Orkesterns främsta rad: hjärnbarken

Av professor ***Elkhonon Goldberg***

Klanger och musiker

För att kunna förstå dirigentens roll måste man sätta sig in i hur komplex en orkester är. "Hjärnorkestern" består av en stor samling musiker - de olika färdigheter, kompetenser och kunskaper som vår mentala värld består av. Och det är odiskutabelt att neokortex utgörs av hjärnorkesterns mest framstående musiker.

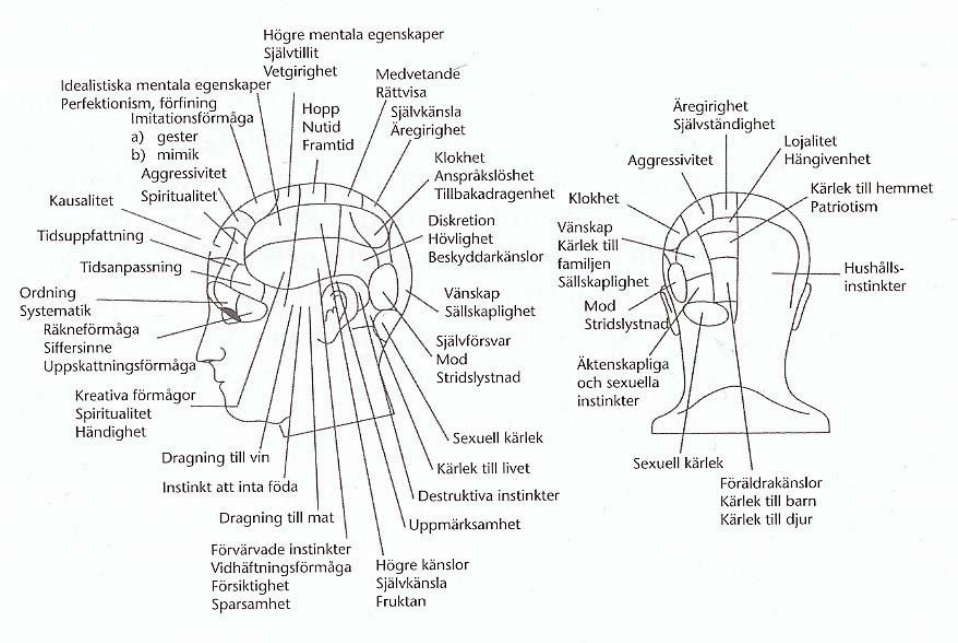
Forskare har länge förbryllats över hjärnans komplexitet och funktionella diversifiering, särskilt då i dess mest avancerade del, hjärnbarken. De flesta av oss har någon gång, kanske i en skolbok eller antikbod, sett en gammal frenologisk karta. I dag avfärdas sådana mestadels som uttryck för rent och skärt kvacksalveri. Ändå återspeglar de vad som var state-of-the-art beträffande uppfattningen om hjärnans organisation i början av 1800-talet, då frenologins fader, Franz Joseph Gall, publicerade sitt inflytelserika arbete[1]. Frenologerna tittade på ojämnheterna på skallens yta och relaterade dem till individuella mentala förmågor och personlighetsdrag. Utifrån dessa samband konstruerade de detaljerade kartor som förlade specifika mentala attribut till specifika delar av hjärnan.

Sett ur den nutida vetenskapens perspektiv stod frenologin för ett sidospår. Precis som alkemin förhåller sig till kemin, tillhör frenologin neurovetenskapens förhistoria, snarare än dess tidiga historia. Dock var detta första gången någon betraktade kortex som en helhet sammansatt av avgränsade delar, en orkester snarare än ett ensamt instrument, och gjorde ett försök att identifiera de olika musikerna. Och det sidospår som frenologin utgjorde satte också strålkastarljuset på ett grundläggande problem som finns inneboende i varje forskningsområde, nämligen förhållandet mellan det

beskrivande vardagsspråket och det analyserande vetenskapliga språket.

Vi förfogar alla över vissa kognitiva färdigheter (läsning, skrivning, räkning), egenskaper (mod, visdom, obetänksamhet) och attityder (tillgivenhet, förakt, villrådighet). Vid en första anblick förefaller innebörden i dessa ord självklar och man skulle kunna förvänta sig att var och en av dessa själsförmögenheter skulle ha sin bestämda lokalisation i hjärnan. Detta var den rådande uppfattningen så sent som för 150 år sedan, vilket den frenologiska kartan i figur 5.1 illustrerar.

Forskarna har sedan dess lärt sig att de etiketter det vardagliga mänskliga språket sätter på mentala egenskaper och beteenden inte direkt överensstämmer med hur dessa representeras i hjärnan. I dag betraktar vi fortfarande kortex som bestående av många avgränsade funktionella delar. Ändå har det vetenskapliga språk vi använder för att beskriva dessa avgränsade funktioner förändrats avsevärt. Jämför bara de båda kartorna i figur 5.1 och 5.2.



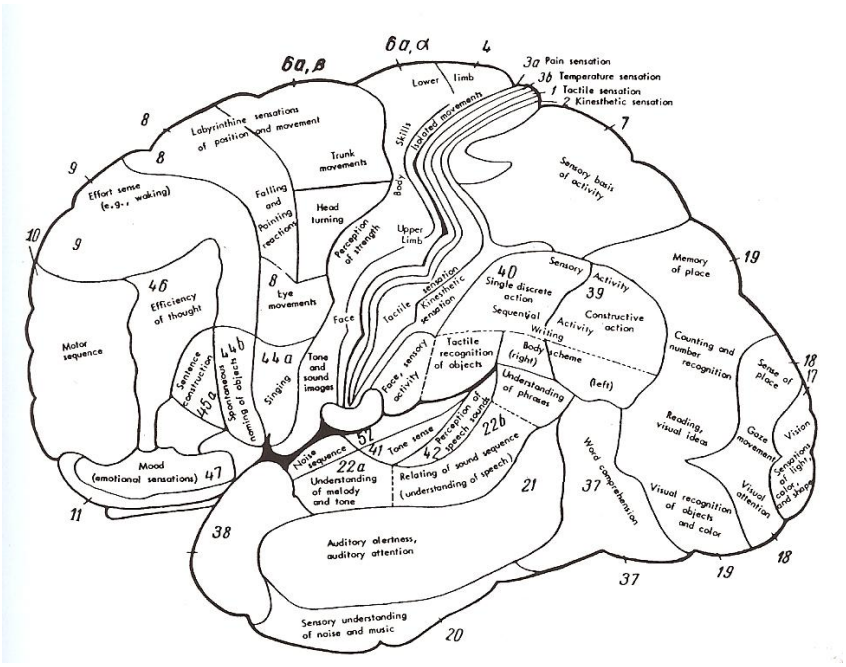
Figur 5. l Frenologisk karta i CalIs anda.

Källa: Higher Corlical Functlons in Man, 2:a upplagan, av A.R. Luria. Copyright © 1 979 Consultants Bureau Enterprises, Inc. och Basic Books, Inc

Den första hjärnkartan utformades av Gall i början av 1800-talet, den

andra av den berömde neurologen Kleist i början av 1900-talet[2]. Även om de uppenbarligen inte är helt aktuell, stämmer den andra kartan mycket bättre överens med principerna för neural organisation, som vi uppfattar dem i dag.

Förändringen i vår uppfattning om hjärnan återspeglas i dessa båda kartor. Skillnaden mellan dem står för något mer än vår stegvis växande kunskap. Den representerar ett paradigmskifte, vilket tog ungefär ett århundrade att genomföra. Inom varje kunskapsdomän finns en djupgående skillnad mellan vardagsspråket och det vetenskapliga språk som används för att beskriva området i fråga. Vardagsspråket beskriver världen i termer som bord, stolar, stenar, floder, blommor och träd. Tidiga trossystern, äldre tiders föregångare till vetenskapen, försökte förklara världen genom att postulera en separat gudom för varje sådant vardagligt objekt.



Figur 5.2 Kortika! lokalisation av funktioner enligt Kleist[2]

Det vetenskapliga språket däremot beskriver världen uttryckt i enheter som inte nödvändigtvis är åtkomliga för direkt observation. Fysikens språk beskriver världen i termer av atomer och subatomära partiklar; kemins i molekylära termer. Hjärnforskningen befinner sig i dag där den oorganiska

kemin stod på Mendelejevs tid, i full färd med att ta fram sina organisatoriska principer och utarbeta ett avpassat vetenskapligt språk. Området genomgår för närvarande stora förändringar. Övergången från Galls karta till Kleists återspeglar denna process. Frenologiska egenskaper som habegär, vördnad och självkänsla kan vid ett första påseende verka förnuftiga, men de har inga motsvarigheter i form av bestämda strukturer i hjärnan.

Men vilka egenskaper har det då? Föreställ dig att du lyssnar på ett komplicerat musikstycke, som frambringas av en invecklad konstellation av instrument som du varken känner till eller ser, och försöker lista ut vilka instrument det rör sig om, hur många de är och på vilket sätt vart och ett av dem bidrar den totala akustiska upplevelsen. Du kommer att höra starka och svaga toner, mjuka och genomträngande toner, men hur överensstämmer dessa lekmannamässiga beskrivningar med den egentliga sammansättningen av orkestern? Detta är den utmaning generationer av neuroforskare har haft att tackla med begränsade och bristfälliga verktyg - lite som exemplet med de blinda brahmanernas försök att komma underfund med elefantens natur genom att betrakta en del i taget. Den verkliga "kognitionsorkestern" är ofta svår att förstå med utgångspunkt i vanligt sunt förnuft. För vad har egentligen begrepp som "taktilt igenkännande" på Kleists karta med våra vardagliga känslor, tankar och handlingar att göra?

Om vi antar att det faktiskt finns en relation mellan struktur och funktion, får vi viss hjälp i vårt sökande av en del distinktiva drag i hjärnans morfologi. Hjärnbarken är uppdelad på två hemisfärer och varje hemisfär består av fyra lober: occipital-, parietal-, temporal-och frontallob. Traditionellt har man förbundit occipitalloben med visuell information, temporalloben med auditiv information och parietalloben med taktil information. Vänsterhemisfären har kopplats till språk och högerhemisfären till spatial bearbetning. Under de senaste årtiondena har dock flera av dessa djupt rotade uppfattningar utmanats av nya fynd och teorier.

Nyheter, rutiner och cerebrala hemisfärer

Att den ena hemisfären (i de flesta fall den vänstra) har en närmare koppling

till språket än den andra har varit känt i många år. Paul Pierre Broca[3] och Carl Wernicke[4] visade under senare hälften av 1800-talet att isolerade skador i vänsterhemisfären på ett genomgripande sätt påverkar språket. Afasier (språkstörningar) är vanliga efter vänstersidig stroke men däremot inte efter högersidig.

De grundläggande fakta som kopplar ihop språket med vänster hemisfär är allmänt vedertagna. Frågan är dock om det nära sambandet med språket är vänsterhemisfärens centrala attribut eller ett specialfall, en konsekvens av en mera grundläggande princip för hjärnans organisation. Varje försök att karakterisera funktionen hos den ena hemisfären med språket och den andra med den spatiala förmågan leder till en osäker slutsats. Eftersom språket, åtminstone enligt en snäv definition, är en unikt mänsklig egenskap, är en dikotomi baserad på språk tillämplig endast på människor.

Innebär detta att det inte föreligger någon hemisfärsspecialisering hos djur? Det ringa utbudet av arbeten som behandlar hemisfärsspecialisering hos ickemänskliga arter tyder på att detta fortfarande är det rådande antagandet bland neuroforskare.

Men antagandet att hemisfärsspecialiseringen skulle vara något unikt mänskligt strider mot vår intuition, eftersom vi vanligen förväntar oss åtminstone någon grad av kontinuitet i utvecklingen av olika egenskaper. Även om evolutionen otvivelaktigt innehåller många exempel på diskontinuitet, bör arbetshypotesen inom alla former av vetenskapliga undersökningar vara att det råder kontinuitet. Detta fick jag klargjort för mig för många år sedan av ingen mindre än min egen far; ingenjör till professionen, utan någon egentlig skolning i fråga om psykologi (och därigenom helt obelastad av dess förutfattade meningar) men i besittning av bred allmänbildning, välutvecklad logisk förmåga och vanligt bondförnuft.

Antagandet att människans hemisfärsspecialisering skulle vara unik går också stick i stäv med vår allmänna övertygelse om sambandet mellan struktur och funktion. De båda cerebrala hemisfärerna är inte spegelbilder av

varandra. Höger frontallob är större än vänster och skjuter ut över den. Vänster occipitallob är större än högerer och skjuter ut över den. Denna dubbla asymmetri kallas Jakovlevs vridning, efter den framstående neuroanatomen vid Harvarduniversitetet, P. Jakovlev, som upptäckte fenomenet[5]. Frontala kortex är tjockare i höger hemisfär än i vänster[6]. Men Jakovlevs vridning har man funnit redan hos den fossila människan, och många hemisfärsasymmetrier föreligger hos de stora aporna[7]. Könsskillnader och hemisfärsasymmetrier i fråga om kortex tjocklek har noterats hos råttor[8]. Planum temporale, en struktur i temporalloben, är större i vänster hemisfär än i höger hos människa[9]. Traditionellt har man gjort en koppling mellan denna asymmetri och språket. Senare forskning har dock visat att fissura Sylvii och i synnerhet planum temporale - strukturer i temporalloben som brukar förknippas med språket - är asymmetriska också hos orangutang, gorilla[10] och schimpans[11], på samma sätt som de är hos människa.

Hjärnan är asymmetrisk också biokemiskt sett. Signalsubstansen dopamin dommera något i vänster hemisfär medan noradralin är den dominerande signalsubstansen i höger hemisfär[12]. Neurohormonella östrogenreceptorer är mer utbredda i höger hemisfär än i vänster[13]. Dessa biokemiska skillnader finns redan åtskilliga ickemänskliga arter[14]. I fosterstadiet är koncentrationen av androgenreceptorer i frontalloberna hos apor asymmetrisk hos hannar men symmetrisk hos honor[15].

Det förefaller alltså vara så att de båda hemisfärerna är olika såväl strukturellt som biokemiskt hos åtskilliga djurarter. Det är därför logiskt att misstänka att funktionerna hos de båda hemisfärerna skiljer sig åt även hos djur. Men hos djur kan dessa skillnader inte grunda sig på språket, eftersom djur inte har något språk, åtminstone inte i snäv bemärkelse! Det står klart att det behövs en mera grundläggande distinktion för att vi ska kunna fånga skillnaden mellan de båda hemisfärernas funktioner. Idealet skulle vara om en sådan inte vederlade sambandet mellan språket och vänsterhemisfären, utan kunde inbegripa det som ett specialfall.

Den tankegång som ledde mig att närma mig de cerebrala hemisfärerna

föddes för 30 år sedan i Moskva. Som student vid Moskvas universitet tillbringade jag mycket tid på Bourdenkoinstitutet för neurokirurgi, där Luria hade sitt laboratorium. Jag blev god vän med några barnneurokirurger och över den intetsägande kosten i sjukhusets kafeteria broderade de ofta ut sina kirurgiska berättelser. En historia lät särskilt förbryllande. Hos mycket små barn, fick jag mig till livs, var en skada på höger hemisfär fruktansvärt förödande, medan en skada på vänster hemisfär inte fick några större konsekvenser. Även om dessa påståenden inte var underbyggda med formella forskningsresultat, erbjöd de en hypotetisk situation i behov av förklaring, en övning i hjärngymnastik som jag inte kunde motstå.

Det man påstod var nämligen raka motsatsen till vad som antas hända i en vuxens hjärna. Hos vuxna kallas vänsterhemisfären ofta för den dominanta och förmodas vara särskilt betydelsefull. Neurokirurger är ofta ovilliga att operera i vänsterhemisfären, av rädsla för att det ska påverka språkförmågan. Högerhemisfären däremot antas ofta vara lättare att undvara. I äldre litteratur refererade man ofta till den som den "underordnade hemisfären". Neurokirurger känner sig i allmänhet mer tillfreds med att operera i höger hemisfär och elektrokonvulsiv behandling (ECT) ges ofta i höger men inte i vänster hemisfär.

Är det möjligt att vänster hemisfär är avsedd för språk och därför "tyst" till dess att språket är fullt utvecklat? Detta skulle möjligen kunna förklara avsaknaden av negativa följder vid vänsterhemisfärsskada hos barn, men det förklarar inte de särskilt allvarliga konsekvenserna av en högerhemisfärsskada. Mina neurokirurgvänner återkom också flera gånger till att även när en vänsterhemisfärsskada drabbade de områden som vanligen inte anses ha med språket att göra, blev konsekvenserna hos barn ganska godartade.

Det föreföll som om någon form av bred överföring av funktioner ägde rum mellan de båda hemisfärerna, från höger till vänster, under utvecklingens gång, och att denna överföring inte begränsade sig till språktillägnandet. Detta väckte tanken på att skillnaden mellan de båda hjärnhalvorna kretsar kring skillnaden mellan kognitiva nyheter och kognitiva rutiner. Är det

möjligt att höger hemisfär är särskilt skicklig när det gäller att bearbeta ny, obekant information och att vänster hemisfär har sin styrka i att ta hand om rutinbetonad, välkänd information? Jag tog med mig denna tankegång när jag flyttade till USA 1974. Några år senare, 1981, publicerade min vän Louis Costa och jag en teoretisk artikel, där vi för första gången gjorde en koppling mellan höger hemisfär och kognitiva nyheter, respektive vänster hemisfär och kognitiva rutiner[16].

Nobelpristagaren och psykologen Herbert Simon anser att inlärning involverar lagring av lätt igenkännbara mönster av alla möjliga slag[17]. Är det möjligt att vänsterhemisfären är en förvaringsplats för sådana mönster?

Nyhet och förtrogenhet är definierande karakteristika i det mentala livet hos varje varelse som är förmögen till inlärning. I enkla instinktiva beteenden är det utlösande stimulit omedelbart "välbekant" och graden av "välbekanthet" förändras inte med exponeringen. Organismens svar är väl avpassat redan från början och förblir detsamma livet igenom. Antagandet innebär att det neurala maskineri som styr stimulusresponsen inte förändras av erfarenhet. Ett exempel på sådant beteende finner man i enkla reflexer. När det kittlar i näsan kliar man sig automatiskt och utan att tänka sig för. Denna reaktion är inte resultatet av inlärning och förändras inte under livscykeln.

Hjärnan hos högre djur, inklusive människan, är utrustad med en kraftfull förmåga till inlärning. Till skillnad från instinktivt bete-ende innebär inlärning definitionsmässigt förändring. Organismen ställs inför en situation som den inte har något färdigt, effektivt sätt att reagera på. Med upprepad exponering för liknande situationer över tid uppkommer lämpliga svarsstrategier. Tiden, eller antalet exponeringar, som krävs för att effektiva lösningar ska utvecklas, varierar inom vida gränser. Processen kan ibland förkortas till en enda exponering (en s.k. ana-upplevelse). Men undantagslöst rör det sig om en övergång från en avsaknad av effektivt beteende till uppkomsten av ett sådant. Denna process kallas "inlärning" och det uppkomna (eller förevisade) beteendet kallas "inlärt beteende". I ett tidigt skede av varje inlärningsprocess konfronteras organismen med en "nyhet",

och slutskedet av inlärningsprocessen kan betecknas som "rutinisering" eller "förtrogenhet". Övergången från nyhet till rutinisering är den universella cykel som tillhör vår inre värld. Det är våra mentala processers rytm, som utvecklas i snabbare eller långsammare takt.

Inlärningens och de inlärda beteendenas roll utökas under evolutionens gång, på relativ bekostnad av de instinktiva beteendena. Är det möjligt att uppkomsten av strukturella och kemiska skillnader mellan de båda hemisfärerna drevs på av evolutionstrycket att förbättra inlärningen? Är det med andra ord möjligt att förekomsten av två olika, separata men sammankopplade system, ett för nyheter och ett för rutiner, underlättar inlärningen?

Ett experimentellt grundat svar på denna fråga skulle kräva att man jämförde inlärningsförmågan hos två typer av organismer: med och utan två hemisfärer, men i övrigt av likvärdig komplexitet.

Eftersom hemisfärsdualitet är ett gemensamt attribut hos alla de mer högtstående arterna, kommer detta experiment aldrig att kunna utföras. Det närmaste forskaren kan komma är att lägga in kurvor för den evolutionära tillväxten av inlärningsförmåga och hemisfärsdifferentiering, i förhoppning om att upptäcka en parallellitet. Men att lägga in sådana kurvor är ett inexakt företag, baserat på godtyckliga antaganden.

Den vetenskapliga arsenalen är dock inte begränsad till experimentella och empiriska metoder. Även om experimentella metoder fortfarande är vetenskapens stöttepelare, har de också en inneboende begränsning. Detta är anledningen till att de flesta utvecklade discipliner lägger sig till med en teoretisk rustning. En teori är en förenklad modell av någon aspekt av verkligheten vanligen konstruerad på ett formellt, ofta matematiskt språk. I stället för att utföra direkta experiment kan en modell undersökas formellt, eller med datorns hjälp, genom deduktion om vissa av dess egenskaper utifrån andra egenskaper. Sedan vi fick tillgång till kraftfulla datorer har det blivit möjligt att kombinera deduktiva och experimentella metoder i en

ansats baserad på datoriserade beräkningar. En modell av objektet i fråga skapas i form av ett datorprogram, vilket sedan körs i datorn med en simulering av beteendet. På så sätt kan experiment utformas inom ramen för modellen och modellens dynamiska egenskaper kan undersökas genom att man studerar dess faktiska beteende. Av alla nya landvinningar inom neurovetenskapen är de datorbaserade metoderna något som ter sig särskilt lovande.

Särskilt spännande inom detta område är de formella neurala nätverken. Sammansatta av stora ansamlingar av relativt enkla enheter är de neurala nätverken oerhört lika hjärnan. De kan ackumulera och lagra information om sin omgivning ("inflöde"), förutsatt att de får återkoppling på sitt beteende. De kan verkligen lära sig.

Neurala nätverk används alltmer för att efterlikna och skapa bättre förståelse av processerna i den riktiga hjärnan. Stephen Grossberg, en av pionjärerna inom området neurala nätverksmodeller, upptäckte att datorerna kunde göras mer effektiva om man delade upp systemet i två delar, en för nyhetsbetonat inflöde och en för rutinbetonat[18]. Andra datorbaserade teorier har också visat på distinktionen mellan det undersökande beteendet i nya situationer och kognitiva rutiner i stationära situationer. Även om ingen av teorierna uttryckligen kunde göra en koppling mellan dessa båda processer och de båda hjärnhalvorna, tillförde de ett ytterligare argument till varför uppkomsten av en sådan delning under evolutionen kunde ge hjärnan en kalkyleringsmässig fördel.

Att koppla nyheter till den högra hemisfären och kognitiva rutiner till den vänstra tvingar fram ett helt nytt sätt att se på hjärnan. Den traditionella uppfattningen om hemisfärernas roller i kognitivt hänseende har varit statisk och generisk. Vissa funktioner, som språket, ansågs undantagslöst vara kopplade till vänster hemisfär. Andra funktioner, som spatial bearbetning, antogs med stor säkerhet hänga samman med höger hemisfär. En standardlärobok i neuropsykologi eller beteendeneurologi brukar innehålla en uppräkning av kopplingen mellan funktion och struktur, utan att fästa

något större avseende vid eventuella dynamiska förändringar i sitt sätt att framlägga saken. Vad hände med det gamla konfucianska visdomsordet "det är omöjligt att stiga ned i samma flod två gånger"? Hyllad inom de flesta grenar av neurobiologin ignorerades denna till synes självklara sanning under många år av neuropsykologin. Dessutom finns det inom traditionell neuropsykologi och beteendeneurologi ett underförstått antagande att den funktionella kartan i hjärnan är densamma hos alla individer, oavsett utbildning, profession och livserfarenheter. Men även detta utmanar sunda förnuftet. Kan en porträttfotograf och en musiker använda sig av exakt samma delar av hjärnan för att betrakta ansikten respektive lyssna på musik?

Nyhet och ruitin är dock relativa storheter. Det som är nytt för mig i dag kommer att vara rutin i morgon, om en månad eller om ett år. Därför måste förhållandet mellan de båda hemisfärerna vara dynamiskt, karakteriserat av en gradvis förskjutning av lokalisationen för den kognitiva kontrollen över en uppgift, från höger hemisfär till vänster. Dessutom kan det som är nytt för mig vara välbekant för dig och vice versa. Därför är det funktionella förhållandet mellan de båda hemisfärerna något olika hos olika människor.

Med informationsöverföringen från höger till vänster menar jag inte en bokstavlig förflyttning av information. Mera troligt är att mentala representationer utvecklas interaktivt i båda hernisfärerna men det är hastigheten i denna process som skiljer sig åt. Den går snabbare i höger hemisfär i tidiga skeden då en kognitiv färdighet ska läras in, men den relativa hastigheten kastar om till vänsterhemisfärens fördel under senare skeden. Hur dessa funktionella skillnader mellan de båda hemisfärerna kan uppkomma till följd av de neuroanatomiska skillnaderna tas upp på annat håll[19,20].

Beroende på utbildning, profession och livshistoria är det som är nytt for en person rutin för en annan. Därför är de båda hemisfärernas roller i kognitionen dynamiska, relativa och individualiserade. När allt kommer omkring är Konfucius gamla visdomsord tillämpligt på de båda hemisfärernas sätt att interagera, precis som det är det på alla andra grenar av neurobiologin. Och

än viktigare är att distinktionen mellan nyhet och rutin kan tillämpas på alla varelser som är kapabla till inlärning, liksom att hemisfärsskillnader som grundar sig på denna distinktion kanske redan existerar hos icke mänskliga arter. Åtminstone kan denna möjlighet undersökas experimentellt, varigenom den evolutionära kontinuiteten arterna emellan kan säkerställas. Detta är en bra mycket mer uppfordrande ram för vetenskaplig forskning.

Vetenskapshistorien är full av studier där man startat i fel ände. Vetenskapliga framsteg baseras dock inte på ett genomgripande avståndstagande från gamla sanningar när nya dyker upp. Detta skulle verkligen ha kunnat medföra en hopplös cirkelrörelse. Det är mer konstruktivt när en ny teori eller upptäckt innefattar även gammal kunskap, som ett specialfall inom ett mera allmänt begrepp. Nyhet-rutinteorin för hemisfärsspecialisering innebär inte alls att de föreställningar som traditionellt har knutit språket till vänsterhemisfären skulle vara felaktiga. I stället innefattar teorin denna förmåga som ett specialfall av ett unikt mänskligt sätt att representera information genom en välartikulerad, allmänt vedertagen kod, nämligen språket.

I den vetenskapliga världen måste även den mest rimliga och estetiskt tilltalande hypotes utsättas för empirisk prövning. En stor del av den evidens som finns till stöd för det dynamiska förhållandet mellan de båda hemisfärerna har tagits fram med relativt enkla medel. Med hjälp av dessa kunde man utforska de grundläggande egenskaperna hos det "neurala kopplingsschemat". De sensoriska banorna i hjärnan är till övervägande delen korsade: information från den vänstra halvan av yttervärlden tas i första hand emot av höger hemisfär, medan information från den högra halvan av yttervärlden i första hand tas emot av vänster hemisfär. Detta stämmer för taktil, visuell och i mindre grad för akustisk information. Naturligtvis är det under normala förhållanden så att de båda hemisfärerna interagerar och delar information genom de massiva fiberbuntar som binder dem samman, den s. k. corpus callosum (hjärnbalken) och kommissurerna. Genom att information under mycket kort tid tas emot av ena sidan av det sensoriska taltet är det möjligt att engagera bara den ena hemisfären,

nämligen den motsatta.

Detta kan åstadkommas med ganska enkla hjälpmedel. Ett av dem, takistoskopet, är en enkel visuell projektionsapparat som bygger på denna princip. Oavsett vad man anser om metoden, ligger takistoskopet antagligen bakom mer information om hur de båda hjärnhalvorna arbetar än någon annan metod. I fråga om akustisk information kan detta utföras med en apparat för dikotiskt lyssnande, huvudsakligen bestående av en bandspelare med två hörlurar[21].

En stor del av forskningen med dessa metoder kretsade kring en omformulering och vidareutveckling av den slitna gamla statiska föreställningen om de båda hemisfärernas roller. Några få värdefulla genombrott gjordes. Merparten av forskningen syftade bara till att utöka katalogen över vänster- respektive högerhemisfärsfunktioner. Emellertid ledde vissa av fynden till rent utmanande oväntade slut
satser, som ställde den vedertagna "sanningen" på huvudet. Musikbearbetning och perception av ansikten är framträdande inslag på högerhemisfärslistan. Prosopagnosi (oförmåga att känna igen ansikten) och amusi *(oförmågan att känna* igen melodier) har traditionellt betraktats som symtom på högerhemisfärsskada till följd av stroke eller andra tillstånd. Ändå visade Bevers och Chiarellos klassiska experiment ett frapperande samband mellan lateraliseringen av musikalisk bearbetning och graden av musikaliskt expertkunnande[22]. Det stämmer dock att musikaliskt naiva individer bearbetar musik mestadels med höger hemisfär. Utbildade musiker däremot bearbetar musik mestadels med vänster hemisfär. Eftersom de flesta människor är musikaliskt naiva finns det stöd för den gamla föreställningen som kopplar musikalisk förmåga till höger hemisfär, men bara i svag, begränsad mening.

Tanken på ett inneboende, obligatoriskt samband mellan musik och hemisfärsspecialicering är.inte längre hållbar. I stället förefaller det vara så att det är relativt vilken sida musikalisk information bearbetas på, beroende på ens musikaliska skolning och tidigare exponering för musik. Liknande

fynd har rapporterats i fråga om ansikten. Okända ansikten bearbetas mestadels av höger hemisfär, i enlighet med den traditionella uppfattningen. Men välbekant vänsterhemisfär[23]. Återigen ser vi ett exempel på relativitet baserad nyhet-rutin!

Ytterligare bekräftelse på nyhet-rutinprincipen för hemisfärsspecialisering kommer från dynamiska laboratoriesimuleringar av inlärningsprocessen. Antag att en fullständigt ny uppgift skapades, av en typ som försökspersonen aldrig hade varit med om förut och som inte ens hade någon anknytning till hans tidigare erfarenheter. Antag vidare att försökspersonen utsattes för en omfattande exponering för uppgiften i ett långvarigt experiment som sträckte sig över åtskilliga timmar eller till och med dagar. Med hjälp av takistoskopiska och dikotiska metoder skulle det vara möjligt att visa höger hemisfär till en början hade hand om större del av utförandet av uppgiften än vänster. Med upprepad exponering för uppgiften skulle dock mönstret bli det omvända, då vänster hemisfär alltmer skulle komma att framstå som den mest kompetenta av de båda hjärnhalvorna. Hemisfärskontrollens övergång från höger Till vänster förefaller vara ett allmängiltigt fenomen, vilket kan visas för ett brett register av inlärningsuppgifter, ickeverbala såväl som verbala. Även om de takistoskopiska och dikotiska studierna var övertygande, krävde de att stimuli skulle presenteras under förhållanden som endast hade små likheter med hur information tas emot i verkliga livet. Evidensen bakom detta var indirekt, eftersom den byggde på slutledningar snarare än direkta observationer av hjärnan. Evidensen var också inexakt, eftersom den takistoskopiska och dikotiska metoden i sig inte kan blottlägga den exakta neuroanatomin bakom informationsbearbetningen i hemisfären. Vilken relevans hade då dessa fynd för de processer som äger rum i verkligheten? Man fann att det var viktigt att visa dynamiken i hemisfärsinteraktionen i mera naturliga situationer.

En dynamisk teori för sambandet hjärnabeteende förutsätter tillgång till dynamiska redskap för att utföra experiment. Verkligt väl avpassad forskningsmetodologi med avseende på de dynamiska aspekterna av

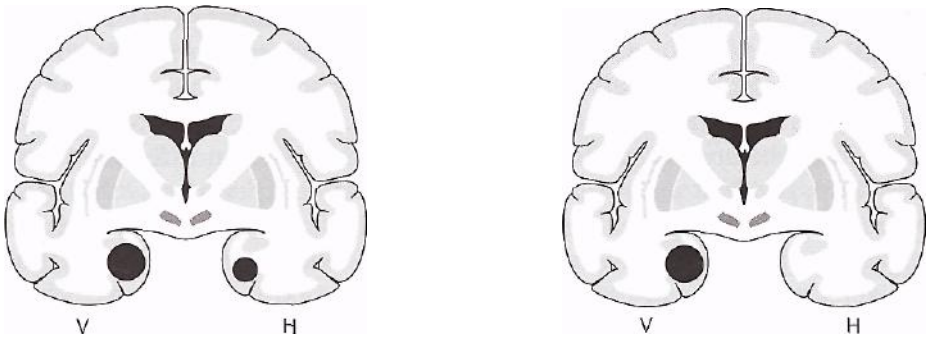
sambandet hjärnabeteende blev tillgänglig först när tekniker för funktionell hjärnavbildning började användas. Dynamiken i inlärningskurvor kan studeras genom "ögonblicksbilder" från olika skeden av inlärningskurvan, där mycket av träningen äger rum mellan avbildningstillfällena.

Ett växande antal studier med funktionella avbildningstekniker, där man använt denna metodologi tillsammans med moderna teknologier, t.ex. funktionell magnetresonanstomografi (fMRT), positronemissionstomografi (PET) pch enfotonstomografi (SPECT, single photon emission computedzed tomography). Den evidens man fått fram med dessa metoder visar också på ett nära samband mellan höger hemisfär och nyheter, respektive vänster hemisfär och rutiner.

Alex Martin och hans kolleger vid National Institute of Mental Health gjorde en särskilt övertygande demonstration av detta slag[24]. Med hjälp av PET studerade de förändringar av blodflödesmönster under det att försökspersonerna fick lära in olika typer av information: meningsfulla ord, nonsensord, verkliga objekt och nonsensobjekt. Varje typ av information presenterades två gånger, men varje gång med unika exempel. Vid det första presentationstillfället, då uppgiften var helt ny, var det i synnerhet de mesiotemporala strukturerna på höger sida som aktiverades, men denna aktivering minskade vid den andra exponeringen. I kontrast till detta höll sig aktiveringsnivån konstant i de mesiotemporala strukturerna på vänster sida. Detta illustreras i figur 5.3. Fynden är av betydelse, eftersom blodflödesnivån återspeglar den nejarala aktiveringsnivån.

I Martins studie slog det höger-till-vänsterriktade skiftet av aktivering igenom i fråga om alla fyra informationstyperna, verbal lika väl som ickeverbal. Detta innebär att kopplingen mellan höger hiemisfär och nyhet och vänster hemisfär och rutin inte beror på informationens art, utan är allmängiltig. Dessutom uppträdde skiftet i aktivering från höger till vänster, trots att de specifika exemplen inte upprepades under de båda på varandra följande försöken. Följaktligen återspeglar förändringar i aktiveringsmönster allmänna aspekter på inlärning snarare än inlärning av specifika exempel.

a) NAIV b) TRÄNAD



Figur 5.3 Förändringar i regional hjärnaktivering som funktion av att en uppgift blir mer välbekant. Höger hemisfär är särskilt aktiv när uppgiften är ny (a), men aktiveringen minskar med träning (b). Illustratör: Lena Lyons

Liknande resultat har rapporterats av en grupp brittiska neuroforskare[25]. Både vad beträffar ansikten och symboler var exponering för okända stimuli associerad med en ökning av högersidig occipital (fusiform) aktivering. Till skillnad från detta var ökande grad av förtrogenhet associerad med minskning av högersidig occipital aktivering och ökning av vänstersidig occipital aktivering. Precis som i Martins studie föreligger nyhet-förtrogenhetseffekten oavsett vilken typ av stimulus det rör sig om. Detta gäller både för symboler (som enligt det ortodoxa synsättet skulle vara förbundna med vänster hemisfär) och för ansikten (som enligt det ortodoxa synsättet skulle vara förbundna med höger hemisfär).

Med hjälp av PET undersökte Gold och medarbetare förändringarna i mönstren av regionalt cerebralt blodflöde (rCBF) under inlärning av en komplex "frontallobsuppgift" (en kombination av fördröjd respons och fördröjd växling) hos friska försökspersoner[26]. Tidiga (naiva) och sena

(tränade) faser i inlärningskurvan jämfördes. Frontallobsaktiveringen var tydlig i båda faserna men avsevärt större i den tidiga fasen än i den sena. Särskilt anmärkningsvärd var förändringen av relativ aktivering. I den tidiga fasen var rCBF-aktiveringen större i den högra prefrontala regionen än i den vänstra. I den senare fasen var mönstret det omvända, med en större rCBF-aktivering i de vänstra prefrontala strukturerna än i de högra. Detta åtföljdes av en total minskning av prefrontal aktivering.

Shadmehr och Holcomb studerade regionalt blodflöde med hjälp av PET under inlärning av en komplex motorisk uppgift som krävde att försökspersonen kunde förutsäga och styra beteendet hos en robotliknande anordning[27]. Aktivitetsökning under tidiga skeden av inlärningen i förhållande till utgångsvärdena noterades i prefrontala kortex på höger sida (mellersta frontala gyrus). En ökning av aktiviteten under senare skeden av träningen noterades däremot i bakre parietala kortex på vänster sida, dorsala premotoriska kortex på vänster sida samt främre cerebellära kortex på höger sida.

Haier och hans kolleger studerade glukosmetabolismen med PET vid inlärning av ett populärt datorbaserat pussel (Tetris)[28]. Efter fyra till
åtta veckors daglig träning med Tetris minskade metabolismen i ytliga kortikala regioner, trots en mer än sjufaldig förbättring av resultatet. De försökspersoner som förbättrade sina Tetrisresultat mest uppvisade den största minskningen av glukosmetabolismen efter att ha övat sig inom olika områden.

Berns, Cohen och Mintun studerade regionalt blodflöde med PET vid inlärning, och omlärning, av regelstyrda relationssystem ("grammatiker")[29] Grammatik A introducerades först, följd av grammatik B. Skillnaden mellan de båda grammatikerna var alltför subtil för att försökspersonerna skulle kunna uppfatta att en övergång skett. En serie av ögonblicksbilder av blodflödet togs under tiden grammatik A och sedan grammatik B lärdes in. Inlärning av grammatik A karakteriserades av en inledande våg av aktivering i ventrala striatum på höger sida, liksom vänster premotoriska och

vänster främre cingulata strukturer, med en följande minskning av aktiveringen. Till skillnad från detta noterades en gradvis ökning av aktiveringen i den dorsolaterala prefrontala och den bakre parjetala regionen på höger sida. Introduktionen av grammatik B ledde till en andra våg av aktivering i vänster premotoriska och vänster främre cingulata regioner respektive ventrala striatum på höger sida, med en följande nedgång.

Raichle och hans kolleger studerade det regionala blodflödet med PET under en lingvistisk uppgift (att komma på passande verb till visuellt presenterade substantiv)[30]. En lista på substantiv introducerades först (naivt tillstånd) och ersattes sedan, efter avsevärd övning, av en ny lista (nytt tillstånd). Naivt utförande karakteriserades av en speciell aktivering i följande barkområden: främre cingulum, vänster prefrontalt, vänster temporalt samt höger cerebellärt. Aktiveringen försvann praktiskt taget till följd av träning och återställdes delvis under de nya förhållandena, i och med införandet av en ny substantivlista. Ytterligare analys visade påtaglig högersidig cerebellär aktivering under naiva och nya förhållanden, men däremot inte efter träning. I kontrast till detta förelåg signifikant vänstersidig medial occipital aktivering efter träning, men inte under naiva eller nya förhållanden.

Tulving och hans kolleger studerade blodflödesmönstret (rCBF) med PET för nyhet respektive förtrogenhet i fråga om att känna igen ansikten"[31]. Förtrogenhet associerades med aktivering i ett brett nätverk av frontala och parietooccipitaia områden bilateralt. Nyhet
associerades med aktivering av ett brett nätverk av temporala, parietala och occipitala områden bilateralt. Dessutom associerades nyhet med en distinkt asymmetrisk aktivering, till höger men inte till vänster, av hippokampala och parahippokampala strukturer.

Vi kan då konstatera att den mängd evidens som finns att tillgå ger en sammanhängande bild och att det råder en imponerande överensstämmelse mellan de äldre "lågteknologiska" takistoskopiska och dikotiska metoderna och state-of-the-art-metoderna inom funktionell hjärnavbildning. Det verkar som om den cerebrala orkestern är uppdelad i två grupper av musiker. De

som sitter till höger om mittgången är snabbare med att uppnå ett grundläggande bemästrande av ny repertoar, men i det långa loppet och med vederbörlig träning är det de som sitter på vänster sida som kommer närmare perfektionen. Om vi använder oss av liknelsen med ett företag tycks den stora organisation som hjärnan utgör bestå av två huvudavdelningar: en som har hand om relativt nya projekt och en som håller i gång etablerade, pågående produktionslinjer. I själva verket är båda hjärnhalvorna involverade i alla kognitiva processer, men deras *relativa grad av involvering* varierar utifrån nyhet-rutinprincipen.

Förskjutningen av lokalisationen för den kognitiva kontrollen från höger till vänster hemisfär förekommer på många tidsskalor: från minuter eller timmar, som i experimenten med inomexperimentell inlärning, till år och årtionden, som vid inlärning av komplexa färdigheter och koder, inklusive språket. Denna övergång kan också urskiljas på den skala som omfattar en individs liv. Man kan hävda att hela den mänskliga civilisationens historia har karakteriserats av en relativ förskjutning av den kognitiva tonvikten från höger till vänster hemisfär, beroende på en ackumulering av färdiggjorda kognitiva "mallar". Dessa kognitiva mallar lagras externt med olika kulturella medel, dit exempelvis språket hör, och internaliseras av individer under inlärningens gång som ett slags kognitiva "halvfabrikat". Varje försök att översätta Vygotskijs kulturhistoriska psykologi[2] till neuroanatomiska termer leder oundvikligen till denna slutsats. Med en mera poetisk, metaforisk anstrykning kom Julian Jaynes fram till en liknande slutsats då han översatte "hjärnans tvåkammarsystem" med "gudarnas röster", med utgångspunkt i att det var höger hemisfär som vägledde våra förfäder när de manövrerade sig igenom nya situationer för tre tusen år sedan[33].

Noas dilemma och hjärnans landskap

Under de senaste årtiondena har hemisfärsspecialisering blivit ett trendigt ämne inom populärvetenskapen. Man talar ofta om terapier för höger- respektive vänsterhjärnan, karakteristika hos höger-respektive vänsterhjärnan och personligheter med dominans för höger- eller vänsterhjärnan. Men det är viktigt att göra klart för sig att de båda

hjärnhalvorna har mer som förenar än som skiljer dem åt. Musklerna som sitter i samma positioner på varsin sida om mittgången spelar likadana instrument. Hemisfärsspecialiseringen är bara två parallella variationer på samma grundtema.

Enligt detta tema är occipitalloberna involverade i synen, temporalloberna i auditiv perception och parietalloberna i taktil och somatosensorisk perception. Men den mänskliga hjärnan är mer än bara en samling sensoriska stationer, avsedda för snävt avgränsade uppgifter. Vi har förmåga att känna igen komplexa mönster, förstå språk och analysera matematiska samband. Vad finns det för neural bas för dessa och andra komplexa mentala funktioner? Som vi kommer att se består orkestern av många musiker, vilkas bidrag till det gemensamma framförandet inte låter sig beskrivas på något enkelt sätt och vilkas placering i rummet är både komplex och flytande - i sanning ett sätt att leka "Hela havet stormar".

Neuroforskarna har av tradition förlitat sig på effekterna av hjärnskador för att skaffa sig kunskap om hur den normala hjärnan fungerar. I sin allra enklaste form ser logiken bakom en sådan undersökning ut på följande sätt: Låt oss anta att en skada på område A i hjärnan drabbar den kognitiva funktionen A', men däremot inte funktionerna B', C' och D'. En skada på område B å andra sidan drabbar den kognitiva funktionen B', men inte de kognitiva funktionerna A', C' och D' och så vidare. Vi kan då sluta oss till att område A svarar för den kognitiva funktionen A', område B för den kognitiva funktionen B' och så vidare.

Denna metod kallas *principen för dubbel dissociation.* Denna ärevördiga metod utgör själva kärnan i den klassiska neuropsykologin. Den har bidragit till vår förståelse av de komplexa sambanden mellan hjärnan och kognitionen mer än någon annan metod hittills har gjort. Dock är den bristfällig på mer än ett sätt. I en hjärna som i hög grad är interaktiv måste en skada på ett område påverka funktionen även på andra håll. En skadad hjärna undergår olika former av naturlig reorganisering

("piasticitet"), vilket gör den till en ganska otillförlitlig modell för normal funktion. Dessa brister till trots har dock lesionsmetoden försett oss med en uppsjö av viktig information om hjärnan, och alla våra aktuella teorier om hjärnans funktion baseras i större eller mindre utsträckning på dessa uppgifter.

De effekter en hjärnskada får på kognitionen hjälper oss inte bara att besvara frågan "var?" utan också frågan "vad?". Genom att observera hur kognitionen på en mängd sätt kan desintegreras, börjar vi bättre förstå hur naturen "splittrar upp" de mentala funktionerna i specifika kognitiva operationer och hur dessa operationer kan kopplas till olika områden i hjärnan.

På senare år har tillkomsten av kraftfulla funktionella hjärnavbildningsmetoder förändrat hela arbetssättet för den kognitiva neurovetenskapen. Som tidigare nämnts innefattar dessa metoder positronemissionstomografi (PET), enfotonstomografi (SPECT) och i synnerhet funktionell magnetresonanstomografi (fMRT). Baserade på skilda fysikaliska principer, allt från radioaktiv substansemission till lokala magnetfältsförändringar, har dessa metoder bara en sak gemensamt: De gör det möjligt för oss att direkt observera mönstren av fysiologisk aktivitet i olika delar av hjärnan då försökspersonerna är sysselsatta med olika kognitiva uppgifter. En framstående amerikansk psykolog, Michael Posner, liknade den betydelse funktionell hjärnavbildning haft för den kognitiva neurovetenskapen vid den betydelse teleskopet haft för astronomin. Precis som uppfinningen av teleskopet i början av 1600-talet möjliggjorde direkt observation av makrokosmos, har införandet av funktionell hjärnavbildning i slutet av 1900-talet satt oss i stånd att direkt observera hjärnans arbete för första gången i historien.

Funktionell hjärnavbildning har sina begränsningar. De flesta metoderna mäter inte neural aktivitet direkt. I stället bygger de på "surrogatmått" eller "markörer": blodflöde, glukosmetabolism och så vidare. Det finns dock starka belägg för att dessa markörer relativt väl återspeglar nivån av neural aktivitet. En annan begränsning har att göra med vår förmåga att identifiera

källorna till aktivering, genom att relatera olika aspekter av aktivering till specifika mentala operationer. Inom neuroforskningen pågår arbetet med att utveckla alltmer kraftfulla statistiska metoder för att lösa detta problem.

Det finns också ett annat problem som hänger ihop med å ena sidan torhållandet mellan uppgiftens svårighetsgrad och den ansträngning som krävs, och å andra sidan styrkan i den signal som registreras av avbildningsapparaten (fMRT, PET eller SPECT). I takt med att uppgiften blir alltmer välbekant och bemästringen av den förbättras, faller vanligtvis signalstyrkan[34], l princip kan detta innebära att en i hög grad automatiserad, enkel uppgift som inte kräver någon egentlig ansträngning inte ger upphov till någon detekterbar signal. Men enkla och lätt genomförda kognitiva uppgifter är inte "extrakraniella". Också de löses inne i våra huvuden och hjärnska-dor påverkar även dem. Faktum är att *merparten* av våra mentala processer är automatiska och sker utan ansträngning, utförda, om man så vill, med autopiloten inkopplad. De ansträngande och medvetet kontrollerade kognitiva uppgifterna däremot utgör bara en mindre del av vårt mentala liv.

Det finns en faktisk möjlighet att upplösningen i de apparater för funktionell hjärnavbildning som vi för närvarande har tillgång till begränsar vår förmåga att avbilda till de uppgifter som är förhållandevis ansträngande, medan de mindre ansträngande automatiska uppgifterna inte lyckas ge upphov till någon detekterbar signal. De flesta relativt komplexa kognitiva aktiveringsuppgifter som används i experiment består antagligen av komponenter av såväl mer som mindre ansträngande slag. Därför kan deras "aktiveringslandskap" vara illusoriska, genom att de återspeglar isolerade toppar med osynliga dalar emellan. Vad du ser kan vara bra mycket mindre än vad du får. Att försöka göra antaganden om hjärnans aktiveringsmönster vid en kognitiv uppgift med underlag av data från funktionell hjärnavbildning kan vara som om Noa hade försökt gissa sig fram till hur landskapet i Mesopotamien såg ut efter syndafloden genom att ta sikte på toppen av Ararats berg som stack upp över vattnet. Förståelse för förhållandet mellan signalstyrka och svårighetsgrad på tydligt kvantitativa uppgifter kan vara till

hjälp då man ska tolka kognitiva aktiveringsdata från fMRT och PET. De teknologier för hjärnavbildning som vi i dag har att tillgå är ovärderliga redskap för den kognitiva neurovetenskapen, förutsatt att vi är medvetna om deras begränsningar och inte ser på resultaten alltför okritiskt och bokstavligt.

Det är alltid spännande när nya vetenskapliga metoder införs. Samtidigt hotar detta stabiliteten hos etablerade antaganden.

De flesta vetenskapliga upptäckter utvidgar och vidareutvecklar tidigare ackumulerad kunskap snarare än vederlägger den. De punkter som innebär diskontinuitet i flödet av vetenskapligt framåtskridande är relativt sällsynta. När de inträffar och de gamla antagandena överges till förmån för något radikalt annorlunda, säger vi att ett "paradigmskifte" har ägt rum. Bland vetenskapshistoriker har debattens vågor gått höga om förhållandet mellan framåtskridande inom det vetenskapliga metodområdet och begreppsmässiga genombrott. Vad är det som driver vad? Det är inte alla nya vetenskapliga metoder, hur revolutionerande de än må vara, som leder till ett omedelbart begreppsmässigt paradigmskifte. De goda nyheterna är att nyligen framtagna resultat av funktionell hjärnavbild-ning i stort sett har bekräftat de insikter man tidigare vunnit med hjälp av lesionsstudier. De dåliga nyheterna är att vi fortfarande väntar på att få se mera avgörande begreppsmässiga genombrott.

Ett stort tack till professor *Elkhonon Goldberg*, till *Oxford University Press* och *Studentlitteratur*, som alla utan kostnad låter oss publicera denna text.
Den är översatt av *Gunnel Wallgren* och ingår i boken ”*Den civiliserade hjärnan – Frontalloberna och människans exekutiva funktioner*.” (© författaren) www.studentlitteratur.se

Noter:

.

1 F. J. Gäll: *Sur les fonctions du cerveau. 6* vols. Paris, 1822-1823
2 K. Kleist: *Gehimpathologie.* Leipzig: Barth, 1934
3 P. Broca. Remarques sur le siége de la faculté du language articulé. *Bull Soc Anthrop 6* (1861).
4 C. Wernicke: *Der aphasische Symptomencomplex.* Breslau, 1874.
5 M. LeMay. Morphological cerebral asymmetries of modern man, fossil man, and nonhuman primate. *Ann N Y Acad Sä* 280 (1976): 349-366.
6 M. C. de Lacoste, D. S. Horvath & D. J. Woodward. Possible sex differences in the developing human fetal brain. *J Clin Exp Neuropsychol* 13; 6 (1991): 831-846.
7 M. LeMay. Morphological cerebral asymmetries of modern man, fossil man, and nonhuman primate. *Ann N Y Acad Sci* 280 (1976): 349-366.
8 M. C. Diamond. Rät forebrain morphology: right-left; male-female; young-old; enriched-impoverished. I S. D. Glick (red.) *Cerebral Lateratity in Nonhuman Spedes.* New York: Academic Press, 1985; M. C. Diamond, G. A. Dowling & R. E. Johnson. Morphologic cerebral cortical asymmetry in male and female råts. *Exp Neuroi* 71; 2 (1981): 261-268.
9 N. Geschwind & W. Levitsky. Human brain: left-right asymme-tries in temporal speech region. *Science* 161; 837 (1968): 186-187.
10 M. LeMay & N. Geschwind. Hemispheric differences in the brains of great apes. *Brain Behav Evol* 11; l (1975): 48-52.
11 P. J. Gannon et al. Asymnietry of chimpanzee planum temporale: humanlike pattern of Wernicke's brain ianguage area homolog. *Science* 279; 5348 (1998): 220-222.
12 S. D. Glick, D. A. Ross & L. B. Hough. Lateral asymmetry of neurotransmitters in human brain. *Brain Res* 234; l (1982): 53-63.
13 S. Sandu, P. Cook & M. C. Diamond. Rät cortical estrogen receptors: male-female, right-left. *Exp Neurol* 92; l (1985): 186-196.
14 S. D. Glick, R. C. Meibach, R. D. Cox & S. Maayani. Multiple and interrelated functional asymmetries in rät brain. *Life Sci* 25; 4 (1979): 395-400.
15 S. A. Sholl & K. L. Kim. Androgen receptors are differentially distributed between right and left cerebral hemispheres of the fetal male rhesus monkey. *Brain Res* 516; l (1990): 122-126.
16 E. Goldberg & L. D. Costa. Hemisphere differences in the acquisition and use of descriptive systems. *Brain Lang* 14; l (1981): 144-173.
17 H. Simon: *The Sciences of the Artificial.* Cambridge: MIT Press, 1996.
18 S. Grossberg (red.), *Neural Networks and Natural Jntelligence.* Cambridge: MIT Press, 1988.
19 E. Goldberg & L. D. Costa. Hemisphere differences in the acquisition and use of descriptive systems. *Brain Lang* 14; l

(1981): 144-173.
20 För relevanta datorbaserade modeller som bygger på formella neurala nätverk, se S. Grossberg (red.), *Neural Networks and Natural Intellige nce.* Cambridge: MIT Press, 1988; R. A.Jacobs & M. I. Jordan. Computational consequences of a bias toward short connections. / *Cogn Neurosc* 4 (1992): 323-336; R. A. Jacobs, M. I. Jordan & A. G. Barto. Task decomposition through competition in a modulär connectionist architecture: the what and where vision tasks. *Cognit Sci* 15 (1991):219-250.
21 För en översikt, se S. Springer & G. Deutsch: *Left Brain, Right Brain: Perspective from Cognitive Neuroscience.* 5:e upplagan. New York: W. H. Freeman & Co, 1997.
22 T. G. Bever & R. 1. Chiarello. Cerebral dominance in musicians and nonmusicians. *Science* 185; 150 (1974): 537-539.
23 C. A. Marzi & G. Berlucchi. Right visual field superiority for accuracy of recognition of famous faces in normals. *Neuropsychologia* 15; 6 (1977): 751-756.
24 A. Martin, C. L. Wiggs & J. Weisberg. Modulation of human medial temporal lobe activity by form, meaning, and experience. *Hippocampus* 7; 6 (1997): 587-593.
25 R. Henson, T. Shallice & R. Dolan. Neuroimaging evidence for dissociable forms of repetition prirning. *Science* 287; 5456 (2000): 1269-1272.
26 J. M. Gold et al. PET validation of a novel prefrontal task: delayed response alteration. *Neuropsychology* 10 (1996): 3-10.
27 R. Shadmehr & H. H. Holcomb. Neural correlates of motor memory consolidation. *Science* 277; 5327 (1997): 821-825.
28 R. J. Haier, B. V, Siegel jr., A. MacLachlan, E. Soderling, S. Lottenberg & M. S. Buchsbaum. Regional glucose metabolic changes after learning a complex visuospatial/motor task: a positron emission tomographic study. *Brain Res* 570; 1-2 (1992): 134-143.
29 G. S. Berns, J. D. Cohen & M. A. Mintun. Brain regions responsive to novelty in the absence of awareness. *Science* 276; 5316 (1997): 1272-1275.
30 M. E. Raichle, J. A. Fiez, T. O. Videen, A. M. MacLeod, J. V Pardo, P. T. Fox & S. E. Petersen. Practice-related changes in human brain functional anatomy during nonmotor learning. *Cereb Cortex* 4; l (1994): 26.
31 E. Tulving, H. J. Markowitsch, F. E. Craik, R. Hiabib & S. Houle. Novelty and familiarity activations in PET studies of memory encoding and retrieval. *Cereb Cortex* 6; l (1996): 71-79.
32 L. Vygotsky: *Thought and Language.* A. Kozulin (red.). Cam bridge: MIT Press, 1986.
33 J. Jaynes: *The Origin of Consciousness in the Breakdown of the Bicameral Mind.* New York: Houghton Mifflin Company 1990-
34 J. M. Gold, K. F. Berman, C. Randolph, T. E. Goldberg, D. Weinberger. PET validation of a novel prefrontal task: delayed response alteration. *Neuropsychology* 10 (1996): 3-10; R. J. Haier et al. Regional glucose metabolic changes after learning a com

plex visuospatial/motor task: a positron emission tomographic