18, s. 9038-9054.

SCHIENLE, A., STARK, R., WALKER, B., BLECKER, C., OTT, U., KIRSCH, P., SAMMER, G., VAITI, D. (2002), 'The insula is not specifically involved in disgust processing: an RI study'. Neuroreport, 13, s. 2023-2036.

SCHNEIDER, E.G. (1969), 'Two visual systems'. Science, 163, s. 895-902.

SCOTT, T.R., PLATA-SALAMAN, C.R., SMITH, V.L., GIZA, B.K. (1991), 'Gustatory neural coding in the monkey cortex: stimulus intensity'. Journal of Neurophysiology, 65, s. 76-86.

SELTZER, B., PANDYA, Y. (1994), 'Parietal temporal and occipital projections to cortex of the superior temporal sulcus in the rhesus monkey: a retrograde trace study'. The Journal of Comparative Neurology, 243, s. 445-463.

SEYAL, M., MULL, B., BHULLAR, N., AHMAD, T., GAGE, B. (1999), 'Anticipation and execution of a simple reading task enhance corticospinal excitability'. Nature Reviews Neuroscience, 2, s. 661-670.

SHIKATA, E., TANAKA, Y., NAKAMURA, H., TAIRA, M., SAKATA, H. (1996), 'Selectivity of the parietal visual neurons in 3D orientation of surface of stereoscopic stimuli'. Neuroreport, 7, s. 2389-2394.

SHOWERS, M.J.C., LAUER, E.W. (1961), 'Somatovisceral motor patterns in the insula. The Journal of Comparative Neurology, 117, s. 107-115.

SINGER, T., SEYMUR, B., O'DOHERTY, J., KAUBE, H., DOLAN, R.J., FRITH, C.D. (2004), 'Empathy for pain involves the affective but not the sensory components of pain'. Science, 303, s. 1 157-1 162.

SMALL, D.M., GREGORY, M.D., MAK, Y.E., GITELMAN, D., MESULAM, M.M., PARRISH, T. (2003), 'Dissociation of neural representation of intensity and affective valuation in human gustation'. Neuron, 39, s. 70 1-7 1 1 .

SPERRY, R.W. (1952), 'Neurology and the mind-brain problem'. American Scientist, 40, s. 291-312.

SPRENGELMEYER, R., RAUSCH, M., EYSEL, U.T., P UNTEK, H. (1998), 'Neural structures associated with recognition of facial expressions of basic emotions: Proceedings of Royal Society of London Series B Biological Sciences, 265, s. 1927-1931.

STEIN, J. (1992), 'The representation o f egocentric space in the posterior parietal cortex'. The Behavorial and Brain Sciences, 15, s. 691-700.

STERN, D.N. (1985), The interpersonal world of the infant. New York.

SWADESH, M. (1972), The Origin and Diversification of Language. Routledge & Kegan Paul, Londra.

TAIRA, M., MINE, S., GEORGOPULOS, A.P., MURATA, A., SAKATA, H. (1990), 'Parietal cortex neurons of the monkey related to the visual guidance of hand movement'. Experimental Brain Research, 83, s. 29-36.

TANIJ, J, (1994), 'The supplementary motor area in the cerebral cortex'. Neuroscience Research, 19, s. 251-268.

TANNE, J., BOUSSAOUD, D., BOYERZELLER, N., ROUILLER, E.M. (1995), 'Direct visual pathways for reaching movements in the macaque monkeys'. Neuroreport, 7, s. 267-272.

TANNER, J.E., BYRNE, R.W. (1996), 'Representation of action through iconic gesture in a captive lowland gorilla'. Current Anthropology, 37, s. 162-173.

TOBIAS, P.V. (1987), 'The brain of Homo habilis: a new level of organization in cerebral evolution'. Journal of Human Evolution, 16, s. 741-761.

TOKIMURA, H . , TOKIMURA, Y., OLIVIERO, A., ASAKURA, T., ROTHWELL, J.C. (1996), 'Speech induced changes in corticospinal excitability'. Annual of Neurology, 40, s. 628-634.

TOMASELLO, M., CALL, J, (1997), Primate Cognition. Oxford Üniversitesi Yayınları, Oxford.

TOMASELLO, M., CALL, J., WARREN, J., FROST, G.T., CARPENTER, M., NAGEL, K. (1997), 'The ontogeny of chimpanzee gestural signals: a comparison across groups and generations'. Evolution of Communication, 1, s. 223-259.

TREVARTHEN, C.B. (1968), 'Two mechanisms of vision in primates'. Psychologische Forschung, 31, s. 299-337.

UMILTA, M.A., KOHLER, E., GALLESE, V., FOGASSI, L., FADIGA, L., KEYSERS, C., RIZZOLATTI, G. (2001), 'I know what you are doing: a neurophysiological study'. Neuron, 32, s. 91-101.

UNGERLEIDER, L., MISHKIN, M. (1982), 'Two cortical visual systems'. INGLE, D.J., GOODALE, M.A., MANSFIELD, R.J.W. (editörler), Analysis of Visual Behavior. MIT Press, Cambridge (MA), s. 549-586.

VAN HOOF, J.A.R.A.M. (1962), 'Facial expressions in higher primates'. Symposium of the Zoological Society of London, s. 97-125.

VAN HOOF, J.A.R.A.M. (1967), 'The facial displays of the catarrhine monkeys and apes'. MORRIS, D. (editör), Primate Ethology. Weideneld & Nicholson, London, s. 7-68.

VISALBERGHI, E., FRAGASIY, D. (1990),'Do monkeys ape?'. PARKER, S.T., GIBSON K.R. (editör), 'Language' and Intelligence in Mon-

keys and Apes. Cambridge Üniversitesi Yayınları, Cambridge, s. 247-273.

VISALBERGHI, E., FRAGASZY, D. (2002), 'Do monkeys ape? Ten years a er'. DAUTENHAHN, K., NEHANIV, C. (editörler), Imitation in Animals and Artifacts, MIT Press, Boston (MA), s. 471-499.

VOLPE, B.T., LEDUOUX, J.E., GAZZANIGA, M.S. (1979), 'Information processing of visual stimuli in an "extinguished" field'. Nature, 282, p. 722.

VUILLEMIEUR, P., VALENZA, N., MAYER, E., REVERDIN, A., LANDIS, T. (1998), 'Near and far space in unilateral neglect'. Annals of Neurology, 43, s. 406-410.

VYGOTSKIJ, L.S. (1934), Thought and Language. MIT Press, Cambridge (MA) p 66.

WATKINS, K.E., STRAFELLA, A.P., PAUS, T. (2003), 'Seeing and hearing speech excites the motor system involved in speech production'. Neurophysiologia, 41, s. 989-994.

WEINRICH, M., WISE, S.P. (1982), 'The premotor cortex of the monkey'. Journal of Neuroscience, 2, s. 1329-1345.

WELFORD, A.T. (1968), Fundamentals of Skill. Methuen, Londra.

WICKER, B. , KEYSERS, C., PLAILLY, J., ROVET, J.P., GALLESE, , RIZZOLATTI, G. (2003), 'Both of us disgusted in my insula: the common neural basis of seeing and feeling disgust'. Neuron, 40, s. 655-664.

WISE, S., BOUSSAOUD, D., JOHNSON, B., CAMINITI, R. (1997), 'Premotor and parietal cortex: corticocortical connectivity and combinatorial computations'. Annual Reviews of Neuroscience, 20, s. 25-42.

WOHLSCHLAGER, A., GATTIS, M., BEKKERING, H. (2003), 'Action generation and action perception in imitation: an instance of ideomotor principle'. Philosophical Transactions of Royal Society of London Series B Biological Sciences, 358, s. 501-515.

WOOLSEY, C.N. (1958), 'Organization of somatic sensory and motor areas of the cerebral cortex'. HARLOW, H., WOOLSEY, C.N. (editör), Biological and Biochemical Bases of Behavior. University of Wisconsin Press, Madison (WI) s. 63-81.

WOOLSEY, C.N., SETTLAGE, P.H., MEYER, D.R., SENCER, , PINTO HAMUY, T., TRAVIS, A.M. (1952), 'Patterns of localization in precentral and 'supplementary' motor areas and their relation to the concept of a premotor area: Research publications - Association for Research in Nervous and Mental Disease, 30, s. 238-264.

WUNDT, W. (1916), Elements of Folk Psychology. Engl. Trans. MacMillan, New York 1921.

YAXLEY, S., ROLLS, E.T., SIENKIEWICZ, Z.J. (1990), 'Gustatory responses of single neurons in the insula of macaque monkey'. Journal of Neurophysiology, 63, s. 689-700.

YOKOCHI, H., TANAKA, M., KUMASHIRO, M., IRIKI, A. (2003), 'Inferior parietal somatosensory neurons coding face-hand coordination in Japanese macaques'. Somatosensory & Motor Research, 20, s. 1 15-125.

ZAHN-WAXLER, C., RADKE-YARROW, M., WAGNER, E., CHAPMAN, M. (1992), 'Development of concern of others'. Developmental Psychology, 28, s. 126-136.

ZALD, D.H. (2003), 'The human amygdala and the emotional evaluation of sensory stimuli'. Brain Research Reviews, 41, s. 88-123.

ZALD, D.H., PARDO, J.V. (1997), 'Emotion, olfaction, and the human amygdala: amygdale activation during aversive olfactory stimulation'. Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America, 94, s. 4119-4124.

ZALD, D.H., PARDO, J. (2000), 'Functional neuroimaging of the olfactory system in humans'. International Journal of Psychophysiology, 36, s. 165-181.

ZALD, D.H., DONNDELINGER, M.J., PARDO, J. (1998a), 'Elucidating dynamic brain interactions with across subjects correlational analyses of positron emission tomographic data: the functional connectivity of the amygdala and orbitofrontal cortex during olfactory tasks'. Journal of Cerebral Blood Flow Metabolism, 18, s. 896-905.

ZALD, D.H., LEE, J.T., FLUEGEL, K.W., PARDO, J.V. (1998b), Aversive gustatory stimulation activates limbic circuits in humans'. Brain, 121, s. 1 143-1 154.

ZIPSER, D., ANDERSEN, R.A. (1988), 'A back propagation programmed network that simulates response properties of a subset of posterior parietal neurons'. Nature, 331, s. 679-684

DİZİN

agranular frontal korteks 17, 25, 31
alanları 7, 14, 17, 18, 19, 23, 24, 25, 26, 44, 58, 59, 60, 64, 65, 66, 67, 113, 114, 121, 142, 145, 151, 171, 175
amigdala 169
anterior motor alanlar 24, 27
arabeyin 142
Arbib, Michael 9, 144
arkuat sulkus 22
ayna nöronlar 11, 80, 81, 86, 91, 92, 93, 101, 112, 124, 133, 134, 153
azalan bağlantılar 24

bağlam koşulları 122
bakışların yönü 97
bebekler 73, 74, 165
beden diliyle diyalog 139
beden hareketleri 85, 89, 90, 124, 140, 143, 147, 157, 158, 160, 163
Berthoz, Alain 59
beyin görüntüleme araştırmaları 119, 120, 167
beyin sapı 142
Brodmann, Korbinian 17
Brook, Peter 7, 11, 14
Buccino, Giovanni vd. 9, 117, 118, 119, 125, 134, 146, 147, 148, 149, 150, 158
Byrne, Richard 133

Calder, Andrew J. vd. 168, 170
Calvo-Merino, Beatriz vd. 126
Campbell, Alfred Walter 117
Capoeira, fMRI araştırması 126, 127
Changeux, Jean-Pierre ve Ricoeur, Paul 57
Cheney, Dorothy ve Seyfarth, Robert 140, 141
Cochin, Stephanie vd. 113
Condillac, Etienne Bonnot de 143
Corballis, Michael 143, 144
Cowey, Alan vd. 68
çağrılar 141

Damasio, Antonio vd. 171, 172, 173
Darwin, Charles 137, 162, 163, 164
De Renzi, Ennio 49
di Pellegrino, Guiseppe vd. 68, 80, 82, 95

ekopraksi 136
empati 8, 174
eylemin akışkanlığı 107

F1 21, 24, 25, 27, 32, 33, 43
F4 22, 23, 24, 25, 58, 59, 60, 61, 62, 63, 64, 65, 66, 67, 68, 69, 70, 72, 74, 75, 76, 77, 184, 192
F5 22, 23, 24, 25, 27, 33, 34, 35, 36, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 51, 52, 53, 54, 55, 56, 58, 69, 77, 80, 81, 85, 90, 91, 92, 95, 96, 97, 98, 99, 100, 101, 102, 103, 117, 142, 144, 192, 194, 197, 198
Fadiga, Luciano vd. 9, 114, 158, 159
Fogassi, Leonardo, vd. 9, 32, 41, 42, 59, 60, 62, 64, 75, 92, 104, 107, 109, 110, 111, 122, 137
Francesca 76
frontal lob 21, 44

Gastaut, Henri 113
geçişli eylemler 117, 119
geçişsiz eylemler 114
Gentilucci, Maurizio 9, 33, 36, 58, 60, 65, 155, 156
Gibson, James 43, 157
Goodale, Melvyn 46, 47, 48, 49, 50, 51
Goodale, Melvyn ve Milner, David 46, 47, 48, 49, 50, 51
görsel alanlar 16, 126
görsel reseptif alanlar 64
Greenwald, Anthony G. 130

Halligan, Peter W. 67, 68, 77, 79
Halligan, Peter W. ve Marshall, John C. 67, 68, 77, 79
Hari, Riitta 113, 131
Henneman, Elwood 21
Homo erectus 153
Homo habilis 153, 201

Iacoboni, Marco vd. 7, 9, 120, 121, 122, 123, 130, 132, 133, 145
Iriki, Atsushi vd. 76, 77
ideomotor yetkinlik 130
iğrenme 151, 152, 161, 162, 163, 164, 165, 166, 168, 169, 170, 171
iletim alanları 17, 24
iletişim 14, 31, 85, 86, 87, 88, 89, 90, 126, 138, 139, 140, 141, 142, 143, 144, 153, 154, 155, 157, 158, 160, 175
inferior parietal lob (IPL) 25, 44, 70, 105, 108
İnsan ve Hayvanlarda Duyguların İfadesi 162
insula (Reil'in) 166, 169, 171, 173, 190, 191, 195, 199, 200, 202, 203
işitsel alanlar 17, 18
işlevsel manyetik rezonans görüntüleme 115

James, William 129, 173
Jeannerod, Marc 9, 35, 47, 55, 56, 94, 95

kanonik nöronlar 80
Kohler, Evelyn vd. 99, 102
koordinat sistemleri 66
korkunun tanınması 170
Krolak-Salmon, Pierre vd. 168

lateral intraparietal alan (LIP) 26, 65
lateral sulkus 20
Liberman, Alvin 138, 158
Lotze, Hermann 129
Lurija, Alexandr Romanovic 111

Mach, Ernst 70, 78
MacNeilage, Peter 143, 144
magnetoensefalografi (MEG) 113
maymunlar 21, 34, 41, 64, 80, 114, 119
Mead, George Herbert 55, 139, 193
mekanik 2
Meltzhoff, Andrew 137
Merleau-Ponty, Maurice 56, 78, 123, 124
Milner, David 46, 47, 48, 49, 50, 51
Mishkin, Mortimer 46, 47, 48, 49, 50
motor eylemler 12, 44, 52, 71, 73, 80, 81, 82, 92, 108, 124, 131, 136, 156
motor eylemlerin sözlüğü 52, 96
motor sistem 21, 23, 66, 79, 112
motor takviye 52
Murata, Akira vd 36, 38, 40

Nishitani, Nobuyaki 131

olanaklılık 43, 44
orbicularis oris kası 159
ortak temsil 130
orta presantral korteks 117

Paget, Richard 154
parietal lob 25, 44, 58, 70, 105, 108
Paus, Tomas M. vd. 159
Penfield, Wilder 17, 19, 30, 168

Perrett, David I. vd. 90, 97, 167
Phillips, Mary vd. 168
Piaget, Jean 73
Pinker, Stephen 141, 160
potansiyel motor eylemler 44, 73
prefrontal lob 18, 21, 25, 44, 91
premotor ventral korteks 22
Prinz, Wolfgang vd. 129
"proto-dil" 154

Ralph Adolphs 168
Ramachandran, Vilayanur S. Vd 7, 113
retina koordinatları 61
rolü 17, 65, 84, 127, 140, 169

santral sulkus 20, 22
Sataka, Hideo vd. 39
seslendirmeler 140, 165
Silvius, fisürü 18, 22, 142, 166
simiunculi 19, 23
Singer, Tania vd 171, 173
singulat korteks 25, 29, 142
Sperber, Leo 127
Sperry, Roger 56
superior parietal lob (SPL) 25
Swadesh, Morris 155

taklit 14, 31, 87, 91, 92, 95, 120, 128, 129, 131, 132, 133, 134, 135, 136, 138, 144, 149, 150, 153, 154, 175
taklit davranışı 136
taklitle öğrenme 135
temporal lob 44, 166
tımarlama 90
tiyatro 7, 11

Ungerleider, Leslie 46, 47, 48, 49, 50
uyum 16, 55, 80, 89, 90, 93, 133, 139, 165
uzanma 16, 32, 64, 69, 92, 97, 105, 140

V6 49, 50, 185
ventral intraparietal alan 26
VIP-F4 devresi 67
viseromotor entegrasyon 173
Vygotskij, Lev 140

Wicker, Bruno vd 151, 152, 169, 173, 174
Woolsey, Clinton 17, 18, 19, 21, 23, 30
Wundt,Wilhelm 143