

# **LATERALISATIE KOMT MET DE JAREN**

TAALDOMINANTIE WORDT STERKER BIJ HET VEROUDEREN

Aantal woorden: 9780

Ine Van der Cruyssen

Studentennummer: 01404402

Promotor: Prof. dr. Guy Vingerhoets

Begeleider: Robin Gerrits

Masterproef voorgelegd voor het behalen van de graad master in de psychologie,  
afstudeerrichting theoretische en experimentele psychologie

Academiejaar: 2018 – 2019



## **Woord vooraf**

Met het schrijven van deze masterproef is de eindmeet van vijf mooie jaren in een wetenschappelijke opleiding bereikt. Deze masterproef zou niet tot stand gekomen zijn zonder de hulp van een aantal mensen. Allereerst wil ik Prof. Dr. Vingerhoets bedanken voor het opnemen van het promotorschap en mij de kans te geven dit onderzoek uit te voeren. Verder wil ik ook mijn begeleider Robin Gerrits bedanken voor zijn steun tijdens het verloop van dit project. Zijn uitgebreide en verhelderende uitleg, kritische input en eindeloze geduld hebben ervoor gezorgd dat het schrijven van deze thesis altijd aangenaam en vlot is verlopen. Ten slotte wil ik ook graag mijn familie, mijn vriend Robin en mijn vrienden bedanken voor hun positieve ingesteldheid en enthousiasme wanneer ik weer eens nood had aan een leuke pauze of een spannend potje tafelvoetbal.

## Abstract

Het menselijk brein is functioneel asymmetrisch. Verschillende cognitieve functies doen meer beroep op de ene hersenhelft dan op de andere. Zo vallen de meeste mensen voor het produceren en begrijpen van taal hoofdzakelijk terug op hun linkerhemisfeer. Recent onderzoek toonde aan dat verouderen een invloed heeft op hersenasymmetrie. Zo zou lateralisatie voor auditieve woordverwerking sterker worden bij het verouderen. In de huidige masterproef werd onderzocht of we deze bevindingen kunnen uitbreiden naar het visuele domein. Deze hypothese werd getoetst aan de hand van de visuele halfveldtaak. Tijdens deze taak krijgen proefpersonen twee visuele woorden aangeboden, één in hun linker en één in hun rechter visuele halfveld. Een betere prestatie voor woorden in het rechter visuele veld in vergelijking met woorden in het linker visuele veld wijst op linker taaldominantie voor visuele woordverwerking. Ouderen (70-80 jaar) vertoonden een sterkere hemisferische lateralisatie en vielen dus meer terug op hun taaldominante linkerhemisfeer dan jongeren (20-30 jaar;  $p = .016$ ,  $d = 0.55$ ). Deze sterkere lateralisatie werd hoofdzakelijk gedreven door een zwakkere prestatie voor stimuli die aangeboden werden in het linker visueel veld in vergelijking met stimuli die aangeboden werden in het rechter visueel veld ( $p = .016$ ;  $d = 0.15$ ). Dit wijst mogelijk op een moeizamere interhemisferische overdracht van informatie bij het verouderen. De duur van interhemisferische overdracht werd in de huidige masterproef gemeten aan de hand van het Poffenberger Paradigma. Deze taak bleek echter niet gevoelig genoeg waardoor jongeren en ouderen niet op een betrouwbare manier vergeleken konden worden.

# Inhoudsopgave

<b>Hemisferische Lateralisatie</b>	<b>1</b>
Soorten Hersenasymmetrieën	1
Anatomische hersenasymmetrie.	1
Functionele asymmetrie.	2
Gedragsmatige asymmetrie.	3
Evolutionair Voordeel van Hemisferische lateralisatie	4
Hemisferische Lateralisatie Meten	5
Intracarotid amobarbital test (Wada-test).	6
Neuroimaging.	6
Gedragsmatige methoden.	7
<b>De Invloed van Leeftijd op Hemisferische Lateralisatie</b>	<b>9</b>
Afnemende Lateralisatie bij het Verouderen: het HAROLD-model	9
Toenemende Lateralisatie bij het Verouderen	10
<b>Huidig Onderzoek</b>	<b>11</b>
Sterkere Lateralisatie bij Ouderen?	12
Vertraagde Interhemisferische Communicatie bij Ouderen?	14
<b>Methode</b>	<b>15</b>
Steekproef	15
Materialen	16
Visuele halfveldtaak.	16
Poffenberger paradigma.	18
Procedure	18
<b>Resultaten</b>	<b>19</b>
Visuele Halfveldtaak	19

Lateralisatie index.	19
Reactietijd.	20
Accuraatheid.	21
Poffenberger Paradigma	22
<b>Bespreking</b>	<b>23</b>
<b>Conclusie</b>	<b>26</b>
<b>Referenties</b>	<b>28</b>

# Hemisferische Lateralisatie

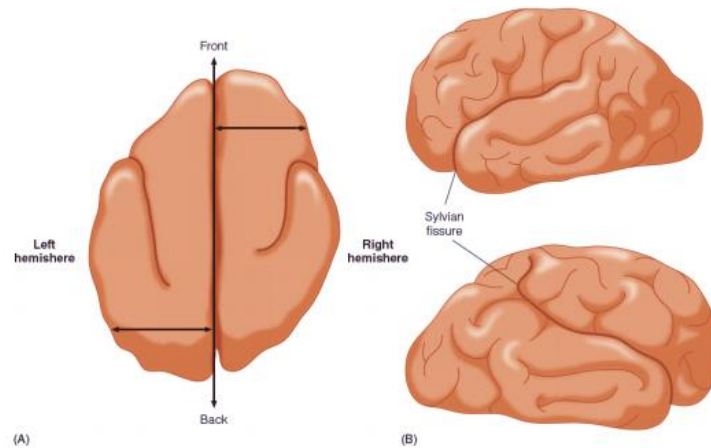
Dat het menselijk brein uit twee helften bestaat wekt al jaren een sterke fascinatie op. Niet alleen in de academische wereld, maar ook in de populaire literatuur wordt er volop gedebatteerd over de verschillen tussen de linker- en rechterhemisfeer. De wetenschappelijke interesse in hemisferische lateralisatie begon bij de Franse arts Pierre Paul Broca (Broca, 1861). Zijn patiënt, Monsieur Tan, kon na een beroerte enkel nog het woord 'Tan' produceren, maar was wel nog in staat taal te begrijpen. Uit postmortaal onderzoek op het brein van Monsieur Tan bleek een laesie in de linker frontaalkwab. Deze bevinding was een eerste indicatie dat de linkerhemisfeer, en dan vooral de regio die nu bekend staat als het centrum van Broca, relevant is voor taalproductie. Het feit dat later werd vastgesteld dat zo goed als elke verworven taalstoornis te wijten is aan linkerhemisfeerschade toonde aan dat taal voornamelijk een linkerhemisfeerfunctie is. Sinds Broca's ontdekking blijkt uit steeds meer onderzoek dat de hersenhelften geen evenbeeld zijn van elkaar. Integendeel, de hersenen vertonen in zowel anatomisch, functioneel als gedragsmatig opzicht asymmetrieën (e.g. Hervé, Zago, Petit, Mazoyer, & Tzourio-Mazoyer, 2013; Toga & Thompson, 2003). In de volgende paragraaf wordt er kort ingegaan op deze verschillende soorten hersenasymmetrieën.

## Soorten Hersenasymmetrieën

### **Anatomische hersenasymmetrie.**

Anatomische hersenasymmetrie wordt op macroniveau onder andere weerspiegeld in de grotere rechter frontale hersenkwab en de grotere linker occipitale hersenkwab (Kennedy et al., 1999). Deze grotere linker occipitale hersenkwab zorgt voor een lagere ligging van de fissuur van Sylvius die in de linkerhemisfeer de typische opwaartse buiging mist die wel in de rechterhemisfeer gevonden wordt (Kennedy et al., 1999). Een visuele voorstelling van deze anatomische verschillen op macroniveau kan gevonden worden in Figuur 1. Ook op microniveau is de linkerhersen helft niet het evenbeeld van de rechterhersen helft. Zo is onder andere het centrum van Broca typisch groter in de linkerhersen helft dan in de rechterhersen helft (Toga & Thompson, 2003). Ten slotte zijn

er ook op moleculair niveau interhemisferische verschillen. In onder andere de taalregio's blijkt de concentratie Serotonine hoger in de linkerhemisfeer dan in de rechterhemisfeer (Fink et al., 2009).



*Figuur 1.* Illustratie van anatomische asymmetrie. (A) Grotere occipitale linkerkwab en grotere frontale rechterkwab. (B) Lagere ligging van de fissuur van Sylvius in de linkerhemisfeer die ook de typische opwaartse buiging mist die wel in de rechterhemisfeer gevonden wordt. Overgenomen uit: “3\_lateralisatie\_per1”. Geraadpleegd van: [https://minerva.ugent.be/courses2016/H00152502016/document/slides\\_1\\_per\\_blad/3\\_lateralisatie\\_per1.pdf?cidReq=H00152502016](https://minerva.ugent.be/courses2016/H00152502016/document/slides_1_per_blad/3_lateralisatie_per1.pdf?cidReq=H00152502016)

### **Functionele asymmetrie.**

Functionele hersenasymmetrie verwijst naar een specialisatie of dominantie van de linker- of rechterhersenhelft voor specifieke functies. Deze dominantie is relatief; zo goed als elke taak activeert beide hersenhelften, maar bij een groot aantal functies is er een omvangrijkere en/of sterkere activatie in één van beide hersenhelften. Zo is de linkerhersenhelft, met zijn groter centrum van Broca, bij het merendeel van de mensen gespecialiseerd in taal en is het gebruik ervan cruciaal tijdens taaltaken (Hervé et al., 2013).

De linker dominantie voor taal werd voor het eerst aangetoond aan de hand van letselstudies. Zo bleken linkerhemisfeerlaesies tot ernstigere taalstoornissen te leiden dan rechterhemisfeerschade (Bryden, Hecaen, & DeAgostini, 1983). Dit idee werd verder bevestigd in studies met split-brain patiënten. Dit zijn patiënten waarbij de verbinding tussen linker- en rechterhersenhelft werd doorgesneden om de verspreiding van epileptische activiteit te voorkomen. Dit zorgde voor de unieke gelegenheid om de

afzonderlijke functies van beide hersenhelften te onderzoeken. Uit deze studies bleek dat, hoewel de rechterhersenhelft op zich wel taal kan begrijpen, deze geen taal kan produceren. De linkerhersenhelft, daarentegen, is in staat om zowel taal te begrijpen als te produceren (Volz & Gazzaniga, 2017). Ten slotte kwam er evidentie uit functionele neuroimaging studies. In deze studies werd tijdens taaltaken een sterkere activatie gevonden in de linkerhemisfeer dan in de rechterhemisfeer (Dym, Burns, Freeman, & Lipton, 2011).

In tegenstelling tot de linkerhemisfeer is de rechterhemisfeer vooral gespecialiseerd in non-verbale functies zoals visuospatiële aandacht en gezichtsherkenning (Roby-Brami, Hermsdörfer, Roy, & Jacobs, 2012). Buiten taal, visuospatiële aandacht en gezichtsherkenning zijn ook heel wat andere cognitieve functies zoals motorische uitvoering, emotionele verwerking, visuospatiële verwerking en non-verbale communicatie hemisferisch gelateraliseerd (Mazoyer et al., 2016).

### **Gedragmatige asymmetrie.**

Naast anatomische en functionele asymmetrie, vertoont de mens ook op gedragsmatig vlak asymmetrie. De meest opvallende vorm hiervan is handvoorkeur. Hierbij gaat de individuele voorkeur van een persoon uit naar de ene hand boven de andere doordat deze beter, sneller en/of preciezer is (Forrester, Quaresmini, Leavens, Mareschal, & Thomas, 2013). Deze voorkeur gaat voor het merendeel van de mensen, namelijk 90%, uit naar de rechterhand (Annett, 2004). De asymmetrie in handvoorkeur wordt niet weerspiegeld in een morfologisch verschil tussen beide handen, wat erop wijst dat het eerder gaat om een weerspiegeling van asymmetrie in de motorische cortex (Corballis, 2008). Er bestaat een zwakke associatie tussen handvoorkeur en functionele hersenasymmetrie. Zo blijkt 95% van de rechtshandigen linksdominant voor taal, terwijl bij linkshandigen 10-25% van de individuen een atypische rechtshemisferische taaldominantie heeft (Cai, Van der Haegen, & Brysbaert, 2013; Forrester et al., 2013).

Naast handvoorkeur, tonen mensen ook asymmetrie voor verschillende andere motorische en sensorische systemen. Op motorisch vlak toont bijvoorbeeld het merendeel van de kinderen een voorkeur om hun hoofd naar rechts te draaien ten opzichte van hun



lichaam (Hopkins, Lems, Janssen, & Butterworth, 1987; Ververs, de Vries, Van Geijn, & Hopkins, 1994), een voorkeur die ook kan waargenomen worden bij volwassenen, onder andere bij het kussen (Ocklenburg & Güntürkün, 2009). Een ander voorbeeld van motorische asymmetrie is dat ongeveer 80% van de amateur voetballers hun rechtervoet verkiest om tegen de bal te schoppen (Carey et al., 2009). Sensorische asymmetrie wordt onder andere teruggevonden in oorvoorkeur. Dit kan gemeten worden door een individu te vragen welk oor hij of zij zou verkiezen om een conversatie achter gesloten deur af te luisteren. Ongeveer 65% van de mensen zou hiervoor zijn rechteroor gebruiken (Reiss and Reiss, 1999). Een vergelijkbare verdeling wordt gevonden voor oogvoorkeur, waarbij ongeveer 66% van de bevolking zijn rechteroog verkiest (Reiss and Reiss, 1997).

Ten slotte tonen mensen zelfs in hun interactie met hun omgeving een asymmetrie. Zo bleek al dat mensen vaker tegen de rechterkant van een smalle deuropening botsen (Nicholls, Loftus, Mayer, & Mattingley, 2007) en de zitjes aan de rechterkant van de bioscoop te verkiezen boven de zitjes aan de linkerkant (Karev, 2000).

## **Evolutionair Voordeel van Hemisferische lateralisatie**

Tot enkele tientallen jaren geleden werd ervan uitgegaan dat hemisferische lateralisatie een uniek kenmerk van het menselijk brein is. Er werd gesuggereerd dat dit een teken moest zijn voor de cognitieve superioriteit van de mens. Onderzoek toonde echter aan dat de meeste gewervelde en zelfs ongewervelde dieren ook een links-rechts asymmetrie in zowel hun hersenen als in hun gedrag vertonen (e.g. Frasnelli, 2013). Enkele voorbeelden hiervan zijn zangvogels (George, 2010), duiven (Güntürkün et al., 2000), honingbijen, en zelfs mieren (Frasnelli, Vallortigara, & Rogers, 2012). Kortom, lateralisatie blijkt niet enkel een kenmerk van het complex menselijk brein.

Dat asymmetrie zo'n algemeen fenomeen is en niet enkel bij de mens voorkomt, doet de vraag rijzen wat het evolutionair voordeel ervan is. Waarom vertonen zowel mensen als dieren op meerdere vlakken een asymmetrie? Het hebben van een asymmetrisch zenuwstelsel heeft zowel op individueel als op groepsniveau enkele belangrijke voordelen. Zo zou lateralisatie op individueel niveau (1) het tegelijk uitvoeren van twee taken vergemakkelijken (Rogers, Zucca, & Vallortigara, 2004), (2) onnodige

verwerkingsconflicten tussen de hemisferen voorkomen (Levy, 1969), en (3) neurale weefsel sparen door de duplicatie van functies in beide hemisferen te vermijden (Levy, 1977).

Naast individueel niveau, komt lateralisatie bij sommige soorten ook op groepsniveau voor. Hierbij vertonen leden van dezelfde groep een bias in dezelfde richting, zoals de rechterhandvoorkeur bij 90% van de mensen. Individuele hersenefficiëntie vereist echter niet dat lateralisatie een bepaalde richting uitgaat, waardoor argumenten die hersenlateralisatie op individueel niveau verklaren niet gelden op groepsniveau (Frasnelli, 2013). Theoretische modellen over de evolutie van lateralisatie suggereren dat asymmetrische individuen hun handelingen makkelijker kunnen afstemmen op die van andere asymmetrische individuen wanneer deze een bias in dezelfde richting vertonen (Ghirlanda & Vallortigara, 2004; Vallortigara & Rogers, 2005). Deze theorie werd bevestigd in onderzoek waaruit blijkt dat sociale organismen op zowel individueel als groepsniveau lateralisatie vertonen, terwijl dieren die alleen leven enkel op individueel niveau lateralisatie vertonen (Frasnelli, 2013). Hoewel deze theorie een plausibele verklaring biedt voor overte manifestaties van asymmetrie (zoals handvoorkeur), kan deze niet verklaren waarom ook asymmetrie op hersenniveau vaak dezelfde richting uitgaat (waarom taal bijvoorbeeld voor de meeste mensen een linkerhemisfeerfunctie is).

## **Hemisferische Lateralisatie Meten**

De toegenomen wetenschappelijke interesse die de afgelopen 100 jaar in hersenasymmetrie werd getoond zorgde voor de belangstelling om dit fenomeen op een systematische manier te onderzoeken. Ook uit klinische hoek ontstond steeds vaker de nood om de dominante hemisfeer voor bepaalde functies te bepalen voorafgaand aan een neurochirurgische ingreep. Als gevolg daarvan werden er verschillende methoden ontwikkeld om hemisferische lateralisatie in kaart te brengen. Enkele voorbeelden van manieren om de dominante hemisfeer voor een specifieke functie te bepalen zijn de Intracarotid Amobarbital Test (beter bekend als de Wada-test), neuroimaging technieken, en gedragsmatige methoden.

### **Intracarotid amobarbital test (Wada-test).**

De Intracarotid Amobarbital Test of Wada-test werd door de Japans-Canadese neuroloog Juhn Atsushi Wada (1949) ontwikkeld. Oorspronkelijk was dit een methode om cerebrale taaldominantie te bepalen bij epileptische patiënten voorafgaand aan een neurochirurgische ingreep. Later werd de Wada-test naast de bepaling van spraakgerelateerde functies en taaldominantie, ook gebruikt om de lateralisatie van geheugenfuncties te testen (Dodrill & Ojemann, 1997).

Bij deze methode wordt er via een katheter een injectie met een anestheticum zoals natrium amobarbital in de halsslagader toegebracht. De anesthesie inhibeert of blokkeert de functies van de hemisfeer aan de zijde waar het medicijn werd geïnjecteerd. Deze enkele minuten durende uitval maakt het mogelijk te onderzoeken welke functies worden ingenomen door die hemisfeer. Zo treedt er na het injecteren van het anestheticum aan de zijde van de taaldominante hemisfeer een globale afasie (i.e., het onvermogen om te spreken) op. Wanneer het anestheticum echter wordt toegediend aan de zijde van de niet-taaldominante hemisfeer, vertonen de patiënten nog relatief onaangestaste spraak, terwijl andere functies wel uitval kennen.

De Wada-test houdt echter enkele risico's in. Zo bestaat er onder andere een kleine kans op een beroerte, een halsslagaderdissectie of een infectie (Loddenkemper, Morris, & Möddel, 2008). Zijn invasieve aard maakt de Wada-test daarom niet geschikt voor onderzoek met gezonde proefpersonen.

### **Neuroimaging.**

Een andere mogelijkheid om functionele hersenlateralisatie te onderzoeken, is aan de hand van neuroimaging technieken. De meest gebruikte vorm voor het bepalen van de dominante hemisfeer is functional Magnetic Resonance Imaging (fMRI; Toga & Thompson, 2003). Onder de aanname dat een actief hersengebied meer zuurstofrijk bloed nodig heeft dan een inactief gebied, wordt door middel van een sterke magneet de verhouding tussen zuurstofrijk en zuurstofarm bloed bepaald. Op deze manier kan achterhaald worden welke hersengebieden betrokken zijn tijdens het uitvoeren van

bepaalde taken. Hierbij leveren sommige taken asymmetrische activatiepatronen op. Tijdens taaltaken wordt er bijvoorbeeld een sterkere activatie geobserveerd in de linkerhemisfeer dan in de rechterhemisfeer.

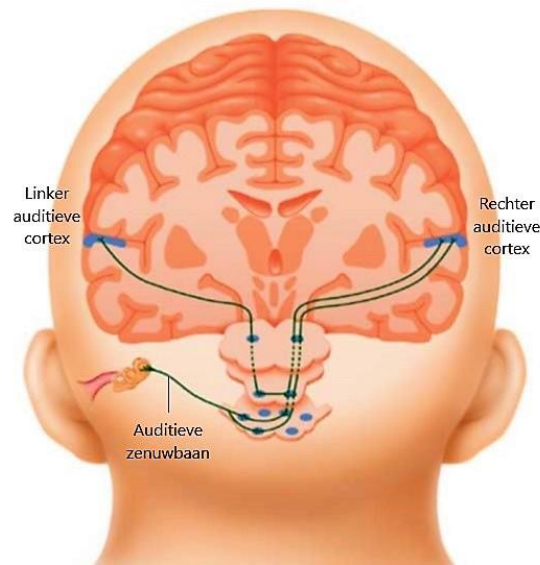
Het grote voordeel van fMRI is dat de dominante hemisfeer voor een gegeven functie op een niet-invasieve wijze bepaald kan worden. De technologie van neuroimaging vereist echter nog enorme investeringen en is daarom nog steeds beperkt in zijn beschikbaarheid voor de bredere onderzoeksgemeenschap. Dit wordt onder andere weerspiegeld in de kleine aantallen proefpersonen in de meeste neuroimaging-onderzoeken.

### **Gedragsmatige methoden.**

Ten slotte kan functionele hersenlateralisatie ook gemeten worden aan de hand van goedkope, niet-invasieve gedragsmatige methoden, zoals de dichotische luistertaak (Westerhausen, Kompus, & Hugdahl, 2014). In de dichotische luistertaak, die lateralisatie voor auditieve perceptie meet, worden twee verschillende auditieve prikkels (zoals gesproken woorden), simultaan aangeboden aan beide oren. De opdracht kan er dan bijvoorbeeld in bestaan te herhalen welke woorden men in de auditieve aanbieding heeft gehoord. Hierbij worden typisch spraakstimuli die aan het rechteroor werden aangeboden vaker en correcter gerapporteerd dan spraakstimuli die aan het linkeroor werden aangeboden. Dit fenomeen wordt ook wel het rechteroor-voordeel (ROV) genoemd en kan geïnterpreteerd worden als een linker hemisferische dominantie voor taal (Kimura, 1967).

Het ROV kan worden verklaard aan de hand van het structureel model voor dichotisch luisteren van Kimura (1967). Volgens dit model wordt de informatie die toekomt in elk oor zowel naar de primaire auditieve cortex van de ipsilaterale (i.e., dezelfde) hemisfeer als naar de primaire auditieve cortex van de contralaterale (i.e., tegenovergestelde) hemisfeer gestuurd, zie Figuur 2. Doordat bij een dichotische luistertaak verschillende informatie gelijktijdig aan elk oor wordt gepresenteerd, ontvangt elke hemisfeer twee concurrerende stukken informatie, één stuk informatie van het ipsilaterale oor, het andere van het contralaterale oor. De auditieve zenuwbanen van het

oor naar de contralaterale hersenhelft zijn echter sterker ontwikkeld dan die van het oor naar de ipsilaterale hersenhelft, waardoor de auditieve stimuli in de ipsilaterale hersenhelft onderdrukt worden. Stimuli die aangeboden worden in het linkeroor komen dus voornamelijk toe in de rechterhemisfeer, terwijl informatie die aangeboden wordt in het rechteroor hoofdzakelijk naar de linkerhersenhelft wordt gestuurd.



*Figuur 2.* Illustratie van de sterkere contralaterale dan ipsilaterale auditieve zenuwbanen. Aangepast overgenomen van “Auditory Pathway”. Geraadpleegd van <https://www.brainhq.com/brain-resources/image-gallery/auditory-pathway>

Verder claimt het model dat stimuli primair verwerkt worden in de meest geschikte, dominante hersenhelft. In het geval van spraakstimuli is dat de taaldominante linkerhersenhelft. Hierdoor kan informatie die aangeboden wordt in het rechteroor, en dus binnenkomt in de linkerhersenhelft, onmiddellijk verwerkt worden. Informatie die aangeboden wordt in het linkeroor, en dus toekomt in de rechterhersenhelft, moet daarentegen eerst getransporteerd worden naar de linkerhersenhelft. De zwakkere prestatie voor linkeroor-stimuli is dus een gevolg van de langere route die deze informatie moet afleggen voor die de taaldominante linkerhersenhelft bereikt.

De uitwisseling van informatie tussen beide hersenhelften wordt ook wel interhemisferische communicatie genoemd en gebeurt voornamelijk via het corpus callosum. Deze hersenstructuur bestaat uit een bundeling van meer dan 200 miljoen axonen die de rechter- en linkerhersenhelft met elkaar verbinden (Bloom & Hynd, 2005).

Kimura's model suggereert dat de grootte van het ROV de duur reflecteert om informatie van de rechterhersenhelft via het corpus callosum naar de taaldominante linkerhersenhelft te transporteren (Westerhausen, Bless, & Kompus, 2015).

## **De Invloed van Leeftijd op Hemisferische Lateralisatie**

Verouderen brengt veranderingen in het lichaam met zich mee. Dat de hersenen daar geen uitzondering op vormen, bleek reeds uit verschillende onderzoeken. Met toenemende leeftijd blijken de hersenen te krimpen en gaan verschillende functies waaronder het geheugen er geleidelijk aan op achteruit (Peters, 2006). Uit deze veranderingen ontstond de idee dat verouderen ook een invloed zou kunnen hebben op functionele hersenasymmetrie.

### **Afnemende Lateralisatie bij het Verouderen: het HAROLD-model**

Volgens het HAROLD-model (Hemispheric Asymmetry Reduction in Older Adults; Cabeza, 2002) vertonen mensen naarmate ze ouder worden een minder uitgesproken hersenasymmetrie. Oudere mensen zouden meer gebieden uit beide hersenhelften rekruteren, en dus in mindere mate terugvallen op de dominante hemisfeer. Zo werd aan de hand van neuroimaging technieken aangetoond dat ouderen met een goed episodisch langetermijngeheugen niet dominant hun linker prefrontale cortex gebruiken zoals jongeren dat doen, maar hiervoor hun beide hersenhelften gebruiken (Cabeza, Anderson, Locantore, & McIntosh, 2002). Deze toegenomen bilaterale activatie bij ouderen bleek ook voor andere functies te gelden, waaronder het semantisch geheugen, het werkgeheugen, perceptie en inhibitiecontrole (Cabeza, 2002).

Een mogelijke verklaring voor deze bevindingen is dat ouderen hun taakprestaties op peil houden en hun leeftijdsgerelateerde neurocognitieve beperkingen compenseren door extra hersengebieden te rekruteren (i.e., de compensatiehypothese). Een andere mogelijkheid is dat deze verminderde asymmetrie bij ouderen wijst op een leeftijdsgerelateerde moeilijkheid om gespecialiseerde neurale mechanismen te

gebruiken (i.e., de dedifferentiatiehypothese; Cabeza et al., 2002). Kortom, volgens het HAROLD-model zou verouderen een verminderde lateralisatie met zich meebrengen zodat ouderen hun functioneren op peil kunnen houden.

## **Toenemende Lateralisatie bij het Verouderen**

Westerhausen et al. (2015) vonden recent echter een opvallend patroon dat ingaat tegen de voorspelling van het HAROLD-model. In hun studie, die 3680 proefpersonen tussen 20 en 79 jaar onderzocht, werd gevonden dat lateralisatie voor auditieve taalverwerking, geoperationaliseerd als een ROV in een dichotische luistertaak, juist verhoogd was bij ouderen. Vanaf de leeftijd 60-69 jaar maakte het ROV een plotse, significante stijging, terwijl het constant bleef bij de jongere groepen. De verhoogde hemisferische lateralisatie bij ouderen werd hoofdzakelijk gedreven door een verminderde rapportage van stimuli die het linkeroor bereikten naarmate de proefpersonen ouder waren, terwijl het juist rapporteren van stimuli die het rechteroor bereikten constant bleef over alle leeftijdsgroepen. Deze resultaten wijzen, in tegenstelling tot het HAROLD-model, op een toegenomen hersenasymmetrie bij het verouderen.

De verminderde rapportage van linkeroor-stimuli kan volgens Westerhausen et al. (2015) op drie mogelijke manieren verklaard worden: door een selectief gehoorverlies in het linkeroor, door een selectieve achteruitgang van de contralaterale route en de primaire auditieve cortex van de rechterhemisfeer, of door een vertraagde interhemisferische communicatie.

Een eerste mogelijke verklaring is een selectief gehoorverlies in het linkeroor. Uit onderzoek is reeds gebleken dat het gehoor gedurende de volledige volwassenheid een geleidelijke afname kent. Deze achteruitgang versnelt naarmate men ouder wordt (Baltes & Lindenberger, 1997; Van Eyken, Van Camp, & Van Laer, 2007). Een sterkere afname van het gehoor in het linkeroor in vergelijking met het rechteroor zou kunnen leiden tot het asymmetrisch rapporteren van auditieve input. Het lijkt echter eerder onwaarschijnlijk dat deze achteruitgang in gehoor niet symmetrisch over beide oren zou verlopen. Uit studies blijkt namelijk dat leeftijdsgerelateerde gehoorafname over het algemeen in beide

oren gelijk gebeurt (Van Eyken et al., 2007). Selectief gehoorverlies in het linkeroor bij ouderen lijkt dus geen plausibele verklaring voor de verhoogde lateralisatie voor auditieve woordverwerking bij ouderen.

Een tweede mogelijke verklaring voor de bevindingen is de selectieve achteruitgang van de contralaterale route en de auditieve cortex in de rechterhemisfeer. Onderzoek toonde reeds aan dat de hersenen aftakelen met het verouderen (Peters, 2006). Een sterkere achteruitgang van de contralaterale route en auditieve cortex in de rechterhemisfeer in vergelijking met de linkerhemisfeer zou resulteren in een zwakkere prestatie voor linkeroorstimuli. Ook hier is het echter eerder onwaarschijnlijk dat deze achteruitgang niet symmetrisch over beide hemisferen zou verlopen. Om deze reden is ook deze verklaring niet erg plausibel.

Ten slotte luidt een derde, meer aannemelijke hypothese dat de selectieve achteruitgang van linkeroor-rapportages te wijten zou zijn aan een vertraagde interhemisferische communicatie. Stimuli die aangeboden worden aan het linkeroor, en dus toekomen in de rechterhemisfeer, moeten voor verwerking eerst getransporteerd worden naar de taaldominante linkerhemisfeer. Indien deze transportatie vertraagt met het verouderen, zou de prestatie voor linkeroorstimuli mee moeten verzwakken. Aangezien de informatie die toekomt in het rechteroor niet getransporteerd moet worden over de hemisferen, blijft deze route gespaard van de moeizamere interhemisferische communicatie. Als een gevolg zou de prestatie voor rechteroorstimuli constant blijven over alle leeftijdsgroepen.

## **Huidig Onderzoek**

De huidige masterproef heeft twee doelen. Ten eerste werd onderzocht of we de sterkere hersenlateralisatie bij ouderen, die Westerhausen et al. (2015) vonden voor auditieve woordverwerking, konden repliceren voor visuele woordverwerking. Een extensie van de bevindingen naar het visuele domein zou niet enkel tegenevidentie zijn voor de eerste twee mogelijke verklaringen (i.e., een achteruitgang van het linkergehoor of schade aan de contralaterale route en primaire auditieve cortex van de



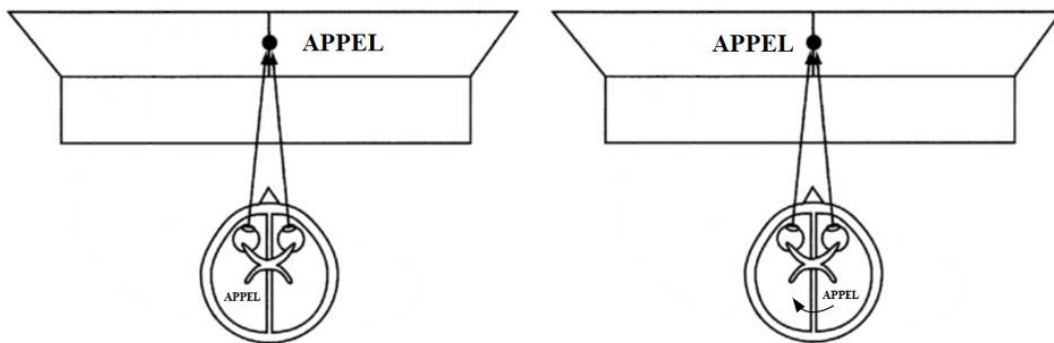
rechterhemisfeer), maar ook de generaliseerbaarheid van de bevindingen versterken. Deze eerste onderzoeksvraag werd getoetst aan de hand van de visuele halfveldtaak. Als tweede doel werd dieper ingaan op de mogelijke verklaring dat de verhoogde lateralisatie bij ouderen te wijten zou zijn aan een moeizamere interhemisferische communicatie. Hiervoor werd het Poffenberger Paradigma gebruikt. Met deze taak kan interhemisferische transfer tijd bepaald worden, en vergeleken worden tussen ouderen en jongeren.

## **Sterkere Lateralisatie bij Ouderen?**

Om te meten of lateralisatie voor visuele woordverwerking sterker wordt met het verouderen, besloten we een gedragstaak, namelijk de visuele halfveldtaak (VHT), te gebruiken. Een gedragstaak is niet enkel goedkoper maar ook minder tijdsintensief dan fMRI, wat de mogelijkheid creëert om een groter aantal proefpersonen te testen. Verder komen verschillende proefpersonen niet in aanmerking voor fMRI-onderzoek. Mensen die ferromagnetische materialen in of rond het lichaam hebben mogen bijvoorbeeld niet deelnemen aan fMRI-onderzoek omdat de magneet een sterke aantrekkingskracht heeft op deze metalen. Dit zou ervoor kunnen zorgen dat deze materialen verschuiven waardoor ze buiten werking treden of inwendige bloedingen veroorzaken. Inwendige ferromagnetische metalen zoals pacemakers, cochleaire implantaten, onderhuidse insulinepompen, orthopedische prothesen of medische hulpmiddelen zoals gehoorapparaten, gebitsprothesen of een bril komen vaker voor bij oudere mensen, die de doelgroep zijn in deze studie. Een gedragstaak zoals de VHT is om deze redenen een geschikter instrument om lateralisatie te meten in het huidige onderzoeksopzet.

Tijdens de VHT worden er twee verschillende visuele stimuli (zoals geschreven woorden), tachistoscopisch (i.e., heel kort) aangeboden in het linker (LVV) en rechter visuele veld (RVV). Centraal wijst een pijltje naar het relevante woord van die trial. De taak van de proefpersoon kan bijvoorbeeld luiden om het relevante woord van die trial zo snel mogelijk te benoemen. Gelijkaardig aan de dichotische luistertaak vertonen proefpersonen met een taaldominant linkerhemisfeer een RVV voordeel. De proefpersonen reageren dus typisch sneller en correcter wanneer de taalstimuli aangeboden wordt in het RVV dan wanneer deze aangeboden wordt in het LVV.

Dit RVV voordeel kan op dezelfde manier verklaard worden als het ROV. Elke stimulus die aangeboden wordt in een bepaald halfveld wordt naar de contralaterale primaire visuele cortex gestuurd. Stimuli die aangeboden worden in het RVV komen binnen in de taaldominante linkerhersenhalft en kunnen hierdoor onmiddellijk verwerkt worden. Stimuli die aangeboden werden in het LVV en dus binnenkomen in de rechterhersenhalft, moeten daarentegen eerst getransporteerd worden naar de taaldominante linkerhersenhalft. De zwakkere prestatie voor stimuli in het LVV is een gevolg van de langere route die deze informatie moet afleggen voor die de taaldominante hemisfeer bereikt, zie Figuur 3. In lijn met de bevindingen van Westerhausen et al. (2015), zouden we verwachten dat ouderen een sterkere hersenlateralisatie vertonen dan jongeren.



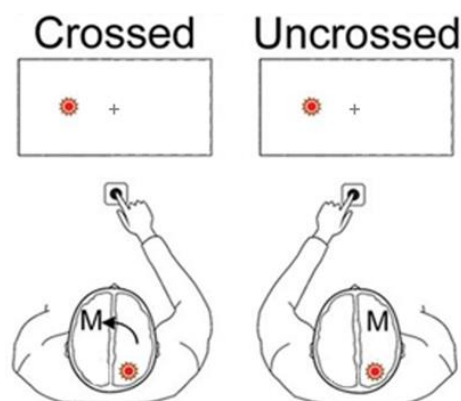
*Figuur 3.* Woorden die aangeboden worden in het LVV moeten een langere route afleggen voor ze de taaldominante hemisfeer bereiken. Aangepast overgenomen van “Interaction in isolation: 50 years of insights from split-brain research”, door Volz, L., & Gazzaniga, M., 2017, *Brain*, 140(7), 2051-2060. <https://doi.org/10.1093/brain/awx139>

Van der Haegen, Cai, Seurinck, en Brysbaert (2011) evalueerden de bruikbaarheid van de VHT om lateralisatie voor taal te voorspellen. Ze deden dit door te kijken of proefpersonen die op de VHT een RVV voordeel vertoonden een linkertaal dominantie bleken te hebben met fMRI, en of proefpersonen met een LVV voordeel een atypische rechtertaal dominantie bleken te hebben. De proefpersonen werden ingedeeld op basis van hun Lateralisatie Index (LI). Deze werd bekomen door de reactietijd voor stimuli in RVV af te trekken van stimuli in het LVV. Een positieve LI wijst dan op een RVV voordeel, terwijl een negatieve LI op een LVV voordeel wijst. Uit de resultaten bleek dat alle

proefpersonen die een RVV voordeel vertoonden op de VHT, een linkerhemisferische taaldominantie hadden met fMRI. Verder bleken zestien van de twintig proefpersonen met een LVV voordeel een atypische rechterhemisferische taaldominantie te hebben. Deze verschillen in prestatie tussen individuen met een linker taaldominantie en een rechter taaldominantie suggereren dat de VHT een valide instrument is voor het in kaart brengen van taaldominantie.

## Vertraagde Interhemisferische Communicatie bij Ouderen?

Een mogelijke verklaring voor een sterkere lateralisatie bij ouderen is een vertraagde interhemisferische communicatie. Deze hypothese werd in de huidige masterproef getoetst aan de hand van het Poffenberger Paradigma, die de duur van interhemisferische overdracht in kaart brengt (Poffenberger, 1912). Tijdens de Poffenberger taak moet de proefpersoon fixeren op een centraal fixatiekruis. Wanneer hij/zij een cirkel ziet verschijnen links of rechts van het fixatiekruis dient hij/zij zo snel mogelijk op een knop te drukken. In sommige blokken moet de proefpersoon hiervoor de linkerhand gebruiken, in andere blokken de rechterhand. Dit design creëert zowel gekruiste trials (i.e., cirkel links, drukken met rechterhand; cirkel rechts, drukken met linkerhand) als niet-gekreuste trials (i.e., cirkel links, drukken met linkerhand; cirkel rechts, drukken met rechterhand), zie Figuur 4. Proefpersonen reageren typisch trager op gekruiste trials dan op niet-gekreuste trials. Dit verschil tussen gekruiste en niet-gekreuste trials wordt het crossed-uncrossed difference (CUD) genoemd.



*Figuur 4.* Illustratie van een gekruiste (crossed) en een niet-gekreuste (uncrossed) trial in de Poffenberger taak. Aangepast overgenomen van "Intact hemisphere and corpus callosum compensate for visuomotor functions after early visual cortex damage", door Celeghin et al., 2017, Proceedings of the National Academy of Sciences, 114(48), E10475-E10483. <https://doi.org/10.1073/pnas.1714801114>

Het CUD-effect kan verklaard worden door het feit dat elke cirkel gestuurd wordt naar de contralaterale occipitaalkwab. Wanneer de cirkel links van het fixatiekruis verschijnt komt de projectie dus toe in de rechterhersenhelft en vice versa. Indien de proefpersoon moet reageren met de hand aan dezelfde kant als het gestimuleerde halfveld (i.e., tijdens niet-gekruste trials), kan een directe intrahemisferische connectie tussen de visuele regio's en de motorische regio's voor deze respons zorgen. Wanneer de proefpersoon echter moet reageren met de hand contralateraal van de visuele stimulatie (i.e., tijdens gekruiste trials), dan moet de informatie vanuit de visuele regio's van de ene hemisfeer naar de motorische regio's van de andere hemisfeer getransporteerd worden (Marzi, 1999). Om deze reden gaat de langere, gekruiste interhemisferische route gepaard met tragere reactietijden dan de directe, niet-gekruste intrahemisferische route. Doordat de gekruiste en niet-gekruste trials volledig identiek zijn met als enige uitzondering dat bij de gekruiste conditie de informatie moet verplaatsen van de ene hersenhelft naar de andere, reflecteert het verschil tussen gekruiste en niet gekruiste trials de duur van deze overdracht, of de interhemisferische transfertijd (ITT).

Indien de sterkere lateralisatie bij ouderen inderdaad verklaard zou kunnen worden door een vertraagde interhemisferische communicatie, zou het verschil tussen gekruiste en niet-gekruste trials of de ITT groter moeten zijn bij ouderen dan bij jongeren.

## **Methode**

### **Steekproef**

Voor deze masterproef werden 100 proefpersonen getest, waarvan 50 jongeren (20-30 jaar) en 50 ouderen (70-80 jaar). De leeftijdsrange werd bepaald op basis van de studie van Westerhausen et al. (2015), die het grootste verschil in ROV vond tussen deze twee leeftijdsgroepen. De inclusiecriteria waren: Nederlandstalig, normaal of gecorrigeerd zicht, geen psychiatrische, ontwikkelings- of neurologische voorgeschiedenis (bv. dyslexie, CVA,...) en rechtshandig. Doordat 95% van de rechtshandigen linksdominant is voor taal, minimaliseerden we op deze manier de kans op proefpersonen met een atypische taallateralisatie. Handvoorkeur werd getest met de Nederlandse versie van de Edinburgh handedness inventory (Caplan & Mendoza, 2011). De Edinburgh handedness

inventory is een vragenlijst waarin proefpersonen moeten aangeven welke hand ze zouden gebruiken om allerlei dagdagelijkse activiteiten (zoals schrijven, tanden poetsen of een lucifer aanstrijken) te doen. Op basis van de antwoorden van de proefpersonen werd een lateralisatie quotiënt (LQ) tussen -100 (consistent linkshandig) en +100 (consistent rechtshandig) berekend. Positieve waarden hoger dan 40 wijzen op een rechterhandvoorkeur, negatieve waarden lager dan -40 wijzen op een linkerhandvoorkeur, en waarden tussen -40 en +40 wijzen op ambidextrie of tweehandigheid. Voor het huidige onderzoek werden enkel proefpersonen met een positieve LQ hoger dan 40 geselecteerd, i.e., enkel rechtshandigen werden geïncludeerd.

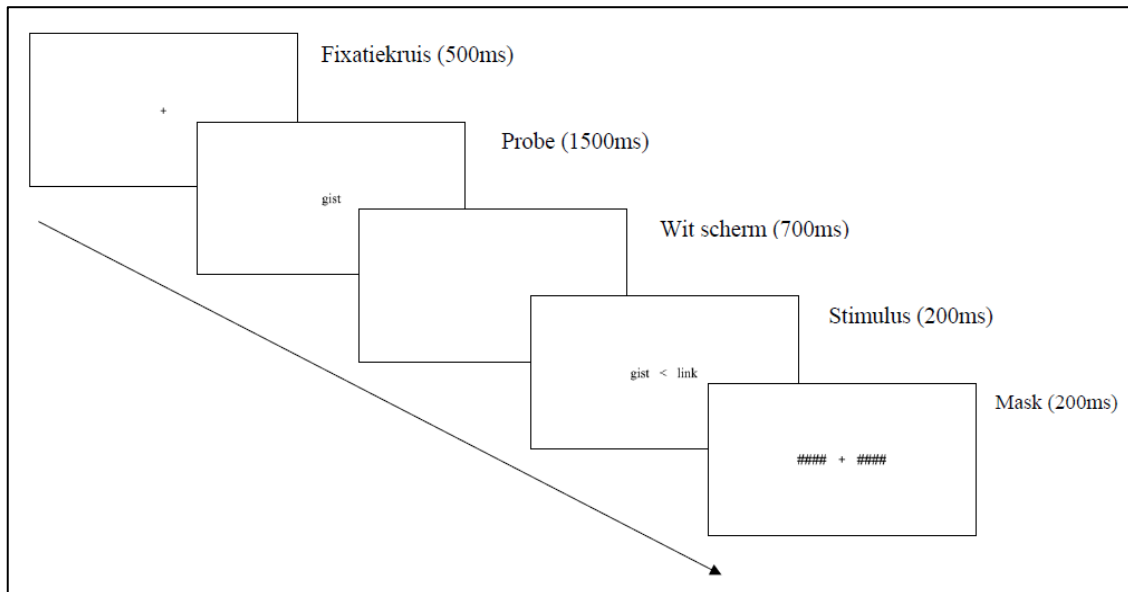
Veertien proefpersonen werden geëxcludeerd uit alle analyses omdat ze niet significant boven kansniveau scoorden op de VHT ( $n = 10$ ), of omwille van een technische fout tijdens het afnemen van de taken ( $n = 4$ ). De finale steekproef bestond zodoende uit 86 proefpersonen. De groep jongeren bevatte 46 proefpersonen (65% vrouw) met een gemiddelde leeftijd van 23 jaar ( $SD = 2$  jaar). De groep ouderen (50% vrouw) bevatte 40 proefpersonen met een gemiddelde leeftijd van 74 jaar ( $SD = 3$  jaar).

## **Materialen**

### **Visuele halfveldtaak.**

In deze studie werd lateralisatie voor visuele woordherkenning gemeten met de VHT. Elke trial van de VHT begon met een fixatiekruis centraal op een witte achtergrond. Dit fixatiekruis werd na 500 ms vervangen door een woord (i.e., de probe; 1500 ms), gevolgd door een wit scherm (700 ms). Vervolgens verschenen de visuele stimuli (i.e., twee geschreven, zwarte woorden) op het scherm, waarvan één in het LVV, en de andere in het RVV (200 ms). In het midden van het scherm, tussen beide woorden, stond een pijltje dat aangaf welk woord relevant was in die trial. De opdracht van de proefpersoon bestond erin om zo snel en accuraat mogelijk aan te geven of het woord waarnaar het pijltje wijst hetzelfde was als de probe die op het vorige scherm werd gepresenteerd. Indien dit het geval was, moest de proefpersoon op de 'J' toets drukken, indien dit niet het geval was, moest de proefpersoon op de 'F' toets drukken. Ten slotte werden de stimuli verborgen door een mask (200 ms). Een mask beperkt de duur van de presentatie van de stimulus

tot het gekozen tijdvenster, doordat het eventuele afterglow-effecten op het scherm voorkomt en vermijdt dat het target gepresenteerd blijft in het iconisch geheugen (Hunter & Brysbaert, 2008). Het intertrialinterval (i.e., wit scherm tussen trials) bedroeg 500 ms. Een schematisch overzicht van het verloop van een trial kan gevonden worden in Figuur 5. De VHT werd geprogrammeerd in E-Prime en werd gepresenteerd op een HP Pavilion 15 Notebook laptop.



*Figuur 5.* Schematisch overzicht van het verloop van een trial in de VHT.

Om er zeker van te zijn dat de visuele stimuli slechts in één visueel halfveld bleven werden deze korter gepresenteerd dan de tijd die een persoon nodig heeft om een oogbeweging te maken (i.e., 200 ms). Dit is nodig omdat een oogbeweging ervoor zou kunnen zorgen dat de stimulus niet langer geprojecteerd wordt in één visueel halfveld, waardoor het toekomt in beide hemisferen en interhemisferische transfer niet langer nodig is om de taak uit te voeren.

In totaal waren er 40 woordparen die in 4 blokken werden aangeboden. Elke mogelijke combinatie van locatie en overeenkomst met de probe kwam voor bij elk woord van een woordpaar (i.e., woord staat links en komt overeen met probe, woord staat links en komt niet overeen met probe, woord staat rechts en komt overeen met probe, woord staat rechts en komt niet overeen met probe). In totaal waren er dus 160 trials, waarvan in de helft van de gevallen de probe overeen kwam met de relevante stimulus.

Ten slotte was er ook een fixatiecontrole om de proefpersoon te stimuleren om steeds naar het midden van het scherm te blijven kijken. Deze trials werden at random tussen de experimentele trials aangeboden. In deze conditie was de probe ook een woord, maar was de daaropvolgende stimulus een cijfer dat centraal op het scherm werd aangeboden. De participant moest aangeven of het cijfer even of oneven is. Wanneer het cijfer even was, moest de proefpersoon op de 'J' knop drukken, wanneer het cijfer oneven was, moest hij/zij op de 'F' toets drukken. In totaal waren er 50 controletrials.

### **Poffenberger paradigma.**

Om te onderzoeken of een vertraagde interhemisferische communicatie aan de basis ligt van de toegenomen lateralisatie bij ouderen werd de Poffenberger taak afgenomen (Poffenberger, 1912). Gedurende de volledige Poffenberger taak diende de proefpersoon te fixeren op een permanent, wit fixatiekruis centraal op een zwarte achtergrond. Na een intertrialinterval dat verschilde van trial tot trial (800 ms, 1200 ms, 1600 ms, 2000 ms, of 2400 ms), verscheen op de excentrische posities (12 pixels van het centrum), ofwel links ofwel rechts van het fixatiekruis, een witte cirkel met een straal van 20 pixels. De proefpersoon werd aangespoord om zo snel mogelijk op de spatiebalk te drukken wanneer hij/zij een cirkel zag. Om te garanderen dat de visuele stimulus slechts in één visueel halfveld bleef, werd de cirkel slechts 500 ms op het scherm gepresenteerd. De taak bestond uit 6 blokken van 10 trials. De helft van de blokken werd de proefpersoon geïnstrueerd met de linkerhand te reageren, de andere helft van de blokken met de rechterhand. De Poffenbergertaak werd geprogrammeerd in Tscope 1.0.175, een op C++-gebaseerde toolbox voor het programmeren van cognitief psychologische experimenten. De taak werd gepresenteerd op een HP Pavilion 15 Notebook laptop.

### **Procedure**

De opzet van dit onderzoek was voor de jongeren- en ouderengroep volledig gelijk. Eerst werd aan de proefpersoon gevraagd een informed consent te tekenen en demografische gegevens en de Edinburgh handedness inventory in te vullen (Caplan &

Mendoza, 2011). Hierna werd de proefpersoon naar een computer begeleid waar hij/zij gevraagd werd de VHT en de Poffenberger taak af te leggen.

Voorafgaand aan beide taken kregen de proefpersonen uitgebreide instructies. Deze werden zowel mondeling gegeven door de experimentleider, als aangeboden op het computerscherm. Na deze instructies voerden alle participanten respectievelijk negentien en tien oefentrials uit om vertrouwd te raken met de VHT en de Poffenberger taak. Wanneer deze oefentrials afgelegd waren, startten de experimentele trials. Alle onderzoeken werden ofwel bij de proefpersoon thuis afgenomen ofwel in een rustig lokaal indien de afname plaats vond bij een senioren- of jeugdvereniging.

## Resultaten

### Visuele Halfveldtaak

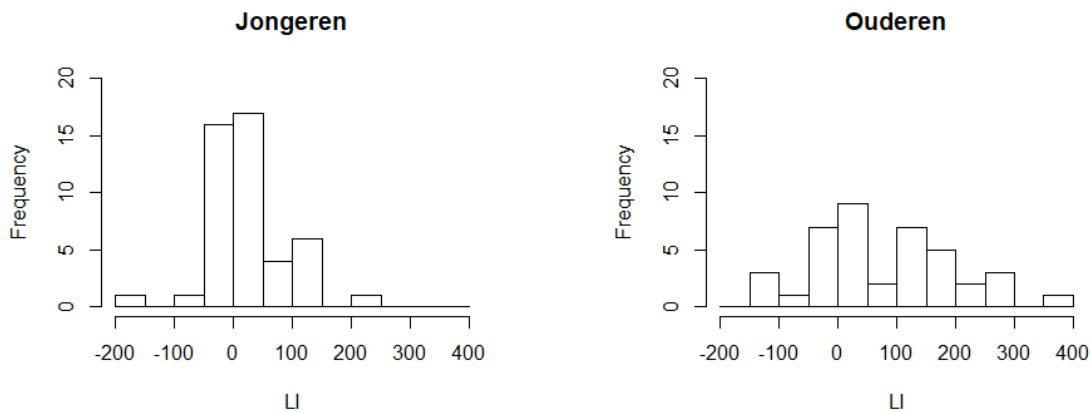
#### Lateralisatie index.

Van iedere proefpersoon werd de gemiddelde reactietijd en standaarddeviatie bepaald. Alle trials met een reactietijd trager dan  $M + 2.5 * SD$  werden niet mee opgenomen in de analyses. Hierna werd voor iedere proefpersoon de LI, die weergeeft hoe sterk iemands brein gelateraliseerd is, berekend door de gemiddelde reactietijd voor stimuli in het RVV af te trekken van de gemiddelde reactietijd voor stimuli in het LVV (Van der Haegen et al., 2011). Positieve waarden wijzen op een RVV voordeel, negatieve waarden wijzen op een LVV voordeel. Hoe hoger de absolute waarde van de LI, hoe sterker het brein gelateraliseerd is.

Een between-subjects ANOVA met leeftijd (jong vs. oud) en geslacht (man vs. vrouw) als onafhankelijke variabelen en LI als afhankelijke variabele werd gerund. Geslacht werd mee opgenomen als variabele omdat reeds is gebleken dat leeftijdsgebonden veranderingen in hersenasymmetrie kunnen variëren over geslacht (Hausmann, Güntürkün, & Corballis, 2003). Er bleek een significant hoofdeffect voor leeftijd te zijn,  $F(1, 82) = 6.06, p = .016, d = 0.55$ . De LI was positief in beide groepen, maar hoger bij ouderen ( $M = 79.16, SD = 124.77$ ) dan bij jongeren ( $M = 24.87, SD =$



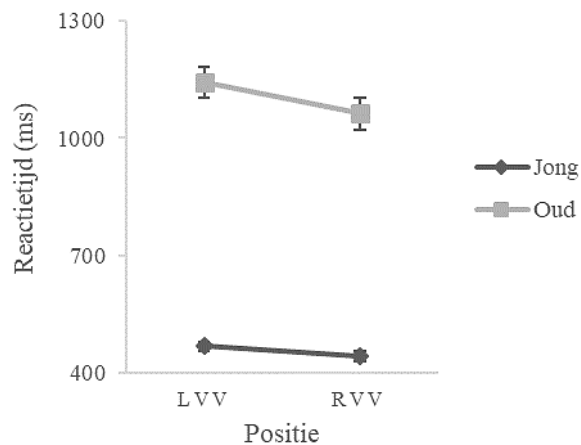
69.48). De verdeling van de LI in de jongeren- en ouderengroep wordt weergegeven in Figuur 6. Geen andere hoofd- of interactie-effecten bereikten significantie. Er was geen significant verschil tussen mannen ( $M = 63.08$ ,  $SD = 119.55$ ) en vrouwen ( $M = 40.79$ ,  $SD = 87.70$ ),  $F(1, 82) = 0.43$ ,  $p = .513$ ,  $d = 0.14$ . Verder was er ook geen significante interactie tussen geslacht en leeftijd,  $F(1, 82) = 0.45$ ,  $p = .502$ .



*Figuur 6.* Distributie van de LI per conditie. Ouderen hebben een sterkere hemisferische lateralisatie dan jongeren.

### **Reactietijd.**

Uit een 2 (Leeftijd: jong vs. oud; between-subjects) x 2 (Geslacht: man vs. vrouw; between-subjects) x 2 (Positie: LVV vs. RVV; within-subjects) mixed ANOVA met reactietijd als afhankelijke variabele bleek er een significant hoofdeffect voor leeftijd te zijn,  $F(1, 82) = 57.24$ ,  $p < .001$ ,  $d = 0.82$ . Ouderen reageerden over het algemeen trager ( $M = 1102$  ms,  $SD = 523.7$  ms) dan jongeren ( $M = 455.3$  ms,  $SD = 189.5$  ms). Verder bleek er ook een significant hoofdeffect voor positie te zijn,  $F(1, 82) = 22.19$ ,  $p < .001$ ,  $d = 0.49$ . Zoals verwacht bij rechtshandigen, reageerden de proefpersonen trager op LVV stimuli ( $M = 781.1$  ms,  $SD = 509.9$  ms) dan op RVV stimuli ( $M = 731.0$  ms,  $SD = 495.4$  ms). Ten slotte was er een significante interactie tussen leeftijd en positie,  $F(1, 82) = 6.06$ ,  $p = .016$ . Het verschil in reactietijd tussen stimuli die aangeboden werden in het LVV en in het RVV was groter voor ouderen (i.e., een verschil van 80 ms;  $d = 0.16$ ) dan voor jongeren (i.e., een verschil van 25 ms;  $d = 0.13$ ). Een visuele voorstelling van deze resultaten kan gevonden worden in Figuur 7.

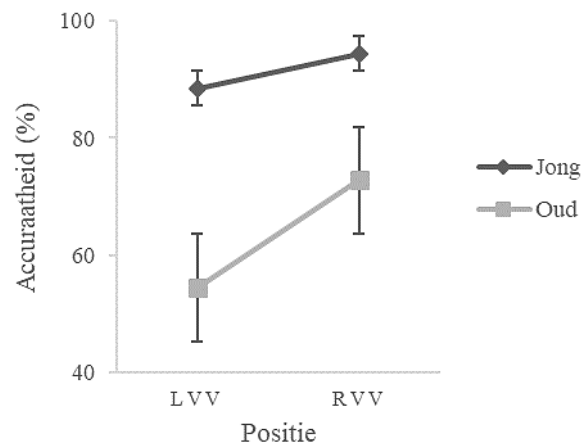


Figuur 7. Reactietijden van jongeren en ouderen voor stimuli in het LVV en stimuli in het RVV.

Geen andere hoofd- of interactie-effecten bereikten significantie. Er was geen significant verschil tussen mannen ( $M = 856.36$  ms,  $SD = 535.15$  ms) en vrouwen ( $M = 683.87$  ms,  $SD = 465.35$  ms),  $F(1, 82) = 0.77$ ,  $p = .382$ ,  $d = 0.10$ . De interactie tussen geslacht en positie was niet significant,  $F(1, 82) = 0.43$ ,  $p = .513$ . Ook de interactie tussen geslacht en leeftijd was niet significant,  $F(1, 82) = 0.46$ ,  $p = .502$ . Ten slotte was ook de drieweginteractie tussen positie, geslacht en leeftijd niet significant,  $F(1, 82) = 0.45$ ,  $p = .502$ .

### Accuraatheid.

Uit een 2 (Leeftijd: jong vs. oud, between-subjects) x 2 (Geslacht: man vs. vrouw, between-subjects) x 2 (Positie: LVV vs. RVV, within-subjects) mixed ANOVA met accuraatheid als afhankelijke variabele bleek een significant hoofdeffect voor leeftijd,  $F(1, 82) = 89.83$ ,  $p < .001$ ,  $d = 1.02$ . Jongeren waren over het algemeen accurater ( $M = 0.91$ ,  $SD = 0.12$ ) dan ouderen, ( $M = 0.64$ ,  $SD = 0.14$ ). Er was ook een significant hoofdeffect voor positie,  $F(1, 82) = 16.70$ ,  $p < .001$ ,  $d = 0.42$ . Zoals verwacht bij rechtshandigen waren proefpersonen accurater voor RVV stimuli ( $M = 0.84$ ,  $SD = 0.18$ ) dan voor LVV stimuli ( $M = 0.73$ ,  $SD = 0.28$ ). Ten slotte was er een marginaal significante interactie tussen leeftijd en positie,  $F(1, 82) = 3.86$ ,  $p = .053$ . Het verschil in accuraatheid tussen stimuli die aangeboden werden in het LVV en in het RVV was groter voor ouderen ( $d = 0.73$ ) dan voor jongeren ( $d = 0.25$ ). Een visuele voorstelling van de resultaten kan gevonden worden in Figuur 8.



*Figuur 8.* Accuraatheid van jongeren en ouderen voor stimuli in het LVV en stimuli in het RVV.

Geen andere hoofd- of interactie-effecten bereikten significantie. Er was geen significant verschil tussen mannen ( $M = 0.77$ ,  $SD = 0.20$ ) en vrouwen ( $M = 0.80$ ,  $SD = 0.19$ ),  $F(1, 82) = 0.21$ ,  $p = .647$ ,  $d = 0.05$ . De interactie tussen positie en geslacht was niet significant,  $F(1, 82) = 0.22$ ,  $p = .640$ . Ook de interactie tussen geslacht en leeftijd was niet significant,  $F(1, 82) = 0.47$ ,  $p = .494$ . Ten slotte was ook de drieweginteractie tussen positie, geslacht en leeftijd niet significant,  $F(1, 82) = 0.92$ ,  $p = .342$ .

## Poffenberger Paradigma

Uit de resultaten van de Poffenberger taak bleek dat we het klassieke CUD-effect niet konden repliceren,  $F(1, 85) = 2.31$ ,  $p = .132$ ,  $d = 0.16$ . De reactietijden voor gekruiste trials ( $M = 352.83$  ms,  $SD = 905.17$  ms) waren niet significant trager dan voor niet-gekruiste trials ( $M = 347.98$  ms,  $SD = 877.99$  ms).

Een between-subjects ANOVA met leeftijd (jong vs. oud) en geslacht (man vs. vrouw) als onafhankelijke variabelen en ITI als afhankelijke variabele werd gerund. Het ITI was hoger voor ouderen ( $M = 8.30$ ,  $SD = 38.80$ ) dan voor jongeren ( $M = 1.86$ ,  $SD = 18.19$ ) maar dit verschil was niet significant,  $F(1, 82) = 1.41$ ,  $p = .238$ ,  $d = 0.26$ . Ook het verschil tussen mannen ( $M = 4.74$ ,  $SD = 33.16$ ) en vrouwen ( $M = 4.94$ ,  $SD = 27.10$ ) was niet significant,  $F(1, 82) = 0.03$ ,  $p = .872$ ,  $d = 0.04$ . Ten slotte was ook de interactie tussen leeftijd en geslacht niet significant,  $F(1, 82) = 1.47$ ,  $p = .228$ .

## Bespreking

In deze masterproef werd de invloed van leeftijd op lateralisatie voor visuele woordverwerking onderzocht aan de hand van de VHT. Tijdens deze taak bleken alle proefpersonen accurater en sneller te reageren op stimuli in het RVV dan op stimuli in het LVV. Visuele woordverwerking is, zoals veel taalprocessen, bij de meeste mensen linksgelateraliseerd. Tijdens de VHT resulteert dit typisch in een RVV voordeel. Verder bleken jongeren over het algemeen sneller en accurater te reageren dan ouderen. Deze resultaten zijn in lijn met de algemene achteruitgang in prestaties die waargenomen wordt bij ouderen (Peters, 2006). Ten slotte bleek er een groter verschil qua accuraatheid en snelheid tussen het LVV en RVV (i.e., een sterkere lateralisatie) bij ouderen dan bij jongeren. Deze sterkere lateralisatie voor visuele woordverwerking werd hoofdzakelijk gedreven door een zwakkere prestatie bij ouderen voor woorden die aangeboden werden in het LVV dan voor woorden in het RVV.

Deze resultaten zijn in lijn met de bevindingen van Westerhausen et al. (2015) die een sterkere lateralisatie voor auditieve woordverwerking vonden bij ouderen. Ook bij hen werd dit effect hoofdzakelijk gedreven door een zwakkere prestatie voor stimuli die aangeboden werden in het linkeroor. Aangezien onze resultaten de bevindingen van Westerhausen et al. (2015) uitbreiden naar het visuele domein, wijst dit erop dat de toegenomen lateralisatie met het verouderen niet-modaliteitsspecifiek is. Dit zou kunnen suggereren dat er een algemene toename van hemisfeerlateralisatie is voor taalverwerking bij ouderen.

Deze resultaten lijken in tegenstrijd met het HAROLD-model, die een afname in hemisferische asymmetrie bij ouderen voorspelt. Merk echter op dat dit niet noodzakelijk het geval is. Indien ouderen, zoals het HAROLD-model claimt, meer gebieden uit beide hemisferen rekruteren, is het ook mogelijk een betere prestatie voor rechterstimuli in vergelijking met linkerstimuli te vinden. Door de leeftijdsgerelateerde moeilijkheid om gespecialiseerde regio's te rekruteren vallen ouderen meer terug op hun niet-dominante (en dus niet-gespecialiseerde) hersenhemisfeer. Woorden die in het RVV of aan het rechteroor gepresenteerd kunnen door de dominante, gespecialiseerde hemisfeer verwerkt

worden. Woorden die in het LVV of aan het linkeroor gepresenteerd worden, worden daarentegen door de niet-gespecialiseerde hemisfeer verwerkt. Als gevolg zouden linkerstimuli met een zwakkere prestatie en tragere reactietijden gepaard kunnen gaan. Het sterker ROV en RVV voordeel bij ouderen zou dan echter niet wijzen op een sterkere lateraliseringspatroon, maar op het verschil tussen verwerking door de gespecialiseerde versus niet-gespecialiseerde hemisfeer. Deze interpretatie kan getoetst worden aan de hand van neuroimaging.

In een recent verschenen fMRI-studie werden de voorspellingen van het HAROLD-model in het taaldomein onderzocht (Nenert et al., 2017). Uit de resultaten bleek dat er geen significante relatie was tussen hemisferische lateraliseringspatroon en de leeftijd van de proefpersonen. Er werd enkel voor mannen, en slechts in één hersenregio, namelijk de temporo-pariëtale cortex, een zwakkere lateraliseringspatroon voor taal bij ouderen gevonden. Over het algemeen ondersteunen deze bevindingen het HAROLD-model dus niet. Een model dat wel in lijn is met zowel Nenert et al. (2017), de huidige bevindingen, als de bevindingen die ooit tot het HAROLD-model geleid hebben, is het CRUNCH-model (Compensation-related utilisation of neural circuits hypothesis; Berlingeri, Danelli, Bottini, Sberna, & Paulesu, 2013). Volgens dit model zouden ouderen extra hersenregio's rekruteren om hun taakprestaties op peil houden en hun leeftijdsgerelateerde beperkingen te compenseren. Deze extra hersenregio's worden echter niet noodzakelijk gerekruteerd in de hemisfeer contralateraal aan de dominante, maar kunnen ook in de dominante hemisfeer zelf gerekruteerd worden. Zo is het mogelijk dat bij taalfuncties ouderen extra hersengebieden rekruteren in de taaldominante hemisfeer, wat tot een toegenomen lateraliseringspatroon heeft geleid in de huidige masterproef. Bij geheugenfuncties, daarentegen, is het mogelijk dat ouderen juist extra beroep doen op de prefrontale cortex contralateraal aan de dominante linkerhemisfeer. Dit zou dan leiden tot een afname in lateraliseringspatroon, zoals in het HAROLD-model gevonden werd.

Westerhausen et al. (2015) beschreven drie mogelijke verklaringen voor een sterkere lateraliseringspatroon voor auditieve woordverwerking bij ouderen: een selectieve achteruitgang van het linkergehoor, een selectieve achteruitgang van de rechter contralaterale route en de rechter auditieve cortex, en een moeizamere interhemisferische communicatie bij

ouderen. Aangezien we de bevindingen van Westerhausen et al. (2015) konden uitbreiden naar het visuele veld kunnen we de eerste twee mogelijke verklaringen uitsluiten. De derde mogelijke verklaring voor deze resultaten is een moeizamere interhemisferische overdracht van stimuli naar de taaldominante linkerhemisfeer met het verouderen. Aangezien stimuli die aangeboden werden in het LVV of aan het linkeroor getransporteerd moeten worden over hemisferen, vonden zowel Westerhausen et al. (2015) als wij een zwakkere prestatie voor linkerstimuli. Stimuli die aangeboden werden in RVV of aan het rechteroor moeten daarentegen niet getransporteerd worden, en blijven hierdoor gespaard van deze moeizamere transportatie. Als gevolg vonden zowel Westerhausen et al. (2015) als wij dat de prestatie voor rechterstimuli relatief intact bleef.

Deze derde mogelijke verklaring werd in de huidige materproef getoetst aan de hand van de Poffenberger taak, waarmee de duur van interhemisferische transfer achterhaald kan worden. De taak bleek in huidig opzet echter niet gevoelig genoeg, waardoor we niet in staat waren het klassieke CUD-effect (i.e. de typische tragere reactietijd voor gekruiste trials dan voor niet-gekruiste trials) te repliceren. Hierdoor kunnen we de ouderen niet op een betrouwbare manier vergelijken met de jongeren. Een mogelijke verklaring voor deze mislukte replicatie is dat de software die gebruikt werd niet accuraat genoeg reactietijden kon meten. Onderzoek toonde reeds aan dat de gebruikte software een invloed kan hebben op de bekomen reactietijden (de Leeuw & Motz, 2016). Toekomstig onderzoek zou dit probleem kunnen oplossen door te werken met een response box of software die gespecialiseerd is in het meten van reactietijden met een hoge precisie zoals de Inquisit Mile Seconds software.

Wanneer we de resultaten van de Poffenberger taak toch voorzichtig interpreteren, zien we dat deze wel de verwachte richting uitgaan. Het ITI was groter voor ouderen dan voor jongeren. Dit zou, zoals verwacht, kunnen wijzen op een moeizamere interhemisferische overdracht bij ouderen. Ook uit vorig onderzoek die de duur van interhemisferische transfer heeft gemeten aan de hand van gedragstaken bleek dat interhemisferische communicatie inderdaad trager is bij ouderen dan bij jongeren (Bellis & Wilber, 2001).

Een vertraagde interhemisferische route wordt mogelijks veroorzaakt door een geleidelijke degeneratie van het corpus callosum met het verouderen. Ota et al. (2006) toonden bijvoorbeeld aan de hand van Diffusie-Tensor Imaging (DTI; i.e., een toepassing van MRI om axonenbundels zoals het corpus callosum in kaart te brengen) dat het corpus callosum geleidelijk aan afneemt in omvang naarmate men ouder wordt. Aangezien reeds is gebleken dat de grootte van het corpus callosum de detectie van linkeroor-stimuli kan beïnvloeden, is het waarschijnlijk dat wanneer men ouder wordt, en het corpus callosum dus aftakelt, de prestatie voor linkerstimuli verzwakt (Westerhausen & Hugdahl, 2008).

Een limitatie van het gebruik van een gedragstaak bij de huidige doelgroep is het gevaar voor een plafond- of grondeffect. Doordat jongeren en ouderen niet dezelfde cognitieve capaciteiten hebben is het belangrijk de juiste balans te vinden in de moeilijkheidsgraad van de taak. Indien de taak te makkelijk zou zijn voor de jongeren zou dit een plafondeffect met zich mee kunnen brengen. De taak mag echter ook niet te moeilijk zijn, ander zou dit voor een grondeffect bij de ouderen kunnen zorgen. Met een gemiddelde accuraatheid van 88% en een reactietijd van 465 ms was er bij de jongeren in het huidig opzet minder ruimte voor verbetering dan bij de ouderen, die een gemiddelde accuraatheid van 61% en een reactietijd van 1102 ms hadden. Als gevolg kan de lagere LI bij de jongeren mogelijks te wijten zijn aan deze beperktere speling. Daarom is het belangrijk dat toekomstig onderzoek een goede balans vindt in de moeilijkheidsgraad van de taak zodat er voor beide groepen evenveel ruimte voor speling is.

## **Conclusie**

In deze masterproef werd een sterkere hemisferische lateralisatie voor visuele woordverwerking gevonden bij ouderen in vergelijking met jongeren. Meer bepaald bleken ouderen tijdens de VHT zwakker te scoren wanneer visuele stimuli aangeboden werden in het LVV dan wanneer deze aangeboden werden in het RVV. Deze resultaten kunnen wijzen op een toegenomen taallateralisatie bij ouderen. Een mogelijke verklaring voor deze bevindingen is een vertraagde interhemisferische communicatie bij ouderen. Deze hypothese werd in het huidig onderzoek getoetst aan de hand van het Poffenberger Paradigma. Deze taak was echter niet gevoelig genoeg waardoor de resultaten ervan niet

interpreteerbaar zijn. Toekomstig onderzoek zou deze denkpiste verder kunnen beschouwen aan de hand van gevoeliger apparatuur of software.



## Referenties

- Annett, M. (2004). Hand preference observed in large healthy samples: Classification, norms and interpretations of increased non-right-handedness by the right shift theory. *British Journal of Psychology*, 95(3), 339-353. <https://doi.org/10.1348/0007126041528130>
- Auditory Pathway. Geraadpleegd van <https://www.brainhq.com/brain-resources/image-gallery/auditory-pathway>
- Baltes, P. B., & Lindenberger, U. (1997). Emergence of a powerful connection between sensory and cognitive functions across the adult life span: a new window to the study of cognitive aging?. *Psychology and Aging*, 12(1), 12. <https://doi.org/10.1037//0882-7974.12.1.12>
- Bellis, T. J., & Wilber, L. A. (2001). Effects of aging and gender on interhemispheric function. *Journal of Speech, Language, and Hearing Research*, 44(2), 246-263. [https://doi.org/10.1044/1092-4388\(2001/021\)](https://doi.org/10.1044/1092-4388(2001/021))
- Berlingeri, M., Danelli, L., Bottini, G., Sberna, M., & Paulesu, E. (2013). Reassessing the HAROLD model: is the hemispheric asymmetry reduction in older adults a special case of compensatory-related utilisation of neural circuits?. *Experimental Brain Research*, 224(3), 393-410. <https://doi.org/10.1007/s00221-012-3319-x>
- Bloom, J. S., & Hynd, G. W. (2005). The role of the corpus callosum in interhemispheric transfer of information: excitation or inhibition?. *Neuropsychology Review*, 15(2), 59-71. <https://doi.org/10.1007/s11065-005-6252-y>
- Broca, P. (1861). Remarques sur le siège de la faculté du langage articulé, suivies d'une observation d'aphémie (perte de la parole). *Bulletin et Memoires de la Societe Anatomique de Paris*, 6, 330-357.

- Bryden, M. P., Hecaen, H., & DeAgostini, M. (1983). Patterns of cerebral organization. *Brain and Language*, 20(2), 249-262. [https://doi.org/10.1016/0093-934x\(83\)90044-5](https://doi.org/10.1016/0093-934x(83)90044-5)
- Cabeza, R. (2002). Hemispheric asymmetry reduction in older adults: the HAROLD model. *Psychology and Aging*, 17(1), 85. <https://doi.org/10.1037//0882-7974.17.1.85>
- Cabeza, R., Anderson, N. D., Locantore, J. K., & McIntosh, A. R. (2002). Aging gracefully: compensatory brain activity in high-performing older adults. *Neuroimage*, 17(3), 1394-1402. <https://doi.org/10.1006/nimg.2002.1280>
- Cai, Q., Van der Haegen, L., & Brysbaert, M. (2013). Complementary hemispheric specialization for language production and visuospatial attention. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(4), E322-E330. <https://doi.org/10.1073/pnas.1212956110>
- Caplan, B., & Mendoza, J. E. (2011). Edinburgh handedness inventory. *Encyclopedia of Clinical Neuropsychology*, 928-928. [https://doi.org/10.1007/springerreference\\_183477](https://doi.org/10.1007/springerreference_183477)
- Carey, D. P., Smith, D. T., Martin, D., Smith, G., Skriver, J., Rutland, A., & Shepherd, J. W. (2009). The bi-pedal ape: Plasticity and asymmetry in footedness. *Cortex*, 45(5), 650-661. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2008.05.011>
- Celeghin, A., Diano, M., De Gelder, B., Weiskrantz, L., Marzi, C. A., & Tamietto, M. (2017). Intact hemisphere and corpus callosum compensate for visuomotor functions after early visual cortex damage. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(48), E10475-E10483. <https://doi.org/10.1073/pnas.1714801114>

- Corballis, M. C. (2008). The evolution and genetics of cerebral asymmetry. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1519), 867-879. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0232>
- de Leeuw, J. R., & Motz, B. A. (2016). Psychophysics in a Web browser? Comparing response times collected with JavaScript and Psychophysics Toolbox in a visual search task. *Behavior Research Methods*, 48(1), 1-12. <https://doi.org/10.3758/s13428-015-0567-2>
- Dodrill, C. B., & Ojemann, G. A. (1997). An exploratory comparison of three methods of memory assessment with the intracarotid amobarbital procedure. *Brain and Cognition*, 33(2), 210-223. <https://doi.org/10.1006/brcg.1997.0893>
- Dym, R. J., Burns, J., Freeman, K., & Lipton, M. L. (2011). Is functional MR imaging assessment of hemispheric language dominance as good as the Wada test?: a meta-analysis. *Radiology*, 261(2), 446-455. <https://doi.org/10.1148/radiol.11101344>
- Fink, M., Wadsak, W., Savli, M., Stein, P., Moser, U., Hahn, A., ... & Lanzenberger, R. (2009). Lateralization of the serotonin-1A receptor distribution in language areas revealed by PET. *Neuroimage*, 45(2), 598-605. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2008.11.033>
- Forrester, G. S., Quaresmini, C., Leavens, D. A., Mareschal, D., & Thomas, M. S. (2013). Human handedness: an inherited evolutionary trait. *Behavioural Brain Research*, 237, 200-206. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2012.09.037>
- Frasnelli, E. (2013). Brain and behavioral lateralization in invertebrates. *Frontiers in Psychology*, 4, 939. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00939>

- Frasnelli, E., Vallortigara, G., & Rogers, L. J. (2012). Left–right asymmetries of behaviour and nervous system in invertebrates. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *36*(4), 1273-1291. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2012.02.006>
- George, I. (2010). Hemispheric asymmetry of songbirds. *The two halves of the brain*, 91-120. <https://doi.org/10.7551/mitpress/9780262014137.003.0079>
- Ghirlanda, S., & Vallortigara, G. (2004). The evolution of brain lateralization: a game-theoretical analysis of population structure. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *271*(1541), 853. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2669>
- Güntürkün, O., Diekamp, B., Manns, M., Nottelmann, F., Prior, H., Schwarz, A., & Skiba, M. (2000). Asymmetry pays: visual lateralization improves discrimination success in pigeons. *Current Biology*, *10*(17), 1079-1081. [https://doi.org/10.1016/s0960-9822\(00\)00671-0](https://doi.org/10.1016/s0960-9822(00)00671-0)
- Hausmann, M., Güntürkün, O., & Corballis, M. (2003). Age-related changes in hemispheric asymmetry depend on sex. *Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition*, *8*(3), 277-290. [https://doi.org/10.1016/s0960-9822\(00\)00671-0](https://doi.org/10.1016/s0960-9822(00)00671-0)
- Hervé, P. Y., Zago, L., Petit, L., Mazoyer, B., & Tzourio-Mazoyer, N. (2013). Revisiting human hemispheric specialization with neuroimaging. *Trends in Cognitive Sciences*, *17*(2), 69-80. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2012.12.004>
- Hopkins, B., Lems, W., Janssen, B., & Butterworth, G. (1987). Postural and motor asymmetries in newborns. *Human Neurobiology*, *6*, 153–156.
- Hunter, Z. R., & Brysbaert, M. (2008). Visual half-field experiments are a good measure of cerebral language dominance if used properly: Evidence from fMRI. *Neuropsychologia*, *46*(1), 316-325. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2007.07.007>

- Karev, G. B. (2000). Cinema seating in right, mixed and left handers. *Cortex*, 36(5), 747-752. [https://doi.org/10.1016/s0010-9452\(08\)70550-1](https://doi.org/10.1016/s0010-9452(08)70550-1)
- Kennedy, D. N., O'Craven, K. M., Ticho, B. S., Goldstein, A. M., Makris, N., & Henson, J. W. (1999). Structural and functional brain asymmetries in human situs inversus totalis. *Neurology*, 53(6), 1260-1260. <https://doi.org/10.1212/wnl.53.6.1260>
- Kimura, D. (1967). Functional asymmetry of the brain in dichotic listening. *Cortex*, 3(2), 163-178. [https://doi.org/10.1016/s0010-9452\(67\)80010-8](https://doi.org/10.1016/s0010-9452(67)80010-8)
- Levy, J. (1969). Possible basis for the evolution of lateral specialization of the human brain. *Nature*, 224(5219), 614. <https://doi.org/10.1038/224614a0>
- Levy, J. (1977). The mammalian brain and the adaptive advantage of cerebral asymmetry. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 299(1), 264-272. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1977.tb41913.x>
- Loddenkemper, T., Morris, H. H., & Möddel, G. (2008). Complications during the Wada test. *Epilepsy & Behavior*, 13(3), 551-553. <https://doi.org/10.1016/j.yebeh.2008.05.014>
- Marzi, C. A. (1999). The Poffenberger paradigm: a first, simple, behavioural tool to study interhemispheric transmission in humans. *Brain research bulletin*, 5(50), 421-422. [https://doi.org/10.1016/s0361-9230\(99\)00174-4](https://doi.org/10.1016/s0361-9230(99)00174-4)
- Mazoyer, B., Mellet, E., Perchey, G., Zago, L., Crivello, F., Jobard, G., ... & Joliot, M. (2016). BIL&GIN: a neuroimaging, cognitive, behavioral, and genetic database for the study of human brain lateralization. *Neuroimage*, 124, 1225-1231. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.02.071>
- Nenert, R., Allendorfer, J. B., Martin, A. M., Banks, C., Vannest, J., Holland, S. K., & Szaflarski, J. P. (2017). Age-related language lateralization assessed by fMRI: The

effects of sex and handedness. *Brain research*, 1674, 20-35.  
<https://doi.org/10.1016/j.brainres.2017.08.021>

Nicholls, M. E., Loftus, A., Mayer, K., & Mattingley, J. B. (2007). Things that go bump in the right: The effect of unimanual activity on rightward collisions. *Neuropsychologia*, 45(5), 1122-1126.  
<https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2006.07.015>

Ocklenburg, S., & Güntürkün, O. (2009). Head-turning asymmetries during kissing and their association with lateral preference. *Laterality*, 14(1), 79-85.  
<https://doi.org/10.1080/13576500802243689>

Ota, M., Obata, T., Akine, Y., Ito, H., Ikehira, H., Asada, T., & Suhara, T. (2006). Age-related degeneration of corpus callosum measured with diffusion tensor imaging. *Neuroimage*, 31(4), 1445-1452. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.02.008>

Peters, R. (2006). Ageing and the brain. *Postgraduate Medical Journal*, 82(964), 84-88.  
<https://doi.org/10.1136/pgmj.2005.036665>

Poffenberger, A. T. (1912). *Reaction time to retinal stimulation: with special reference to the time lost in conduction through nerve centers*. Science Press.

Reiss, M., & Reiss, G. (1997). Ocular dominance: some family data. *Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition*, 2(1), 7-16.  
<https://doi.org/10.1080/135765097397602>

Reiss, M., & Reiss, G. (1999). Earedness and handedness: distribution in a German sample with some family data. *Cortex*, 35(3), 403-412.  
[https://doi.org/10.1016/s0010-9452\(08\)70808-6](https://doi.org/10.1016/s0010-9452(08)70808-6)

Roby-Brami, A., Hermsdörfer, J., Roy, A. C., & Jacobs, S. (2012). A neuropsychological perspective on the link between language and praxis in modern humans.

*Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1585), 144-160. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0122>

Rogers, L. J., Zucca, P., & Vallortigara, G. (2004). Advantages of having a lateralized brain. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271(6), S420-S422. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2004.0200>

Toga, A. W., & Thompson, P. M. (2003). Mapping brain asymmetry. *Nature Reviews Neuroscience*, 4(1), 37.   
javascript:showCitationsBox('4500849f431c374d59e0cb6d4fc12f00');

Vallortigara, G., & Rogers, L. J. (2005). Survival with an asymmetrical brain: advantages and disadvantages of cerebral lateralization. *Behavioral and Brain Sciences*, 28(4), 575-588. <https://doi.org/10.1017/s0140525x05000105>

Van der Haegen, L., Cai, Q., Seurinck, R., & Brysbaert, M. (2011). Further fMRI validation of the visual half field technique as an indicator of language laterality: A large-group analysis. *Neuropsychologia*, 49(10), 2879-2888. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2011.06.014>

Van Eyken, E., Van Camp, G., & Van Laer, L. (2007). The complexity of age-related hearing impairment: contributing environmental and genetic factors. *Audiology and Neurotology*, 12(6), 345-358. <https://doi.org/10.1159/000106478>

Ververs, I. A., de Vries, J. I., Van Geijn, H. P., & Hopkins, B. (1994). Prenatal head position from 12–38 weeks. I. Developmental aspects. *Early Human Development*, 39(2), 83-91. [https://doi.org/10.1016/0378-3782\(94\)90157-0](https://doi.org/10.1016/0378-3782(94)90157-0)

Vingerhoets, G. (2016, 19 oktober). 3\_lateralisatie\_per1 [Powerpoints]. Geraadpleegd van [https://minerva.ugent.be/courses2016/H00152502016/document/slides\\_1\\_per\\_blad/3\\_lateralisatie\\_per1.pdf?cidReq=H00152502016](https://minerva.ugent.be/courses2016/H00152502016/document/slides_1_per_blad/3_lateralisatie_per1.pdf?cidReq=H00152502016)

- Volz, L. J., & Gazzaniga, M. S. (2017). Interaction in isolation: 50 years of insights from split-brain research. *Brain*, *140*(7), 2051-2060.  
<https://doi.org/10.1093/brain/awx139>
- Wada, J. (1949). A new method of determining the side of cerebral speech dominance: a preliminary report on the intracarotid injection of sodium amytal in man. *Igaku to Seibutsugaku*, *14*, 221-222.
- Westerhausen, R., & Hugdahl, K. (2008). The corpus callosum in dichotic listening studies of hemispheric asymmetry: a review of clinical and experimental evidence. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *32*(5), 1044-1054.  
<https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2008.04.005>
- Westerhausen, R., Bless, J., & Kompus, K. (2015). Behavioral laterality and aging: the free-recall dichotic-listening right-ear advantage increases with age. *Developmental Neuropsychology*, *40*(5), 313-327.  
<https://doi.org/10.1080/87565641.2015.1073291>
- Westerhausen, R., Kompus, K., & Hugdahl, K. (2014). Mapping hemispheric symmetries, relative asymmetries, and absolute asymmetries underlying the auditory laterality effect. *Neuroimage*, *84*, 962-970.  
<https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.09.074>