

Bihevioralna i cerebralna lateralnost kod životinja

Dragičević, Katarina

Undergraduate thesis / Završni rad

2018

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:588217>

Rights / Prava: [In copyright](#)/[Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-07-18**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO-MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

BIHEVIORALNA I CEREBRALNA LATERALNOST KOD ŽIVOTINJA
BEHAVIORAL AND CEREBRAL LATERALITY IN ANIMALS

SEMINARSKI RAD

Katarina Dragičević

Preddiplomski studij molekularne biologije

(Undergraduate study of molecular biology)

Mentor: doc.dr.sc. Duje Lisičić

Zagreb, 2018.

Popis korištenih kratica koje nisu objašnjene dalje u tekstu:

SHH = sonic hedgehog

Inv = inversion of embryonic turning (inversin)

Iv = inversus viscerum

Kif3a,b = kinesin family member 3a,b

Pitx2 = paired-like homeodomain transcription factor 2

FGF-8 = fibroblast growth factor 8

SADRŽAJ

1. UVOD	4
2. ISTRAŽIVANJA LATERALNOSTI NA ŽIVOTINJAMA.....	6
2.1. Bihevioralna istraživanja na nekim skupinama kralježnjaka.....	6
2.1.1. Lateralnost kao posljedica morfologije	6
2.1.2. Lateralnost kao posljedica hemisferne asimetrije.....	8
2.1.2.1. <i>Podarcis muralis</i>	8
2.1.2.2. <i>Orcinus orca</i>	9
2.1.2.3. <i>Miniopterus schreibersii</i>	10
2.2. Genetička istraživanja na miševima	11
2.3. Utjecaj ekoloških čimbenika na lateralnost	13
3. EVOLUCIJA LATERALNOSTI.....	16
4. ZAKLJUČAK	17
5. LITERATURA.....	18
6. SAŽETAK.....	22
7. SUMMARY	23

1. UVOD

Lateralnost je karakteristika raširena unutar carstva životinja za koju se smatra da je razvijena vrlo rano u prošlosti. Promatrajući povijest istraživanja lateralnosti, taj se pojam s vremenom podijelio na cerebralnu lateralnost i bihevioralnu lateralnost. Bihevioralna lateralnost označava preferentno korištenje jedne strane tijela u odnosu na drugu stranu (Csermely i Regolin, 2013.), a cerebralna lateralnost odnosi se na podjelu u procesiranju informacija u mozgu s obzirom na lijevu i desnu hemisferu (Magat i Brown, 2009.). Iako je lateralnost prvotno otkrivena u istraživanjima na ljudima i povezanim s višim kognitivnim mogućnostima (Maciejewska, 2015.), tijekom godina uočen je porast istraživanja lateralnosti i na ostalim kralježnjacima. U posljednje je vrijeme dokazano postojanje lateralnosti i kod beskralježnjaka, što upućuje na to da lateralnost živčanog sustava nije odlika vezana isključivo za kompleksne organizme, nego i za one jednostavnije (Frasnelli, 2012.).

Bihevioralna lateralnost posljedica je asimetričnih tjelesnih karakteristika i hemisferne asimetrije. Primjerice, odgovori na strah i bijeg od predatora su karakteristične specijalizacije desne hemisfere, a preferentno se projiciraju na lijevu stranu tijela (Rogers i Andrew, 2002.). Ona se može pojaviti na dvije razine: lateralnost na razini populacije i lateralnost na razini jedinke. Ukoliko lateralnost varira među pojedincima, odnosno, ukoliko postoji razlika između preferentnog odabiranja lijeve i desne strane pojedinaca u populaciji, radi se o lateralnosti na razini jedinke. Primjer takve lateralnosti se može dobro promotriti na odabiranju šape kod miševa i štakora, gdje polovica populacije odabire desnu šapu za sakupljanje hrane, a druga polovica lijevu šapu (Glick, 1985.). Nasuprot tome, moguće je da većina pojedinaca u populaciji pokazuje identičnu preferenciju prema lijevoj ili desnoj strani tijela te se u tom slučaju takva pojava naziva lateralnost na razini populacije (Vallortigara i Rogers, 2005.). Primjer takve lateralnosti nalazi se kod dugokrilih pršnjaka (*Miniopterus schreibersii*), prve vrste šišmiša sa sposobnošću eholokacije kod koje je potvrđena lateralnost pri odabiru lijevog prednjeg uda u svrhu penjanja (Zucca, 2010.).

Unatoč tome što geni do određene granice određuju obrasce lateralnosti jedinki, što je dobro prikazano u istraživanjima na miševima (Li i sur., 2008.), njihova uloga nije najveća u određivanju svih oblika lateralnosti. Tako je kod nekih vrsta ptica otkriveno da je lateralnost vizualne percepcije određena osvjetljavanjem desnoga oka embrija u kasnom stadiju. Osvjetljavanje desnoga oka uzrokuje stvaranje više vizualnih projekcija iz lijeve strane talamusa do desne Wulst regije prednjega mozga, nego iz desne strane talamusa u lijevu

stranu Wulst regije (Rogers i Deng, 1999.). Budući da lijeva strana talamusa prima podražaje desnoga oka, pilić njime može razlikovati kamenčiće od zrnja prilikom kljucanja, za razliku od lijevog oka kojim će nasumično ključati sve objekte (Rogers, 1997.). Takve primjere moguće je naći i među brojnim drugim skupinama te je stoga potrebno vršiti daljnja istraživanja u svrhu razumijevanja funkcija u mozgu i njegove evolucije.

2. ISTRAŽIVANJA LATERALNOSTI NA ŽIVOTINJAMA

2.1. Bihevioralna istraživanja na kralježnjacima

2.1.1. Lateralnost kao posljedica morfologije

Postojanje lateralnosti potvrđeno je unutar cijele linije kralježnjaka pa čak i na onim najnižim pripadnicima poput sljepulja koje pokazuju preferenciju pri savijanju u smjeru kazaljke na satu ili smjeru obrnutom od kazaljke na satu (Miyashita i Palmer, 2014.). I drugi vodeni kralježnjaci postali su predmet ovakvih istraživanja, poput *Perissodus microlepis* (Slika 1.) To su ciklidi koje karakterizira lepidofagija, tj. hranjenje



Slika 1. *Perissodus microlepis*. (Izvor: <https://alchetron.com/Perissodus-microlepis>).

ljuskama, te je na njima uočeno lateralizirano predatorsko ponašanje temeljeno na asimetričnoj morfologiji usta (Takeuchi i Oda, 2017.). Takva lateralnost definirana je na razini pojedinca budući da se unutar jedne populacije mogu naći i lijevousti i desnousti pojedinci (Slika 2.), čiji smjer napada na plijen odgovara skeletalnoj asimetriji usnog otvora (Liem i Stewart, 1976.).

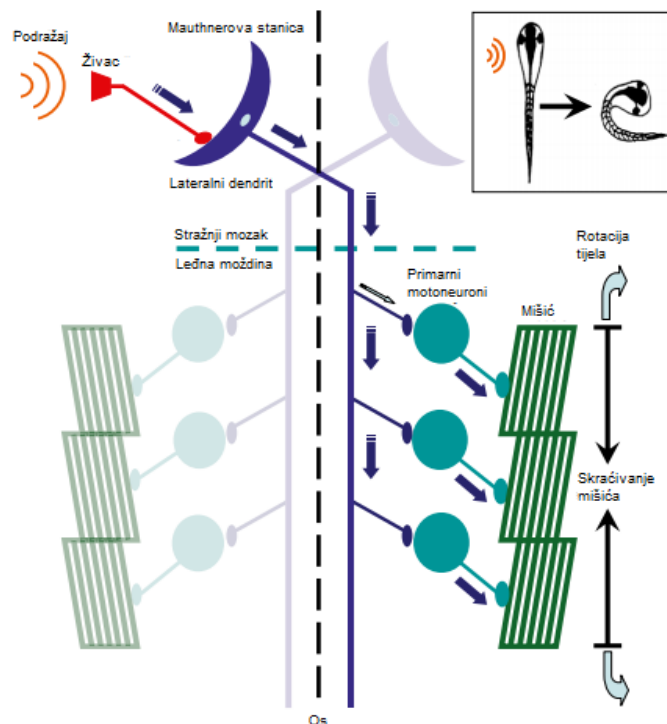


Slika 2. Ljevousti i desnousti ciklidi. (Izvor: Takeuchi i Oda, 2017.).

U radu skupine znanstvenika Takeuchi i Oda (2017.) dokazano je da je lateralizirano predatorstvo kod *P. microlepis* naučeno ponašanje s obzirom na to da mladi ciklidi nisu pokazivali preferenciju od rođenja, već su je stekli s vremenom. Naime, mladi ciklidi su u

eksperimentalnim uvjetima promatrani tijekom nekoliko sesija lova unutar kojih su svaki sljedeći put postajali sve uspješniji u hvatanju plijena. To je impliciralo na to da su upamtili određen obrazac napada kao uspjeh, odnosno neuspjeh, na osnovu toga s koje su strane napali plijen, što je direktna posljedica asimetrije usnoga otvora. Temeljem uočenoga, donesen je zaključak da ovi lepidofagi razvijaju „jasnu preferenciju za napade s dominantnom stranom tijela nakon stečenog iskustva u prehrani ljuskama“ (Takeuchi i Oda, 2017.).

Potvrđena je i poveznica između dominantne strane kod karakterističnog pokreta savijanja u obliku slova „C“ za vrijeme napada na plijen i bježanja od predatora kod odraslih jedinki. To ukazuje na bilateralnu simetričnost mišićne aktivnosti i neuralnih mehanizama leđne moždine koji kontroliraju taj pokret. Pretpostavka je da se mehanizam, koji kontrolira asimetričnu neuralnu aktivnost, nalazi supraspinalno. Signal koji uzrokuje dotični pokret započinje u Mauthnerovim stanicama (Sillar, 2009.) koje podražaj primaju preko retine i šalju odgovor kontralateralno kroz moždinu do trupnih mišića (Eaton i sur., 1981.) (Slika 3.). Ukoliko je pokret savijanja uzrokovan Mauthnerovim stanicama, znači da je jedan od bilateralnih puteva Mauthnerovih stanica dominantniji i učinkovitiji, što direktno utječe na preferenciju prilikom lepidofagije (Takeuchi i Oda, 2017.).



Slika 3. Prikaz signalnog puta od primanja podraža do reakcije. (Prilagođeno prema: Sillar, 2009.).

2.1.2. Lateralnost kao posljedica hemisferne asimetrije

2.1.2.1. *Podarcis muralis*

Dokazano je da mnoge životinje imaju lateraliziran mozak, tj. da su im hemisfere podijeljene kada je u pitanju kontrola specifičnih funkcija. Takva je pojava često proučavana na osjetilu vida i to posebice kod životinja čije su oči smještene lateralno na glavi (Martin i sur., 2010.). Postojanje hemisferne asimetrije i lateralizacije kontrole specifičnih funkcija predstavlja oblik prednosti zbog nepostojće inkompatibilnosti između odgovora potaknutih podražajima iz dvaju različitih vidnih polja (Vallortigara, 2000.). Iz ovog razloga životinje s lateraliziranim funkcijama imaju mogućnost paralelnog procesiranja informacija (Martin i sur., 2010.).

Jedan takav primjer može se promotriti na vrsti zidnoga guštera *Podarcis muralis* (Slika 4.), kod kojeg je primjećeno preferentno korištenje lijeve hemisfere prilikom promatranja plijena i desne hemisfere tijekom bježanja od predatora u laboratorijskim uvjetima (Bonati i sur., 2010.).



Slika 4. *Podarcis muralis*.

(Izvor:https://www.flickr.com/photos/pierre_et_nelly/22473233262).

Jednako tako, i u prirodi je uočeno slično ponašanje prilikom bježanja od napadača koji je predstavljao predatora. Gušter bi se, bez obzira na početnu poziciju glave, prilikom susreta s napadačem okrenuo lijevom stranom prema njemu i promatrao ga lijevim okom (Martin i sur., 2010.). To potvrđuje razmatranja iz rada Bonati i sur. (2010.) da se centar za antipredatorstvo, tj. bježanje od predatora i opasnosti, nalazi u području desne hemisfere kod vrste *Podarcis muralis*. Unatoč tome što je bježanje od predatora oblik motoričke aktivnosti, ona zahtjeva opažanje kontralateralnog vidnog senzoričkog sustava kako bi bijeg bio efikasan (Bonati i sur., 2010.).

Brown i sur. (2007.) otkrili su da se postotak pojedinaca u populaciji, koji pokazuju lateralnost, povećava s povećanom stopom predatorstva oko njih. Dakle, jednako tako bi se s povećanjem stope predatora kojima gušter predstavlja plijen (npr. lat. *Circaetus gallicus*, hrv. orao zmijar) mogao povećavati i udio guštera u populaciji koji koriste svojstvo lateralnosti u svrhu bježanja (Martin i sur., 2010.).

2.1.2.2. *Orcinus orca*

Kitovi su red sisavaca čiji je areal isključivo vodeni i pretežito morski, izuzevši nekoliko vrsta riječnih dupina (Wilson i Reeder, 2005.). Unatoč tome što žive duboko u vodi i mraku, imaju dobro razvijen osjet vida (Dawson, 1980.), a oči im se nalaze semilateralno s prekriženjem optičkih živaca iz desnoga oka u lijevu hemisferu i obratno (Marino, 2006.). Primjer lateralnosti na vrsti *Orcinus orca* (Slika 5.) zamjećen je pri plivanju mladih s desne strane te promatranju majke s lijevim okom (Karenina i sur., 2013.). Također, uočena je i razlika u ponašanju između situacija u kojima se susreću s nepoznatim objektom i situacija koje su im poznate i ugodne: pri napadu promatraju metu s desnim okom, ali prilikom iskakanja iz vode i igre nije uočena lateralnost padanja u vodu (Chanvallon i sur., 2017.) .



Slika 5. *Orcinus orca*. (Izvor: <http://wall2born.com/data/out/430/image-44540418-free-orca-wallpaper.jpg>).

U svome radu su Chanvallon i sur. (2017.) prikazali da odrasle ženke vrste *Orcinus orca* promatraju čovjeka (objekt) desnim okom, ali da takva preferencija jednog oka nije pronađena kod mužjaka i mladih. Jednako tako, mužjaci su puno češće i odlučnije prilazili objektu, dok su ženke i mladi bili oprezniji i nisu se pretjerano približavali. To potvrđuje dominaciju desne hemisfere pri promatranju objekta od interesa. Također, činjenica da su ženke orki manje prilazile objektu posljedica je korištenja ehlokacije kao sredstva za proučavanje, što ide u prilog teoriji da su ženke opreznije prilikom približavanja objektima.

2.1.2.3. *Miniopterus schreibersii*

Šišmiši kao jedini sisavci koji mogu aktivno letjeti, spadaju u red *Chiroptera* koji se dijeli na dva podreda: *Megachiroptera* i *Microchiroptera*. *Miniopterus schreibersii* (Slika 5.) spada u podred *Microchiroptera* kojeg karakterizira sposobnost eholokacije, a čime mu je omogućen život u potpunom mraku.



Slika 5. *Miniopterus schreibersii*.

(Izvor:http://simplenote.16mb.com/index.php?r=species/index&Species_page=2).

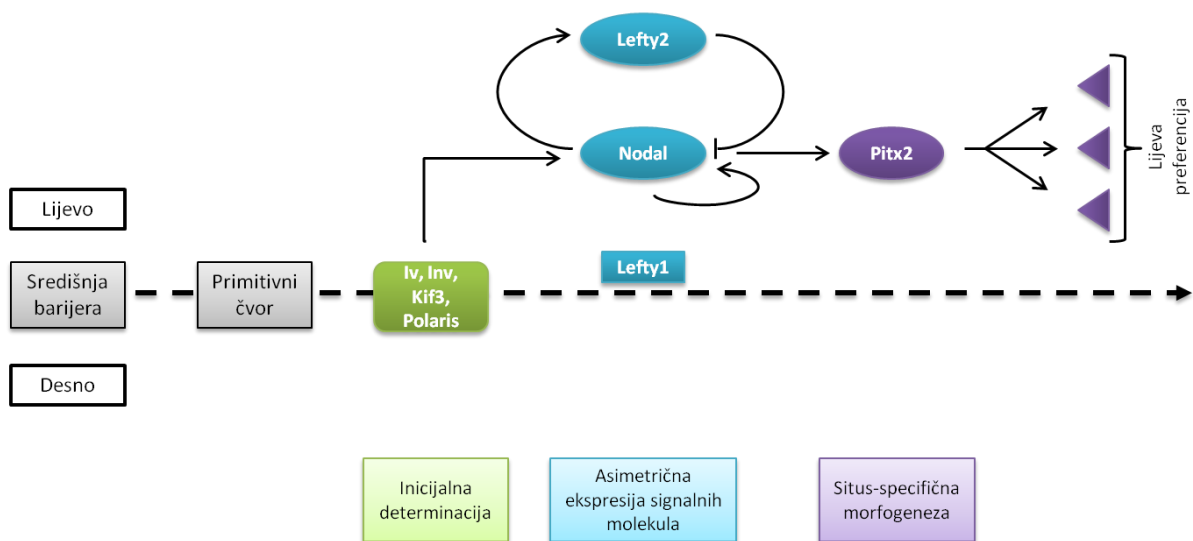
Osim sposobnosti eholokacije, podred *Microchiroptera* ima karakteristično razvijene prednje udove i krila, koja su jako osjetljiva zahvaljujući Merkelovim stanicama (Yin i sur., 2009.), te iz tog razloga ih šišmiši mogu koristiti puno preciznije i brže od ptica (Zucca i sur., 2010.). Šišmiši koriste udove i krila prilikom lova na kukce i prilikom letenja i penjanja, ali u prošlosti nisu bila poznata istraživanja koja su dokazivala postojanje lateralnosti i preferentnog korištenja jednog prednjeg uda nad drugim kod podreda *Microchiroptera*. Prvo takvo istraživanje proveli su Zucca i sur. (2010.) na vrsti *Miniopterus schreibersii* u kojemu su potvrdili preferencijalnu upotrebu lijevog prednjeg uda prilikom penjanja kod ove vrste šišmiša. Smatra se da je lateralizacija na razini populacije kod šišmiša vrlo korisno svojstvo, budući da oni imaju malu lubanju te je time povećana potreba za simultanim procesiranjem u svrhu povećanja neuralnog kapaciteta (Zucca i sur., 2010.). Preferencija pri odabiru prednjeg uda povezana je s područjem za kontrolu ponašanja u hemisferi koja je kontralateralno povezana s dominantnim udom (Rogers, 2009.). Zato podaci koji su prikupljeni tijekom godina o sisavcima sa svojstvom eholokacije zajedno s podacima u ovom istraživanju, sugeriraju da vrsta *Miniopterus schreibersii* koristi desnu hemisferu za radnje koje uključuju bježanje i istraživanje novih područja.

2.2. Genetička istraživanja na miševima

Mogu li geni utjecati na životinjsko ponašanje i njegovu lateralnost?

Neka istraživanja pokazala su da postoji preferencija pri odabiru šape u miševa, ali na individualnoj razini (lateralnost na razini populacije nije dokazana). Također je otkriveno da postoje razlike između različitih mišjih sojeva u jačini izbora jedne šape nad drugom, što ukazuje na moguću genetičku pozadinu ovog mehanizma (Biddle i sur., 1993., Waters i Denenberg, 1994.).

S vremenom se počelo provoditi sve više istraživanja o regulaciji asimetrije visceralnih organa na molekularnoj razini. Otkrivena su tri signalna puta koja u određenim vrstama utječu na uspostavu tjelesne asimetrije: SHH, FGF-8 i NODAL. Kod pilića najviše utječu SHH i FGF-8 signalni putevi u rasporedu unutrašnjih organa. Za razliku od pilića, kod mišjih embrija nisu ni SHH, niti FGF-8 asimetrično distribuirani, nego dolazi do rotacije monocilija na primitivnom čvoru u lijevu stranu, što utječe na aktivaciju nizvodnih gena NODAL-nog puta *Lefty2* i *Pitx* (Sun, 2006.) (Slika 6.).



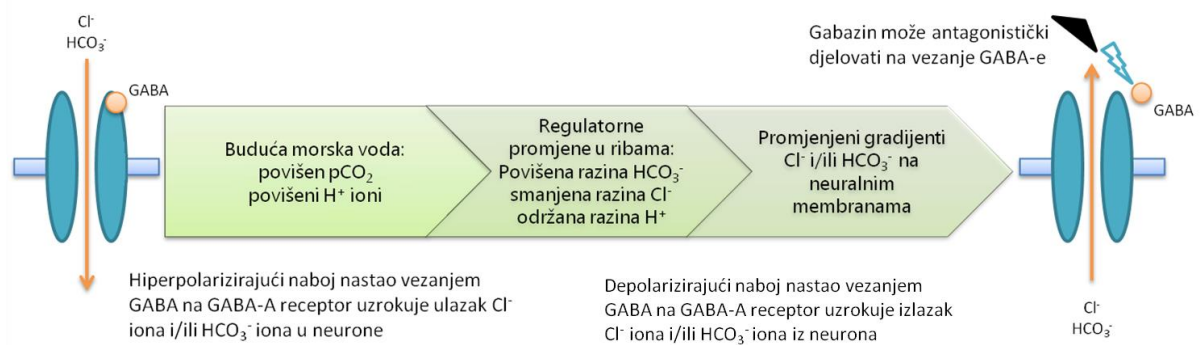
Slika 6. Put ekspresije gena za determinaciju asimetrije lijeve i desne strane. Analizom mišjih mutanata otkriveno je da su za inicijalnu determinaciju bitni proteini iz obitelji kinezina kodirani s *Kif3a* i *Kif3b*, te *Iv*, *Inv* i *Polaris*. Asimetričnost se pojavljuje s ekspresijom Nodal faktora na kojeg negativnom povratnom spregom djeluje *Lefty2*. *Lefty1* djeluje kao protein središnje barijere za lijevu preferenciju. Nakon pojave Nodal faktora dolazi do ekspresije nizvodnih transkripcijskih faktora *Pitx2* i njihovih daljnjih produkata. Prilagođeno prema: Hamada i sur., 2002.).

Mogući mehanizam koji uzrokuje asimetriju mozga može biti i nejednaka distribucija morfogena koja inducira ekspresiju nizvodnih transkripcijskih faktora poput LMO4 (eng. Lim domain only 4) (Sun, 2006., Sun 2005.). LMO4 je protein koji ne sadrži DNA-veznu domenu, ali stvara proteinske komplekse s drugim DNA-vezujućim transkripcijskim faktorima. Zato je nužno istražiti i transkripcijske faktore s kojima LMO4 interagira kako bi se detaljnije proučio efekt ekspresije *Lmo4* gena u određenom tkivu (Huang i sur., 2009.). U svrhu proučavanja utjecaja *Lmo4* gena na cerebralnu lateralnost odraslih miševa, stvoren je model „knock-down“ miševa u kojima je zaustavljena ekspresija *Lmo4* elektroporacijom u desnoj hemisferi. Proučavanjem utišane ekspresije *Lmo4* u jednom dijelu mozga, donesen je zaključak da je ona dovoljna za ometanje neurogeneze u zahvaćenoj hemisferi te da utječe na aksonalne projekcije i stvaranje neurona. Uz sve navedeno, provedeni su i bihevioralni testovi na kontrolnim i „knock-down“ sojevima miševa koji su pokazali preferentno odabiranje desne šape, ljuljanje tijelom u desnu stranu i plivanje u smjeru obrnutom od kazaljke na satu (što upućuje na jače korištenje desnog uda). Time je dokazano da određene promjene u genskoj ekspresiji prilikom neurogeneze mogu jako utjecati na asimetričnu morfologiju mozga te cerebralnu lateralnost određene vrste (Huang i sur., 2009., Li i sur., 2013.).

2.3. Utjecaj ekoloških čimbenika na lateralnost

Ponašanje životinja ovisi i o vanjskim okolišnim i ekološkim faktorima poput razine ugljikovog dioksida i temperature. Takvi faktori mogu jako utjecati na funkcionalnost senzoričkog sustava te će stoga organizmi koji su lako pokretljivi naseliti drugi, pogodniji prostor, a životinje koje nisu toliko pokretljive morat će koristiti mehanizme brze evolucije ili fenotipske plastičnosti. Promjene će jako utjecati i na oviparne vrste čiji će embriji biti izloženi promjenjenim ekološkim uvjetima te će se morati prilagoditi ili umrijeti. Neke sesilnije životinje će redistribuirati energetske izvore uslijed povećane stope metabolizma, što će najviše utjecati na sustave koji troše puno energije, kao što je neuralni sustav i sustav za procesiranje (Vila Pouca i sur., 2018.).

Lateralnost unutar razreda prečnosta nije pretjerano proučavana te su do nedavno postojala samo dva istraživačka rada o lateralnosti na razini pojedinca (Byrnes i sur. 2016.) i na razini populacije (Green, 2014.). Budući da je biheviralna lateralnost posljedica moždanih funkcija, može se koristiti kao mjera za normalno razvijen mozak, te je sve više istraživanja koja pokazuju utjecaj ugljikovog dioksida na promjenu bihevioralne lateralnosti u pravih koštunjača (Vila Pouca i sur., 2018.). Pretpostavka je da povećana koncentracija ugljikovog dioksida direktno utječe na promjenu rada neurotransmitera GABA-A, jednog od glavnih neurotransmitera u skupini kralježnjaka koji sudjeluje u pravilnoj distribuciji iona u stanici (Nilsson i sur., 2012.) (Slika 7.).



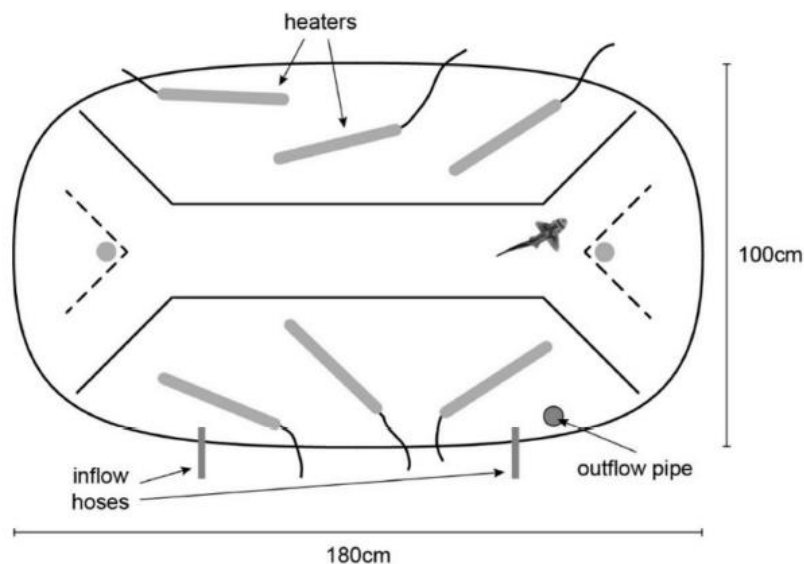
Slika 7. Djelovanje povišenog pCO₂ u morima na rad GABA-A receptora. (Prilagođeno prema: Nilsson i sur., 2012.).

Morki psi iz australskog zaljeva Port Jackson (Slika 8.) pri temperaturama predviđenima za kraj dvadeset i prvog stoljeća, pokazuju promjenu bihevioralne lateralnosti, te je to prvi dokaz promjene lateraliziranog ponašanja pri povišenim temperaturama u prečnousta.



Slika 8. *Heterodontus portusjacksoni*. (Izvor: <https://blog.csiro.au/friday-fish-time-30/>).

Pojedinci u kontrolnoj skupini nisu pokazivali lateralnost na razini populacije niti ikakvu preferenciju prema skretanju u areni. Za razliku od njih, morski psi izloženi povišenim koncentracijama ugljikovog dioksida i povišenoj temperaturi pokazali su preferenciju prema skretanju u desno u prostoru arene (Vila Pouca i sur., 2018.) (Slika 9.)



Slika 9. Y-arena za provođenje ispitivanja utjecaja povišene koncentracije ugljikovog dioksida i povišenih temperatura na lateralnost morskih pasa. Na slici su označeni grijači (eng. heaters), odvodna cijev (eng. outflow pipe) i dovodne cijevi (eng. inflow hoses). (Izvor: Vila Pouca i sur., 2018.).

Na temelju proučenog ponašanja donesen je zaključak da morski psi, pri visokoj koncentraciji ugljikovog dioksida i povišenoj temperaturi, koriste preferentno lijevu hemisferu za kontrolu motoričkih radnji u stresnim uvjetima. Pojačana bihevioralna lateralnost u takvim uvjetima mogla bi zapravo biti mehanizam uštede energije budući da procesiranje informacija zahtjeva veliku energetska potrošnju, te bi povećana pojava paralelnog procesiranja bila povoljniji energetski mehanizam (Vila Pouca i sur., 2018.).

3. EVOLUCIJA LATERALNOSTI

Colin Blakemore rekao je u svojoj knjizi „Mechanics of the Mind“ 1977. godine:

„Mozak koji ulaže napor u to da razumije mozak je društvo koje pokušava objasniti samo sebe“.

Kada tu rečenicu primjenimo na istraživanja bihevioralne i cerebralne lateralnosti, zapravo dolazimo do toga da ljudi pokušavaju životinjskim modelima objasniti pojave poput podjele na dešnjake i ljevake, te ostale uočljive posljedice cerebralne lateralizacije mozga. Godinama se mislilo da je lateralnost isključivo ljudska karakteristika, no danas je općepoznato da je lateralnost svojstvo rašireno diljem carstva životinja. Ipak, i dalje nije potpuno jasno je li ta pojava homologno svojstvo ili oblik neovisne, paralelne evolucije. (Vallortigara, 2006.)

Iako se znanstvenici ne mogu u potpunosti osloniti na vjerodostojnost fosilnih ostataka koji pokazuju određene tragove bihevioralne lateralnosti, važno je napomenuti pronađene fosile trilobita, koji pokazuju ostatke predatorstva u obliku zaraslih ožiljaka s desne strane tijela. To upućuje na dvije mogućnosti: ili su trilobiti bježali na lijevu stranu dalje od neprijatelja ili su njihovi predatori imali preferenciju prema strani s koje će napasti trilobite (Bisazza, 1998.).

Kao što je već spomenuto ranije u tekstu, svojstvo lateralnosti omogućava povećanje neuralnog kapaciteta, budući da specijalizacija jedne hemisfere za određeno svojstvo ostavlja mjesta u drugoj hemisferi za neko drugo svojstvo (Denenberg, 1981.). Još jedna moguća prednost lateralnosti bila bi spriječavanje paralelnih inkompatibilnih odgovora organizama s letaralno smještenim očima. S druge strane, uzme li primjer odnosa predator-plijen, lateralizacija kod plijena mogla bi imati negativnu stranu. Naime, ukoliko plijen posjeduje svojstvo lateralnosti na razini pojedinca, predator ne može predvidjeti odgovor plijena jer je jednaka vjerovatnost da će on pobjeći na bilo koju od dvije strane. No, ukoliko je plijen dio lateralizirane populacije, predator bi mogao nakon nekoliko pokušaja lova primjetiti tendenciju bijega plijena. Ipak, uzme li se primjer zajednice kojoj je potrebna koordinacija pokreta za suživot i činjenica da pojedinci čuvaju lakše fitness ukoliko se nalaze u koordiniranoj populaciji, lateralnost na razini populacije postaje opet prednost, a ne nedostatak (Vallortigara, 2006.).

4. ZAKLJUČAK

Bihevioralna i cerebralna lateralnost kod životinja na razini pojedinca i populacije uočena je na svim skupinama kralježnjaka, a čak i na nekim skupinama beskralježnjaka. Ona može biti posljedica morfološki asimetrične tjelesne karakteristike (npr. *Perissodus microlepis*), hemisferne asimetrije (npr. *Podarcis muralis*, *Orcinus orca*, *Miniopterus schreibersii*) te okolišnih i ekoloških čimbenika (npr. *Heterodontus portusjacksoni*). Dokazano je kod miša da ima i genetički mehanizam u pozadini koji određuje preferentno-korištenu hemisferu pri određenim radnjama, te sukladno tome, kontralateralnu stranu tijela. Pretpostavlja se da je lateralnost drevno svojstvo za što su dokazi nađeni na fosilnim ostacima trilobita, a uz potencijalne nedostatke koje ona nudi, prevladava mišljenje da lateralnost predstavlja svojevrsnu evolucijsku prednost koju je moguće pronaći kod najjednostavnijih organizama, ali i kod modernoga čovjeka.

5. LITERATURA

Biddle, F., Coffaro, C., Ziehr, J. and Eales, B. (1993). Genetic variation in paw preference (handedness) in the mouse. *Genome*, 36(5), pp.935-943.

Bisazza, A., J. Rogers, L. and Vallortigara, G. (1998). The Origins of Cerebral Asymmetry: A Review of Evidence of Behavioural and Brain Lateralization in Fishes, Reptiles and Amphibians. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 22(3), pp.411-426.

Blakemore, C. (1977). *Mechanics of the mind*. Cambridge: Cambridge University Press.

Bonati, B., Csermely, D., López, P. and Martín, J. (2010). Lateralization in the escape behaviour of the common wall lizard (*Podarcis muralis*). *Behavioural Brain Research*, 207(1), pp.1-6.

Brown, C., Western, J. and Braithwaite, V. (2007). The influence of early experience on, and inheritance of, cerebral lateralization. *Animal Behaviour*, 74(2), pp.231-238.

Byrnes, E., Vila Pouca, C. and Brown, C. (2016). Laterality strength is linked to stress reactivity in Port Jackson sharks (*Heterodontus portusjacksoni*). *Behavioural Brain Research*, 305, pp.239-246.

Chanvallon, S., Blois-Heulin, C., Robert de Latour, P. and Lemasson, A. (2017). Spontaneous approaches of divers by free-ranging orcas (*Orcinus orca*): age- and sex-differences in exploratory behaviours and visual laterality. *Scientific Reports*, 7(1).

Csermely, D. and Regolin, L. (2013). *Behavioral lateralization in vertebrates*. Heidelberg: Springer.

Dawson, W. (1980). The cetacean eye. In: L. Herman, ed., *Cetacean Behavior*. New York: Wiley, pp.53-100.

Denenberg, V. (1981). Hemispheric laterality in animals and the effects of early experience. *Behavioral and Brain Sciences*, 4(01), p.1.

Eaton, R., Lavender, W. and Wieland, C. (1981). Identification of Mauthner-initiated response patterns in goldfish: Evidence from simultaneous cinematography and electrophysiology. *Journal of Comparative Physiology*, 144(4), pp.521-531.

- Frasnelli, E., Vallortigara, G. and Rogers, L. (2012). Left–right asymmetries of behaviour and nervous system in invertebrates. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 36(4), pp.1273-1291.
- Glick, S. (1985). *Cerebral Lateralization in Nonhuman Species*. Saint Louis: Elsevier Science, pp.41-71.
- Green, L. and Jutfelt, F. (2014). Elevated carbon dioxide alters the plasma composition and behaviour of a shark. *Biology Letters*, 10(9), pp.538-538.
- Hamada, H., Meno, C., Watanabe, D. and Saijoh, Y. (2002). Establishment of vertebrate left–right asymmetry. *Nature Reviews Genetics*, 3(2), pp.103-113.
- Huang, Z., Kawase-Koga, Y., Zhang, S., Visvader, J., Toth, M., Walsh, C. and Sun, T. (2009). Transcription factor *Lmo4* defines the shape of functional areas in developing cortices and regulates sensorimotor control. *Developmental Biology*, 327(1), pp.132-142.
- Karenina, K., Giljov, A., Glazov, D. and Malashichev, Y. (2013). Social laterality in wild beluga whale infants: comparisons between locations, escort conditions, and ages. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67(7), pp.1195-1204.
- Li, Q., Bian, S., Liu, B., Hong, J., Toth, M. and Sun, T. (2013). Establishing brain functional laterality in adult mice through unilateral gene manipulation in the embryonic cortex. *Cell Research*, 23(9), pp.1147-1149.
- Liem, K. and Stewart, D. (1976). Evolution of the scale-eating cichlid fishes of Lake Tanganyika: A generic revision with a description of a new species. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 147(7), pp.319-350.
- Maciejewska, M., Zięba, K., Szymańska, J. and Warońska, M. (2015). Spontaneous laterality in mouse *Crl:CD1*. *Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition*, 21(1), pp.76-84.
- Magat, M. and Brown, C. (2009). Laterality enhances cognition in Australian parrots. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1676), pp.4155-4162.
- Marino, L. (2006). The Evolution of the Brain and Cognition in Cetaceans. In: S. Platek, T. Shackelford and J. Keenan, ed., *Evolutionary Cognitive Neuroscience*. Cambridge MIT Press, pp.163-193.

- Martín, J., López, P., Bonati, B. and Csermely, D. (2010). Lateralization When Monitoring Predators in the Wild: A Left Eye Control in the Common Wall Lizard (*Podarcis muralis*). *Ethology*, 116(12), pp.1226-1233.
- Miyashita, T. and Palmer, A. (2014). Handed Behavior in Hagfish—an Ancient Vertebrate Lineage—and a Survey of Lateralized Behaviors in Other Invertebrate Chordates and Elongate Vertebrates. *The Biological Bulletin*, 226(2), pp.111-120.
- Nilsson, G., Dixson, D., Domenici, P., McCormick, M., Sørensen, C., Watson, S. and Munday, P. (2012). Near-future carbon dioxide levels alter fish behaviour by interfering with neurotransmitter function. *Nature Climate Change*, 2(3), pp.201-204.
- Rogers, L. (2009). Hand and paw preferences in relation to the lateralized brain. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1519), pp.943-954.
- Rogers, L. and Andrew, R. (2002). *Comparative vertebrate lateralization*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Rogers, L. and Deng, C. (1999). Light experience and lateralization of the two visual pathways in the chick. *Behavioural Brain Research*, 98(2), pp.277-287.
- Rogers, L. (1997). Early Experiential Effects on Laterality: Research on Chicks has Relevance to Other Species. *Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition*, 2(3-4), pp.199-219.
- Sillar, K. (2009). Mauthner cells. *Current Biology*, 19(9), pp.353-355.
- Sun, T. (2005). Early Asymmetry of Gene Transcription in Embryonic Human Left and Right Cerebral Cortex. *Science*, 308(5729), pp.1794-1798.
- Sun, T. and Walsh, C. (2006). Molecular approaches to brain asymmetry and handedness. *Nature Reviews Neuroscience*, 7(8), pp.655-662.
- Takeuchi, Y. and Oda, Y. (2017). Lateralized scale-eating behaviour of cichlid is acquired by learning to use the naturally stronger side. *Scientific Reports*, 7(1).
- Vallortigara, G. (2006). The evolutionary psychology of left and right: Costs and benefits of lateralization. *Developmental Psychobiology*, 48(6), pp.418-427.

Vallortigara, G. and Rogers, L. (2005). Survival with an asymmetrical brain: Advantages and disadvantages of cerebral lateralization. *Behavioral and Brain Sciences*, 28(04).

Vallortigara, G. (2000). Comparative Neuropsychology of the Dual Brain: A Stroll through Animals' Left and Right Perceptual Worlds. *Brain and Language*, 73(2), pp.189-219.

Vila Pouca, C., Gervais, C., Reed, J. and Brown, C. (2018). Incubation under Climate Warming Affects Behavioral Lateralisation in Port Jackson Sharks. *Symmetry*, 10(6), p.184.

Wilson, D. and Reeder, D. (2005). *Mammal species of the world*. 3rd ed. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, pp.723-743.

Waters, N. and Denenberg, V. (1994). Analysis of two measures of paw preference in a large population of inbred mice. *Behavioural Brain Research*, 63(2), pp.195-204.

Yin, J., Wang, H., Racey, P. and Zhang, S. (2009). Distribution and ultrastructure of Merkel cell of the fishing bat (*Myotis ricketti*). *Science in China Series C: Life Sciences*, 52(9), pp.802-806.

Zucca, P., Palladini, A., Baciadonna, L. and Scaravelli, D. (2010). Handedness in the echolocating Schreiber's Long-Fingered Bat (*Miniopterus schreibersii*). *Behavioural Processes*, 84(3), pp.693-695.

Alchetron.com. *Perissodus microlepis*- *Alchetron, The Free Social Encyclopedia*. [online] Available at: <https://alchetron.com/Perissodus-microlepis> [Accessed 7 Sep. 2018].

CSIROscope. *Friday Fish Time* - *CSIROscope*. [online] Available at: <https://blog.csiro.au/friday-fish-time-30/> [Accessed 7 Sep. 2018].

Flickr. *Common wall lizard (Podarcis muralis)*. [online] Available at: https://www.flickr.com/photos/pierre_et_nelly/22473233262 [Accessed 7 Sep. 2018].

Simplenote.16mb.com. *Sistem Identifikasi Kelelawar - Spesies*. [online] Available at: http://simplenote.16mb.com/index.php?r=spesies/index&Spesies_page=2 [Accessed 7 Sep. 2018].

Wall2born.com. *v.198: Free Orca Wallpaper (1600x1200) | Wall2Born.com*. [online] Available at: <http://wall2born.com/data/out/430/image-44540418-free-orca-wallpaper.jpg> [Accessed 7 Sep. 2018].

6. SAŽETAK

Još od prvih početaka neuroznanstvenih i bihevioralnih istraživanja, stručnjaci nailaze na specifičnu pojavu koja se naziva lateralnost. Budući da se ta pojava manifestira na razini ponašanja, ali i na kognitivnoj razini, nastaju dva podtipa lateralnosti: bihevioralna i cerebralna lateralnost. Proučavajući životinjsko ponašanje i morfologiju, ustanovljeno je da je lateralnost karakteristika kompletne linije kralježnjaka i nekih skupina beskralježnjaka, a s povećanom stopom istraživanja u posljednje vrijeme, pretpostavljena je i genetička pozadina te pojave. Uz dodatna otkrića o ekološkim utjecajima na pojavu lateralnosti, znanstvenici pokušavaju naći odgovore na pitanja vezana uz postanak i starost lateralnosti, njezinu raširenost i moguću biološku prednost među organizmima.

7. SUMMARY

From the beginning of neuroscientific and behavioral researches, experts are coming across a specific phenomenon called laterality. Since this phenomenon manifests at the behavioral level, but also at the cognitive level, two subtypes of laterality appear: behavioral and cerebral laterality. Through studies of animal behavior and morphology, it has been established that laterality is a characteristic of the complete lineage of vertebrates and some groups of invertebrates, and lately, with an increased research rate, a genetic background is also assumed. With additional discoveries of ecological impacts on laterality, scientists are trying to find the answers to questions concerning the origin and age of laterality, how widespread laterality is, and the potential biological advantage of laterality among organisms.