

UDK: 611.813 : 159.9.019.4	Godišnjak za psihologiju, vol 4, No 4-5., 2006, pp. 19-40	ISSN 1451-5407
-------------------------------	--	----------------

Andelka Hedrih²

Doktorant-stipendista Ministarstva za nauku i zaštitu životne sredine
republike Srbije

Milkica Nešić

Institut za fiziologiju,
Medicinski fakultet,
Niš

FUNKCIONALNA ASIMETRIJA HEMISFERA - BIHEVIORALNI ASPEKTI

Apstrakt

Za pravilno funkcionisanje mozga neophodne su obe hemisfere. Pojedine funkcije bolje obavlja desna, a pojedine bolje leva hemisfera. Ova pojava poznata je kao funkcionalna asimetrija mozga. Brojni faktori mogu uticati na ovu pojavu. U radu se sistematizuju rezultati dosadašnjih istraživanja u oblasti funkcionalne asimetrije moždanih hemisfera. Postoje brojne teorije o njenom poreklu (genetska, morfološka, psihološka, bihevioralna), koje razmatraju različite faktore od značaja (genetska struktura, sredina – prenatalna i postnatalna, anatomske razlike, hormoni, pol). Predstavljene su neke od najznačajnijih istraživačkih metoda i postupaka koji se koriste u istraživanjima fenomena lateralizacije moždanih funkcija – Vada (Wada) test, Navonova slova, eksperimenti na podeljenom mozgu. Prikazani su nalazi koji govore u prilog postojanja razlika u funkciji između hemisfera u pogledu kontrole motornih funkcija, vizuelne pažnje, vizuelnog traženja, opažanja oblika, opažanja prostornih odnosa, opažanja predatora, načina obrade slušnih, olfaktivnih, taktilnih i nociceptivnih informacija.

Ključne reči: hemisfere mozga, funkcionalna asimetrija, ponašanje

² handjelka@hm.co.yu

Uvod

Mozak je jedini organ koji ispoljava funkcionalnu asimetriju ili lateralizaciju. Nekada se pod funkcionalnom asimetrijom mozga podrazumevalo da je svaka hemisfera mozga zadužena za posebne funkcije koje se samo u njoj obavljaju. Takav koncept je danas napušten i smatra se da u obavljanju zadataka učestvuju obe hemisfere, ali da je jedna hemisfera dominantnija za određene funkcije ili različite aspekte iste funkcije (*Kosslyn i sar, 1999*).

Funkcionalna asimetrija hemisfera postoji u obradi vizuelnih, auditivnih, jezičkih, emocionalnih – verbalnih i neverbalnih, olfaktivnih, taktilnih i nociceptivnih informacija.

Prvi značajni podaci o lateralizaciji hemisfera datiraju od pronalaska Brokinog polja samo u levoj hemisferi, čije oštećenje izaziva motornu afaziju, i Wernikeovog polja takođe samo u levoj hemisferi, čije oštećenje izaziva senzornu afaziju (*Guyton, 1996*). Postoje različite podele specijalizacije hemisfernih funkcija. Smatra se da je leva hemisfera uspešnija pri obradi jezičkih informacija i govora, dok je desna uspešnija pri obradi neverbalnih i vizuelno-prostornih informacija. Postoji razlika u načinu obrade informacija između dve hemisfere. Leva hemisfera informacije obrađuje sekvencijalno, a desna simultano. Leva hemisfera je "logična", dok je desna "umetnička". Leva hemisfera opaža detalje, pa se ističe da je ona analitična, dok desna opaža celinu, pa se ističe da je ona sintetička. Takođe, desna hemisfera ima važniju ulogu u prepoznavanju likova (Tabela 1).

Tabela 1. Lateralizacija moždanih funkcija

LEVA HEMISFERA	DESNA HEMISFERA
govor, verbalne sposobnosti	neverbalne, vizuelno prostorne sposobnosti
sekvencijalna obrada informacija	paralelna obrada informacija
logička, analitička	muzika, umetničke sposobnosti, sposobost crtanja (boja, oblik)
opažanje detalja	opažanje celine (geštalt)
racionalna	emocionalna
naučna	umetnička
	prepoznavanje likova

Poreklo funkcionalne asimetrije

Postoje različite teorije o nastanku funkcionalne asimetrije hemisfera, kao što su genetska, morfološka, psihološka, bihervioralna. Moguće je objediniti ove teorije. Naime, postoje eksperimentalni dokazi koji potvrđuju da asimetrična genetska ekspresija uslovljava asimetriju u morfologiji koja može sama za sebe ili sa asimetričnom genetskom ekspresijom dovesti do funkcionalne asimetrije (*Concha, 2004*). Polni hormoni takođe utiču na funkcionalnu asimetriju hemisfera. Gešvind i Galaburda (*Geschwind i Galaburda, 1987*) su pretpostavili da je testosteron glavni faktor koji je odgovoran za varijacije u lateralizaciji hemisfera, kako prenatalno tako i postnatalno. Nivo testosterona u različitim periodima života ima značaja za razvoj jezika. Odsustvo svetla ima uticaja na pinealnu žlezdu, što može uzrokovati smanjenu produkciju testosterona. Sezonske varijacije testosterona (viši nivoi u letnjim mesecima u odnosu na zimske) i migracija iz ekvatorijalnih oblasti u evropske, azijske predele, odnosno dalje od ekvatora, može uzrokovati veću lateralizaciju mozga kao posledicu varijacije nivoa testosterona (*Lehman i Bernsten, 1999*).

Seksualni dimorfizam hipotalamičkog jedra kod jedne vrste ptica može se objasniti prenatalnim uticajem testosterona i genetski programirane apoptoze. Ovo jedro je veće u mužjaka i ima uticaja na specifičnu vokalizaciju mužjaka u periodu parenja. Egzogeno dat testosteron ženkama dovodi do anatomskih i funkcionalnih promena u ovom jedru karakterističnih za mužjake (*Lehman i Bernsten, 1998*).

Istraživanja transseksualaca pokazala su da prenatalno delovanje polnih hormona može promeniti funkcionalnu asimetriju oba pola i polni identitet (*Herman-Jelinska i sar, 2002*).

Prostorne sposobnosti variraju sa dnevnim i sezonskim varijacijama koncentracija cirkulišućeg testosterona. Viši nivo testosterona kod muškaraca je udružen sa boljim prostornim sposobnostima u odnosu na osobe ženskog pola, ali veći nivoi testosterona od uobičajnih smanjuju prostorne sposobnosti (primer "supermena" i asocijalnih, agresivnih muškaraca). Suplementacija testosterona kod starijih, androgen deficitarnih muškaraca selektivno povećava prostorne sposobnosti, međutim nema uticaja na obavljanje kognitivnih zadataka (*Hampson i Moffat, 1994*). Estrogen ima uticaja na razvoj mozga kod muškog fetusa, ali nema uticaja na razvoj mozga kod ženskog fetusa, jer estrogen koji proizvode fetalni ovarijum vezuje alfa fetoprotein tako da on ne dospeva do mozga (*Small i Hoffman, 1994*). Novija istraživanja pokazuju da visok nivo prenatalnog

testosterona povećava prostorne sposobnosti kod devojčica ali ne i kod dečaka.

Osobe ženskog pola su uspešnije od osoba muškog pola u jezičkim zadacima, ali su manje efikasne na testovima vizuelno-prostornih sposobnosti. Osobe ženskog pola češće koriste desnu hemisferu za obradu emocija nego za vizuelno-prostorne sposobnosti. Neki autori smatraju da je lateralizacija funkcija izraženija u osoba muškog pola (*Walker, 1980*).

Lateralizacija moždanih funkcija može biti uslovljena kulturom. Transkulturalna studija koja je rađena na američkim i japanskim studentima pokazala je da postoje razlike u lateralizaciji moždanih hemisfera. Japanski studenti za iste zadatke češće koriste desnu hemisferu, oslanjajući se na osećaj, dok američki studenti češće koriste levu hemisferu oslanjajući se na logiku i statističke podatke (*Hiser i Kobayashi, 2003*).

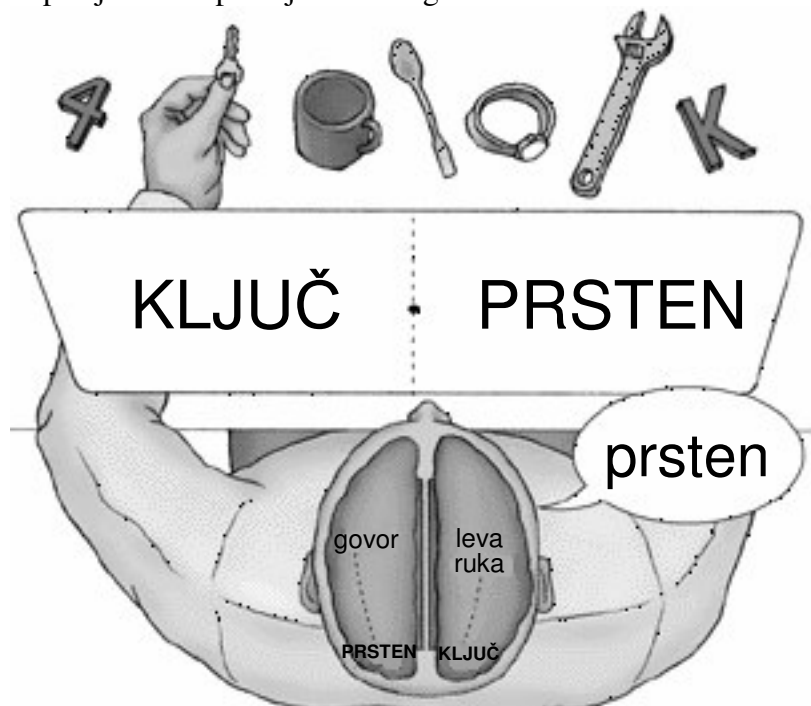
Metode istraživanja funkcionalne specijalizacije hemisfera

Metode kojima se ispituje funkcionalna specifičnost hemisfera mogu se podeliti na: neuroimidžing metode, ispitivanje osoba sa "podeljenim mozgom", ispitivanje ponašanja normalnih osoba i neurobiohemijska ispitivanja.

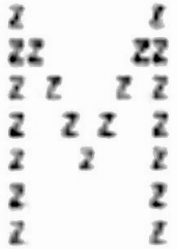
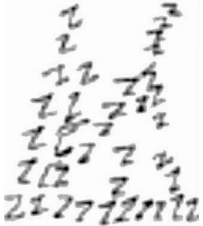

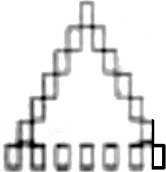
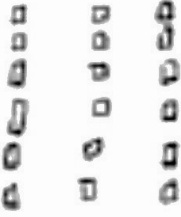

Primer za ispitivanje funkcionalne asimetrije hemisfera farmakološkom inhibicijom jedne hemisfere je Wada test (Wada). Rodžer Speri (Roger Sperry), dobitnik Nobelove nagrade 1981. godine i Mišel Gazaniga (Michael Gazzaniga) su bili prvi naučnici koji su izveli eksperimente sa ispitanicima kojima je u terapijske svrhe presečen *corpus callosum*. Ovi eksperimenti su, prema efektima koje su pokazali, nazvani eksperimenti na "podeljenom mozgu". Postoje različiti tipovi ovih eksperimenata. Po pravilu osoba sedi, sa pogledom fiksiranim u centar vidnog polja. Zatim se kratko projektuje slika predmeta u desno vidno polje. Od osobe se traži da kaže šta je videla. Kako informacije iz desnog vidnog polja idu u levu hemisferu (gde se nalazi centar za imenovanje predmeta) osoba će tačno odgovoriti. Ako se slika pojavi u levom vidnom polju, impulsi se prenose u desnu hemisferu (ne mogu da pređu u levu jer je *corpus callosum* presečen), osoba ne zna šta je videla, ali može da uzme predmet levom rukom (slika 1). Postoje brojne varijacije ovog eksperimenta. Drugi tipični eksperiment koristi himerične figure (npr. jedna polovina lica je muški lik, a druga ženski). Kada osoba kojoj je presečen *corpus callosum* treba da pokaže figuru ona pokazuje figuru u levom vidnom polju, ali kada treba da kaže pol, izgovara onu koja je eksponirana u

desnom polupolju. Ukoliko treba samo da je prepozna ona će to učiniti desnom hemisferom.

Slika 1. Eksperiment za ispitivanje funkcionalne asimetrije hemisfere pacijenta sa «podeljenim mozgom»



Jedan od testova za ispitivanje funkcionalne asimetrije hemisfera su i Navonova slova (ili figure).

	Ciljni stimulus	Crtež pacijenta sa oštećenjem DH	Crtež pacijenta sa oštećenjem LH
Lingvistički stimulus			
Nelingvistički stimulus			

Slika 1. Eksperiment za ispitivanje funkcionalne asimetrije hemisfere pacijenta sa «podeljenim mozgom» Navonov test: DH-desna hemisfera, LH-leva hemisfera; leva hemisfera je efikasnija u opažanju detalja, desna hemisfera je efikasnija u opažanju celine

Navonova slova (figure) predstavljaju test za ispitivanje uspešnosti hemisfere u opažanju celine, tj. detalja vizuelnog stimulusa. Prvi ih je primenio David Navon 1977. godine. Velika slova se sastoje od većeg broja manjeg, ali drugog slova. Na primer slovo M čine mala slova Z ili slovo H čine mala slova B. Leva hemisfera je efikasnija u opažanju detalja, dok je desna efikasnija u opažanju celine. Navonova slova se pokazuju osobama sa oštećenjem desne, odnosno leve hemisfere. Osobe sa oštećenjem desne hemisfere crtaju detalje (slovo Z) jer koriste levu hemisferu, dok su osobe sa oštećenjem leve hemisfere efikasnije u uočavanju celine (crtaju slovo M), jer informacije obrađuju desnom hemisferom (slika 2). Rezultati testa su isti, bez obzira da li se radi o lingvističkim ili nelingvističkim znacima.

Neuroanatomske razlike hemisfera

Moždane hemisfere se razlikuju u nekim svojim anatomskim karakteristikama, što bi mogao biti osnov za funkcionalne razlike (*Kosslyn i sar, 1999*). Anatomaska asimetrija moždanih hemisfera se javlja i kod ljudi i kod životinja (kičmenjaka). Kod čoveka ona postoji još u fetalnom mozgu na sredini perioda gestacije, a po najnovijim istraživanjima i mnogo ranije. Uz pomoć specijalnog trodimenzionalnog ultrazvuka ustanovljeno je da fetus star 12 nedelja može da se protegne, pomera nožice; u 18-oj nedelji može da otvori oči; od 26 nedelje ispoljava tipično ponašanje kao i svaka beba uključujući i grebanje, smeh, plač, štucanje i sisanje (*Hepper i sar, 1998*). Po istraživanjima na zdravim dešnjacima, anatomaska asimetrija se ogleda u različitoj veličini planuma temporale - levi je veći (*Geschwind i Levitsky, 1968*), asimetriji temporoparijetalne oblasti – veća na levoj strani, asimetriji area 44 i 45 u frontalnom operkulumu, u orijentaciji Hešlovih (Heschl) vijuga i Silvijeve (Sylvi) fisure. Postoji asimetrija levog okcipitalnog roga bočne moždane komore (levi je veći) kako u dešnjaka (60%) tako i u levaka (38%). Kod levaka se češće sreće simetrija ove regije. Anatomaska asimetrija se može javiti i na ćelijskom nivou. Imunohistohemijskim ispitivanjem parvalbumin pozitivnih neurona u asimetričnim regijama mozga pacova ustanovljeno je da je njihova gustina veća u hemisferi koja je veća (*Kosslyn i sar, 1999*). Postoji razlika u veličini ćelija i broju sinaptičkih veza, ćelijska tela neurona su veća na desnoj strani; postoje mikroanatomske razlike u Vernikeovoj (Wernike) i Brokinjoj (Brocca) regiji, kao i u drugim regijama mozga. Slična anatomaska asimetrija Silvijeve brazde koja postoji kod čoveka nađena je i kod šimpanze, orangutana i babuna, ali ne i kod makaki majmuna. Kod kitova, delfina i narvala prisutna je asimetrija lobanje. Kod jedne vrste američkih pacova nađena je samo asimetrija talamusa, ne i drugih regija mozga (*Walker, 1980*).

Funkcionalna asimetrija hemisfera za različite funkcije

Lateralizacija motornih funkcija

Leva hemisfera kontroliše motoriku desne ruke, a desna hemisfera motoriku leve ruke. Dominantnom rukom se smatra ona koja se češće koristi i koja je brža i preciznija pri obavljanju manuelnih zadataka. Prema ovoj definiciji osoba može biti levak, dešnjak ili ambidekster (podjednako

vešto koristi obe ruke). Leva hemisfera koordinira fine pokrete palca i prstiju desne šake omogućavajući preciznost i brzinu. Među osobama ženskog pola ima više dešnjaka nego među osobama muškog pola (*Walker, 1980*).

Najnovije studije pokazuju da se može predvideti da li će dete biti dešnjak ili levak, ne u trećoj godini kao što se dosad mislilo, već čak u 10oj – 15oj nedelji intrauterinog života. Naime, u desetoj nedelji intrauterinog života dete maše ručicom, a u 15oj sisa palac. Onu ruku koju tada češće koristi, najverovatnije će više koristiti i postnatalno. S obzirom da u ovom periodu mozak nema voljnog uticaja na pokrete ekstremiteta postoji mogućnost da rana asimetrija u aktivaciji gena uzrokuje ovu razliku, a da ona dalje utiče na učvršćivanje lateralizacije kada je u pitanju upotreba jedne ruke u obavljanju svakodnevnih aktivnosti (*McCartney i Hepper, 1999*).

Najčešće je upotreba jedne ruke povezana sa lateralizacijom jezičkih sposobnosti u kontralateralnoj hemisferi. Strana koja se češće koristi obično je jače razvijena, što je evidentno kod dešnjaka. Kod levaka su strane tela najčešće simetrične. Motorna kora koja kontroliše dominantnu stranu je za oko 7% veća od one druge (*Pulves, 1994*). Ne zna se da li veća regija uslovljava brži razvoj preferirane strane ili češća upotreba jedne strane dovodi do veće razvijenosti odgovarajućeg dela mozga. Najverovatnije je da se radi o međusobnom uticaju.

Istraživanja (*Tan, 1990*) pokazuju da je spretnost muškaraca da koriste desnu ruku povezana sa višim nivoima testosterona, dok je kod žena niži nivo testosterona povezan sa manjom veštinom upotrebe desne ruke. Istraživanjima drugih autora pak, pokazuju da je nivo testosterona u pljuvački niži kod levaka nego kod dešnjaka (*Moffat i Hampson, 1993*, prema <http://www.neoteny.org>). Viši prenatalni nivoi testosterona su bili udruženi sa izraženijom upotrebom desne ruke i desnog oka kod devojčica pri različitim tekstualnim zadacima (*Grimshaw i sar, 1993*, prema <http://www.neoteny.org>). Neka istraživanja su, međutim, pokazala da viši nivoi testosterona nisu udruženi sa manjom dominacijom leve hemisfere (*Forget i Cohen, 1994*).

Kako se morfološka asimetrija javlja još prenatalno, uslovljena asimetričnom aktivacijom gena, pretpostavlja se da je preferencija upotrebe ekstremiteta jedne strane genetski kontrolisana i sačuvana tokom evolucije (*Ryan i sar, 1998*). Pored uticaja nasleđa na razvoj preferencije upotrebe jedne strane utiče i sredina. Naime, poznato je da kod otežanih porođaja može genetski dominantna strana, npr. desna, da zakasni u razvoju (zbog

lakog oštećenja dela hemisfere koji je za nju odgovoran) i da poveća verovatnoću da osoba bude levak (*Liederman i Coryell, 1982*). Školska sredina vrlo često od levaka zahteva da pišu desnom rukom, pa ona to i nauče. Takve osobe mogu da pišu desnom rukom a da za ostale aktivnosti koriste levu.

Osim čoveka i drugi kičmenjaci (sisari, ptice, vodozemci) pokazuju sklonost za češću upotrebu desne ili leve strane tela (*Bisazza i sar, 1996*). O lateralizaciji motoričkih funkcija kod životinja podaci su uglavnom dobijeni na pacovima, majmunima i mačkama. Zanimljivo je jedno istraživanje iz 1938 godine (Friedman i Davis, 1938 po Walker, 1980) koje je pokazalo da primerci nekoliko različitih vrsta papagaja radije levom nogom drže hranu. Većina ostalih istraživanja fokusirala se na preferenciju prednjih udova. Tako, istraživanja na pacovima pokazala su da postoji snažna preferencija jednog od prednjih udova (korišćeni su zadaci hvatanja hrane, gde pacov treba prednjim šapama da dohvati hranu), da je ta preferencija veoma snažno izražena i to čak toliko da dolazi do izražaja i kada se preferirani ud blokira, da je broj pacova koji preferiraju levu odnosno desnu šapu otprilike podjednak, ali da manje od 10% pacova podjednako koristi obe šape. Takođe se pokazalo da ta preferencija nije univerzalna, već da zavisi od zadatka tj. moguće je da isti pacov za jedan zadatak preferira jednu šapu, a za drugi drugu. I konačno, ispitivanje je pokazalo da selektivnim uzgajanjem nije moguće promeniti proporcije pacova koji preferiraju različite šape. Ovaj poslednji nalaz je potvrđen i u kasnijim istraživanjima iz čega se može zaključiti da je proces koji dovodi do preferencije određene šape slučajnog karaktera. Preferencije prednjih ekstremiteta kod majmuna uglavnom zavise od zadatka i nema previše dokaza da se mogu smatrati konstitucionalnim i analognim preferencijama šake kod ljudi. Neka druga istraživanja su pokazala da još veći procenti majmuna pokazuju preferencija za korišćenje obe, umesto samo jedne ruke.

Drugi istraživači su slične nalaze dobili na vrsti australijskih oposuma (51% češće koristi desnu, 45% levu, a 4% podjednako koristi obe šape). Neka druga istraživanja su donekle ovu hipotezu dovela u pitanje, jer se pokazalo da određeni procenat miševa ipak preferira određenu šapu čak i kada ih sredinski uslovi primoravaju da nauče da koriste suprotnu šapu. Ovaj procenat se pokazao još većim kod oposuma koji u velikoj većini nisu menjali preferenciju šape čak ni u situacijama kada im je preferirana šapa bila potpuno onesposobljavana lezijama mozga ili odgovarajućim injekcijama (u eksperimentima sa pacovima je korišćena samo sredina prilagođena korišćenju jednog određenog uda, što je čak slabiji pritisak za

promenu preferencije). Ovi rezultati na oposumima još snažnije govore protiv hipoteze o sredinskim faktorima i učenju, pogotovo kada se ima u vidu podatak da je kod nekih oposuma jaka anatomsko asimetrija u oblasti talamusa. Istraživanja na mačkama su pokazala da je i tu moguće identifikovati jedinke sa stabilnim preferencijama jedne šape, ali je ovde procenat ambideksternih bio najveći (oko polovina).

Istraživanja su utvrdila postojanje određene farmakološke asimetrije nigrostriatalnih motornih puteva kod normalnih životinja. Otkriveno je npr. da kada se unište subkortikalne bazalne ganglije ili druge strukture ekstrapiramidalnog puta jedne hemisfere pacovi počinju da se vrte u krug i to uvek u smeru oštećenja, a okretanje se pojačava administracijom amfetamina. Takva okretanja se mogu indukovati i kod zdravih miševa administracijom amfetamina, ali životinje pokazuju preferenciju za okretanje u jednu ili drugu stranu. Podaci koji su prilog konstitucionalnosti preferencije za jednu stranu su npr. istraživanja koja su pokazala da ajkule preferiraju jednu stranu prilikom parenja, da slonovi imaju jasnu preferenciju za jednu kljovu (jedna je uvek više istrošena) itd.

Generalno, ni kod jedne vrste sisara ne postoji preferencija jednog ili drugog uda koja je karakteristična za celu vrstu. To znači postoje jedinke koje više preferiraju jedan i jedinke koje više preferiraju drugi ud, ali ne postoji vrsta koja generalno preferira desnu ili levu šapu.

Funkcionalna asimetrija u obradi vizuelnih informacija

Vizuelna pažnja

Pacijenti sa podeljenim mozgom nisu u stanju da integrišu vizuelne informacije iz oba vizuelna polja (*Kosslyn, 1999*). Prostorna pažnja može biti usmerena, ali ne i podeljena između hemisfera kod normalnih osoba i kod osoba sa "podeljenim mozgom". Nije moguće da se desna hemisfera bavi obradom informacija dobijenih usmeravanjem pažnje na levo vidno polje dok leva hemisfera istovremeno obrađuje informacije dobijene usmeravanjem pažnje na desno vidno polje (*Kosslyn, 1999*). Informacije se simultano obrađuju u obe hemisfere. Međutim, ukupni kapacitet vizuelnog kanala (koji dele obe hemisfere) je ograničen tako da, ako se jedna hemisfera optereti primanjem veće količine informacija (koje zauzimaju veći deo kapaciteta tog kanala), performanse druge će opasti.

Vizuelna pretraga

Što ima više predmeta u vidnom polju to je duže vreme potrebno za njihovo analiziranje. Nakon bazičnog vremena potrebnog za analizu 2 objekta (70ms), normalnim osobama je potrebno dodatnih 70ms za analizu nova dva objekta koja se dodaju u vidno polje, i za svaka nova dva objekta dodatno vreme ostaje isto. Kada se zadaci nalaze na različitim stranama vidnog polja, reakciono vreme za prepoznavanje novih dodatih objekata je upola kraće od početnog kod osoba sa podeljenim mozgom (*Kosslyn, 1999*). Svaka hemisfera koristi različitu strategiju u pretraživanju sadržaja vidnog polja. Leva, dominantna hemisfera, ima bolju taktiku.

Opažanje oblika

Vizuelne predstave oblika se čuvaju u donjem delu temporalnog režnja. Hemisfere se razlikuju u tumačenju vizuelnih oblika. Postoje dve teorije o opažanju oblika:

Prema jednoj teoriji leva hemisfera pohranjuje kategorije objekta, a desna specifične varijacije objekta. Osobe kod kojih je uklonjen prednji deo desnog temporalnog režnja imaju selektivni defekat u upamćivanju slika. Osobe sa podeljenim mozgom mogu spojiti luk kruga sa krugom efikasnije kada koriste desnu hemisferu nego kada koriste levu.

Po drugoj teoriji, hemisfere se razlikuju po rezoluciji enkodovanja informacija koja se definiše kao prostorna frekvencija. Desna hemisfera je specijalizovana za enkodovanje informacija niske prostorne frekvence, a leva hemisfera je specijalizovana u enkodovanju informacija visoke prostorne frekvence. Prostorna frekvencija odgovara broju pravilnih promena tamnih i svetlih traka po jedinici prostora. Tanke naizmenične crno-bele trake imaju veću prostornu frekvencu od debelih. Eksperimenti sa Navonovim figurama na zdravim osobama pokazala su da desna hemisfera opaža globalno – celinu, a leva detalje. Osobe sa oštećenjem desne hemisfere otežano prepoznaju celinu, a osobe sa oštećenjem leve hemisfere otežano opažaju detalje. Opažanje celine se poklapa sa niskom prostornom frekvencom objekta, a opažanje detalja sa visokom prostornom frekvencom objekta. Osoba sa podeljenim mozgom bolje prepoznaje i crta manje komponente oblika koristeći desnu ruku, a bolje prepoznaje i crta globalne objekte koristeći levu ruku. Razlika u opažanju među hemisferama se javlja kada subjekti opažaju obrazac a ne kada treba da razlikuju crno-bele pruge i

homogeno sivo polje. Tada hemisfere imaju podjednaku osjetljivost za različite prostorne frekvence (*Kosslyn, 1999*).

Potpuno ukrštanje vlakana desnog i levog n. optikusa se kod ptica dešava u hijazmi. Zato su one pogodne za proučavanje lateralizacije opažanja vizuelnih stimulusa. U eksperimentu koji je rađen na domaćim, tek izleglim pilićima, pokazalo se da levo oko (desna hemisfera) prepoznaje primarno utisnut objekat (imprint) kao kad pile gleda sa oba oka, dok desno oko (leva hemisfera) bira drugi neutisnut objekat. Ovo može da ukaže na značaj lateralizacije za snalaženje i opstanak vrste u prirodi (*Regolin i sar, 2004*). Kod domaćih pilića je zapaženo da kod prepoznavanja objekta desna hemisfera lakše prepoznaje poziciju objekta dok leva lakše prepoznaje karakteristike objekta (*Regolin i sar, 2004*). Leva hemisfera je brža u prepoznavanju numeričkih stimulusa, dok je desna bolja u prepoznavanju složenih vizuelno-prostornih odnosa (*Concha, 2004*).

Kod domaćih pilića, golubova i prepelica postoji tranzitorna razlika u broju tektofugalnih (golubovi) i talamofugalnih vlakana (pilići i prepelice). Veći broj tektofugalnih odnosno talamofugalnih vlakana ulaza prima desno oko, što izgleda utiče na efikasnost razlikovanja hrane od kamenčića iste veličine i oblika. Efikasnost odabira hrane je veća kada ptica koristi desno oko nego kada koristi levo. Kada ptica koristi oba oka veća je efikasnost kod onih kod kojih je izraženija lateralizacija. Eksperimenti su takođe rađeni na pticama muškog pola (*Valenti i sar, 2003, Güntürkün i sar, 2000*). Ova asimetrija ne postoji kod odraslih ptica i gubi se od prilike u vreme kada nestanu i razlike u broju vizuelnih talamofugalnih / tektofugalnih vlakana sa leve i desne strane. Postoji mogućnost da je ova razlika nastala zbog izlaganja jaja svetlosti pre nego što su se ptice izlegle jer je tada desno oko bilo izloženije svetlosti. Razlike u eksperimentalnim zadacima nisu postojale kod ptica čija su jaja odgajana u mraku (*Valenti i sar, 2003*).

Opazanje prostornih odnosa (osobina)

Za opažanje prostornih odnosa zadužen je primarno parijetalni režanj. PET istraživanja pokazuju da desna hemisfera uspešnije prezentuje oba vidna polja, a leva kontralateralno vidno polje. Grupisanje pozicije objekta u široke klase obavlja leva hemisfera, a određivanje precizne metričke lokalizacije objekta (neophodne za navigaciju) obavlja desna hemisfera. Osobe sa oštećenjem zadnjeg dela leve hemisfere imaju teškoća

u kategorizaciji prostornih odnosa, dok osobe sa oštećenjem zadnjeg dela desne hemisfere otežano procenjuju metričke prostorne informacije.

Postoji razlika u opažanju prostora kod različitog pola. Prema istraživanju koje je rađeno na domaćim pilićima došlo se do zaključka da se muški pilići u prostoru orijentišu prema detaljima koristeći pri tom više levu hemisferu (*Tommasi i Vallortigara, 2004*).

Opažanje predatora

Neke životinje, kao što su pingvini i pacovi, predatore opažaju desnom hemisferom (*Walker, 1980*). Gugutke ispoljavaju različite emotivne reakcije zavisno od toga kojim okom opažaju predmet. Pri električnoj stimulaciji kontralateralne strane u odnosu na oko kome je izložen predmet javlja se reakcija straha, dok se kod ipsilateralne stimulacije (oko, hemisfera) javlja agresivna reakcija. Ove reakcije nisu zapažene kod mačaka i majmuna (*Walker, 1980*).

Funkcionalna asimetrija u obradi jezika

Pri korišćenju jezičkih sposobnosti većina ljudi koristi levu hemisferu i oni su uglavnom dešnjaci. Međutim izvestan mali procenat dešnjaka za govor koristi desnu hemisferu. Ovo se smatra atipičnom jezičkom dominacijom desne hemisfere (*Knecht i sar, 2000*). Ukoliko dođe do ranog oštećenja leve hemisfere desna može solidno preuzeti njene jezičke funkcije (*Walker, 1980*).

Interesantno je da ne postoje razlike između jednojezičnih i dvojezičnih osoba s obzirom na lateralizaciju hemisfera u korišćenju jezičkih sposobnosti, bilo da se stimuli prezentuju kao auditivni ili kao vizuelni (*Soreas, 1982*). Prema Lenneberg-u lateralizacija jezičkih sposobnosti počinje u 2. godini života a završava se u pubertetu, mada neki autori smatraju da se završava mnogo ranije, u 5oj godini života (*Smith, 2001*).

Emotivna komponenta govora kod osoba koje za govor koriste dominantno levu hemisferu obrađuje se u desnoj hemisferi (*Holder*).

Za razumevanje metafora neophodna je aktivnost obe hemisfere, ali je desna aktivnija (prefrontalni korteks, srednja temporalna vijuga, prekuneus i zadnji deo cingulum) (*Bottini i sar, 1994*).

Produkcija istaknutih reči i kod dešnjaka i kod levaka najčešće dovodi do aktivacije leve hemisfere, ali se aktivacija desne hemisfere češće

dešava u levaka. Kod dešnjaka nikad nije aktivna samo desna hemisfera (*Pujol i sar, 1999*).

Osobe ženskog pola imaju bolju sposobnost detekcije emocija kroz različite parametre ljudskog govora od muškaraca. Naime njima je potrebno mnogo kraće vreme da uoče emotivnu komponentu govora (*Besson i sar, 2002*). Emocije se mogu opažati i izražavati verbalno i neverbalno. Neverbalno opažanje i ispoljavanje emocija može biti putem slušnih i vizuelnih informacija. Funkcionalna asimetrija emocionalnosti zapaža se kod dece od 2 godine. Naime, pri ispoljavanju negativnih emocija leva strana usana se više otvara od desne. Kod ispoljavanja pozitivnih emocija ova razlika se ne javlja kod dece u drugoj godini života. Asimetrija je izraženija kako dete napreduje (*Schuetze i Reid, 2005*). Ukoliko se osobi izloži zadatak da prepozna reči koje izazivaju pozitivne, negativne emocije ili ne izazivaju emocije koje se prezentuju u vidu vizuelnih stimulusa u desno ili levo vidno polje, leva hemisfera brže prepoznaje reči koje ne izazivaju emocije (neutralne stimuluse), dok desna brže prepoznaje reči koje izazivaju negativne emocije. Neke supstance, kao što je hlorpromazin mogu smanjiti lateralizaciju emocija koje se prezentuju u vidu vizuelnih stimulusa, tako što povećavaju brzinu percepcije neafektivnih vizuelnih stimulusa u desnoj hemisferi odnosno afektivnih stimulusa u levoj hemisferi. Pretpostavlja se da hlorpromazin to čini tako što blokira dopamin i druge neurotransmitere (*Hartley i sar, 1991*). Razlika u lateralizaciji emocija postoji kod osoba različitog pola. Prema jednom istraživanju koji se sastojalo u proceni pozitivnih emocija, muškarci su pokazivali izraženiju lateralizaciju dok su kod žena bile aktivne obe hemisfere. Svi ispitanici su bili dešnjaci i aktivnija hemisfera je bila desna (*Bourne, 2005*).

Funkcionalna asimetrija u obradi slušnih informacija

Desna hemisfera obrađuje slušne informacije koje dolaze od obostranih izvora zvuka, a leva obrađuje uglavnom informacije koje dolaze sa kontralateralne strane (*Kaiser i sar, 2000*). Kortikalna aktivacija vestibularnog korteksa (zadnji deo insule, gornja temporalna vijuga, donji parijetalni lobus, prekuneus), kortikalnih okularnih motornih centara (gornja čeona vijuga, precentralna vijuga, donji parijetalni lobus, supramarginalna vijuga) i subkortikalna aktivacija (putamen, talamus) vestibularnim kalorijским testom zavisi od toga da li je osoba levak ili dešnjak kao i od strane stimulanog uha. Monoauralna stimulacija dovodi do bilateralne aktivacije ovih regija ali predominantno u hemisferi koja je

ipsilateralna stimulisanom uhu. Maksimum aktivacije nastaje kada je "nedominantna" hemisfera ipsilateralna stimulisanom uhu (npr. desna hemisfera kod dešnjaka pri stimulaciji desnog uha i obrnuto) (*Dieterich i sar, 2003*).

Postoji razlika u obradi slušnih informacija od strane mozga kod osoba koje se profesionalno bave muzikom i kod obične populacije. Naime, obrada dihotomnih, monoauralnih stimulusa se vrši u desnoj hemisferi i kod profesionalnih muzičara i kod laika, dok se obrada biauuralnih stimulusa kod profesionalnih muzičara vrši u obe hemisfere, a kod laika u levoj hemisferi (*Lim i sar, 2001*).

Oštećenje desne hemisfere može dovesti do oštećenja kratkotrajne memorije za kompleksne neverbalne zvuke. Prema eksperimentima koji su rađeni na majmunima, oštećenje gornjeg dela desnog temporalnog režnja dovodi do nemogućnosti kratkotrajnog pamćenja zvuka. Kod mačaka podjednako oštećenje leve ili desne strane slušnog korteksa dovodi do problema u lokalizaciji zvuka prezentovanog kontralateralnoj strani u odnosu na oštećenje, ne favorizujući ni jednu od hemisfera. Desna hemisfera može biti specijalizovana za sluh, ali je to podložno individualnim i kulturnim varijacijama (*Walker, 1980*).

Kod muškaraca postoji izraženija lateralizacija u obradi govora, dok kod žena dešnjaka postoji izraženija lateralizacija u obradi neverbalnih zvukova (prostornih zvukova i melodija) (*Piazza, 1980*).

Funkcionalna asimetrija olfakcije

Kod domaćeg pileta starog jedan dan postoji razlika u ponašanju kao odgovor na različite mirise u zavisnosti od koncentracije. Pri mirisanju eugenola samo desnom nozdrvom dolazi do mahanja glavom koje se povećava sa porastom koncentracije. Pri udisanju levom nozdrvom ili kada su obe nozdrve zatvorene ovakvo ponašanje je odsutno. Ovo ponašanje se ne javlja ni kada se eksperiment ponovi sa drugom supstancom (izoamilacetatom). Razlika u lateralizaciji olfaktornog odgovora na različite supstance verovatno leži u intranazalnim olfaktivnim i trigeminalnim hemoreceptorima (*Burne i Rogers, 2002*).

Hemoreceptori, smešteni u nosu čoveka, prenose olfaktivne impulse preko olfaktivnog i trigeminalnog nerva. Olfaktivni nerv prenosi informacije u ipsilateralnu hemisferu, a trigeminalni prenosi impulse bilateralno. I kod čoveka priroda olfaktornog stimulusa ima uticaja na

lateralizaciju olfakcije. Na primer fenil-etil alkohol koji je slab stimulator trigeminalnih receptora ne izaziva lateralizaciju olfakcije, dok alil-izocijanat (jak stimulator trigeminalnih receptora) izaziva lateralizaciju olfakcije (*Brand, 2002*).

Postoji razlika u kratkotrajnom pamćenju mirisa kod muškog i ženskog pola. Kod osoba iste starosne grupe, dešnjaka, istih mirisnih preferenci, osobe ženskog pola bolje pamte mirise levom nozdrvom nego desnom, što je u vezi sa boljim semantičkim sposobnostima. Ovo nije nađeno kod osoba muškog pola (*Doty i Kerr, 2005*).

Postoji veza između identifikacije mirisa i jezika, nekih aspekata memorije i opšteg kognitivnog funkcionisanja. Nešto slabija ali statistički značajna veza postoji između identifikacije mirisa i pažnje, motornih, vizuelnoprostornih i egzekutivnih aktivnosti (*Westervelt i sar, 2005*). Pacovi, kojima je odstranjen levi bulbus olfaktorius imaju smanjenu bihevioralnu reakciju na naglašene stimuluse, ali ne i hormonsku reakciju. Oni u potpunosti zadržavaju sposobnost prepoznavanja nenaglašenih mirisa bazičnih karakteristika (*Dantzer i sar, 1990*).

Funkcionalna asimetrija za nociceptivne i taktilne informacija

Pri obradi nociceptivnih i taktilnih informacija ne postoji razlika u aktivnosti levog i desnog sekundarnog somatosenzornog polja, ali je insula aktivnija na levoj strani kod dešnjaka, a primarno somatosenzorno polje i talamus su aktivniji na kontralateralnoj strani hemisfere u odnosu na stimulus (*Youell i sar, 2004*).

Zaključak

Funkcionalna asimetrija hemisfera nije samo svojstvena čoveku već i drugim kičmenjacima. Kod svake vrste ona je izražena u manjoj ili većoj meri. Njen nastanak je višefaktorijalan i verovatno ima specifično značenje u evoluciji vrste. Postoji funkcionalna asimetrija motornih funkcija, funkcionalna asimetrija u obradi vizuelnih, jezičkih, slušnih, nociceptivnih, taktilnih informacija, asimetrija olfakcije. Izraženost asimetrije nije podjednaka za različite vrste. Proučavanje funkcionalne asimetrije može objasniti razlike u ponašanju polova, neka patološka stanja i bolesti (pacijenti kod kojih je urađena komisurotomija; koji boluju od šizofrenije, disleksije), pružiti dragocena znanja i otvoriti nove vidike za

bolje razumevanje funkcionisanja ljudskog mozga kao najsloženije tvorevine.

Literatura

Besson M, Magne G, Schön D(2002). Emotional prosody: Sex differences in sensitivity to speech melody. *Trends in cognitive science*, 6(1), 405–407.

Bisazza A, Cantalupo C, Robins A, Rogers L. J, Vallortigara G.(1996). Right-pawedness in toads. *Nature*, 379, 408.

Bottini G, Corcoran R, Sterzi R, Paulesu E, Schenone P, Scarpa P, Frackowiak R.S, Frith C.D (1994). The Role of the Right Hemisphere in the Interpretation of Figurative Aspects of Language: A Positron Emission Tomography Activation Study, *Brain*, 117(6), 1241–1253.

Bourne V.J.(2005). Lateralised processing of positive facial emotion: sex differences in strength of hemispheric dominance. *Neuropsychologia*, 43(6), 953–6.

Brand G, Millot J.L, Saffaut M, Morand-Villeneuve N (2002). Lateralisation in human nasal chemoreception: differences in bilateral electrodermal responses, related to olfactory and trigeminal stimuli, *Behavioural Brain Research*, 133(2), 205–210.

Burne T.H, Rogers L.J.(2002). Chemosensory input and lateralization of brain function in the domestic chick, *Behavioural Brain Research*, 133(2), 293–300.

Concha, L. C.A.(2004). The dorsal diencephalic conduction system of zebrafish as a model of vertebrate brain lateralisation. *Neuroreport*, 15(12), 1843–1846.

Dantzer R, Tazi A, Bluthlé R-M (1990). Cerebral lateralization of olfactory-mediated affective processes in rats, *Behavioural Brain Research*, 40(1), 53–56.

Dieterich M., Bense, Luty S, Drzezga A, Stephan M, Bartenstein P, Brandt T. (2003). Dominance for vestibular cortical function in the non-dominant hemisphere, *Cerebral Cortex*, 13(9), 994–1007.

Doty R.L, Kerr K-L. (2005). Episodic odor memory: Influence of handedness, sex and side of nose. *Neuropsychologia*, 43(12), 1749–1753.

Elisabeth Smith (2001). Implications of multiple intelligences theory for second language learning. *Post-Script*, 2001, II,1 , 32–53.

Forget H, Cohen: Life and Birth (1994). The influence of steroid hormones on cerebral structure and function is not fixed prenatally, *Brain and cognition*, 26, 247.

Geschwind, N. Galaburda, A. M. (1987). *Cerebral lateralization : biological mechanisms, associations, and pathology*. MIT Press.

Geschwind N, Levitsky W. Human Brain (1968). Left-Right Asymmetries in Temporal Speech Region. *Science*, 161 (3837), 186–187.

Güntürkün O, Biekamp B, Mannus M, Nottelmann F, Prior H, Schwarz A, Skiba M (2000). Asimetry pays: Visual lateralisation improves discrimination success in pigeons, *Current Biology*, 10, 1079–1081.

Guyton A.C (1996). *Fiziologija*, Savremena administracija, Medicinska knjiga Beograd, 1996, 648-661

Hampson E, Moffat S.D. Is testosterone related to spatial cognition and hand preformance in humans?, *Brain and Cognition*, 1994, 26, 258.

Hartley L.R, Ireland L.K, Arlond P.K, Spenser J(1991). Chlorpromasine and lateralisation of the perception of emotion, *Physiol Behav.*, 50(5), 881-5.

Hepper P.G, Maccartney G.R, Shannon E.A (1998). Lateralised behaviour in first trimester human fetuses, *Neuropsychology*, 36(6), 531–534.

Herman-Jelinska A., Grabowska A, Dulko S: Masculinity, femininity and transsexualisam. *Archives of Sexual behavior*, 31(6), 527–534.

Hiser E., Kobayashi J. (2003). Hemisphere lateralisation differences - A cross-cultural study of Japanese and American students in Japan. *Journal of Asian Pacific Communication*, 13(2), 197–229.

Holder M.K (2005). *Primate handness and brain lateralisation* <http://www.indiana.edu/~primate/brain.html>

Holman S.D Lehman A, Bernsten M (1998). Neuronal cell death during sexual differentiation and lateralisation of vocal communication: *Neuroscience and biobehavioural*, 22(6), 725–733

Kaiser J, Lutzenberger W, Preissl J, Ackermann H, Birbaumer N (2000). Right-hemisphere dominance for the processing the sound-sorce lateralization, *The Journal of Neuroscience*, 20(17), 6631–6639.

Knecht, S, Deppe M, Dräger B, Bobe L, Lohman H, Ringelstein E-B, Henningsen (2000). Language lateralization in healthy right-handers; *H.Brain*, 123(1), 74–81.

Kosslyn S.M, Gazzaniga M.S, Galaburda A.M, Rabin C. Hemispheric Specialization u *Fundamental Neuroscience*: Zigmund M.J, Bloom F.E, Landis S.C, Roberts J.L, Squire L.R: Academic press, 1521–1542.

Lehman A, Bernsten M (1999). Evolution and structure of health and disease, [http//.www.neoteny.org](http://www.neoteny.org)

Liederman J, Coryell J (1982). The origin of left hand preference: pathological and non-pathological influences, *Neuropsychologia*, 20(6), 721–725.

Lim V.K, Lambert A, Hamm J.P (2001). A paradox in the laterality of melody processing. *Laterality*, 6(4), 369–79.

McCartney G, Hepper P (1999). Development of lateralised behavior in the human fetus from 12 to 27 weeks' gestation. *Developmental Medicine and Child Neurology*, 41(2), 83-86

Piazza D.M (1980). The influence of sex and handedness in the hemispheric specialisation of verbal and nonverbal tasks, *Neuropsychologia*, (1882), 163–176.

Pujol J, Deus J, Losilla JM (1999). Cerebral lateralization of language in normal left-handed people studied by functional MRI. *Neurology*, 23, 52(5), 1038–43.

Pulves D, White L.E, Andrews T.J (1994). Manual asymetry and handedness, *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 91(11), 5030–5032.

Regolin L, Garzotto B, Rugani R, Pagni P, Vallortigara G (2004). Working memory in the chick: Parallel and lateralized mechanisms for encoding of object- and position-specific information, *Behavioural brain research*, 2004, 157 (1), 1–9.

Regolin L., Marconato F., Vallortigara G (2004). Hemispheric differences in the recognition of partly occluded objects by newly hatched domestic chicks (Gallus gallus), *Animal Cognition*, 7(3), 162–170.

Ryan A. et al.(1998). Pitx2 determines left-right asymetry of internal organs in vertebrates, *Nature*, 394, 545–551.

Schuetze P, Reid H.M (2005). Emotional lateralisation in the second year of life: evidence from oral asymmetries, *Laterality*, 10(3), 207–17.

Small S.L, Hoffman G.E (1994). Neuroanatomical lateralisation of language: sexual dimorphisam and the ethiology of neural computation, *Brain and Cognition*, 26, 307–308.

Soares.C (1982). Converging evidence for left hemisphere language lateralization in bilinguals. *Neuropsychologia*. 20(6), 653–9.

Tommasi L, Vallortigara G (2004). Hemispheric processing of landmark and geometric information in male and female domestic chicks (*Gallus gallus*); *Behav Brain Res.* 155(1):85-96.

Valenti A., Sovrano V.A, Zucca P, Vallortigara G (2003). Visual lateralisation in quails (*Coturnix coturnix*), *Laterality*, 8(1), 67–78.

Walker S.F (1980). Lateralization of functions in the vertebrate brain, A review, *British journal of psychology*, 71, 329–367.

Web library of excerpts. Testosterone, estrogen, related hormones and heterochronic patterns: part 3: <http://www.neoteny.org>

Westervelt H.J, Ruffolo J.S, Tremont G (2005). Assessing olfaction in neuropsychological exam: the relationship between odor identification and cognition in older adults, *Archives of clinical neuropsychology*, 20(6), 761–769.

Youell P.D, Wise R.G, Bentley D.E, Dickinson M.R., King T.A, Tracey J, Jones A.K (2004). Lateralisation of nociceptive processing in the human brain: a functional magnetic resonance imaging study. *Neuroimage*, 23(3), 1068–77.

**Andelka Hedrih
Milkica Nešić**

FUNCTIONAL ASYMETRY OF BRAIN HEMISPHERES – BEHAVIORAL ASPECTS

Abstract

For normal functioning of the brain both hemispheres are necessary. Certain functions are better performed by the right hemisphere, and certain others by the left one. This phenomenon is better known as functional assymetry. This paper summarises the results of previous research in the area of functional assymetry of brain hemispheres. Numerous theories about the origin of this assymetry exist (genetic, morphological, psychological, behavioral), which consider different factors of relevance (genetic structure, environment – prenatal and postnatal, anatomical differences, hormones, gender). Some of the most significant research methods used in the area of lateralization of brain functions are presented – Wada test, Navon letters, split-brain experiments. Research results

providing data in favor of the existance of difference in function between hemispheres in the areas of motor function control, visual attention, visual search, contour perception, spatial relation perception, predator perception, processing of auditory, olfactory, tactile and nociceptive information are presented.

Keywords: *hemispheres of brain, functional assymetry, behaviour*

