
Lateralizacja języka i gestów: metody badań, zależności oraz uwarunkowania anatomiczne

GRZEGORZ KRÓLICZAK, SZYMON BIDUŁA

Uniwersytet im. Adama Mickiewicza w Poznaniu

Streszczenie. *U większości ludzi lewa półkula odgrywa decydującą rolę zarówno w kontroli zdolności językowych jak i wyuczonych gestów manualnych. U osób praworęcznych, lewostronne obszary kory mózgowej kontrolują ponadto działania dłoni i palców ręki dominującej, włączając w to ruchy sięgania w kierunku celu, chwytania przedmiotów i manipulowania nimi. Dlatego do niedawna nie było oczywiste, czy lateralizacja funkcji językowych jest ściślej związana z kontrolą preferowanej ręki, czy też z przetwarzaniem informacji wyższego rzędu niezbędnych w sprawnej komunikacji przy pomocy gestów, niezależnie od wykorzystywanego ramienia i dłoni. Za drugą z tych opcji przemawia to, że u większości osób leworęcznych lewa półkula także dominuje w kontroli języka i gestów. Przeciw zdają się świadczyć przykłady nietypowej lateralizacji zdolności językowych do prawej półkuli, przy lewopółkulowej reprezentacji gestów manualnych. Choć dotąd względnie dobrze poznano jak często dochodzi do nietypowej lateralizacji niektórych funkcji w mózgu, ciągle nie jest jasne, jakie są tego przyczyny. Co ważniejsze, dopiero niedawno naukowcy zaczęli z sukcesem badać wzajemne relacje pomiędzy różnymi zdolnościami poznawczymi u ludzi zdrowych. Badania te sugerują istnienie bliskich zależności pomiędzy lateralizacją na pozór odmiennych funkcji, takich jak język i gesty, w przypadkach dotąd uznawanych za raczej wyjątkowe. Te ostatnie, z kolei, często łączono z reorganizacją mózgu w następstwie choroby lub innych zakłóceń jego działania. Tymczasem, istnienie ścisłych relacji pomiędzy reprezentacjami na pozór odmiennych dyspozycji poznawczych w przypadkach nietypowych, a nie mających źródła w chorobie i urazach, sugeruje nieco inny model lateralizacji funkcji w mózgu.*

Słowa kluczowe: *język, gesty, lateralizacja, relacje wzajemne, asymetrie funkcjonalne, korelaty anatomiczne*

Wprowadzenie

Dość dobrze udokumentowane przypadki zaburzeń zachowania powstałych w rezultacie miejscowych urazów mózgu pochodzą już z XVII w., znacząco wyprzedzając jedną z pierwszych i najbardziej kontrowersyjnych teorii lokalnych specjalizacji funkcjonalnych mózgu rozwiniętej w ramach tradycji frenologicznej (Hutsler i Galuske 2003). Co ciekawe, pierwotne „teorie lokalizacyjne” zdawały się nie uwzględniać kwestii lateralizacji, tj. przesunięcia funkcji poznawczych do jednej bądź drugiej półkuli, przyjmując raczej symetryczny ich rozkład po obu stronach mózgu. Idea, że któraś z półkul może dominować w reprezentacji zdolności ludzkich pojawia się już bardzo wyraźnie w wieku XIX. Jednak nawet Paul Broca, który po śmierci swych pierwszych pacjentów jednoznacznie zlokalizował lewostronny, dolny obszar czołowy mózgu jako rejon krytyczny dla generowania mowy (Dronkers, Plaisant, Iba-Zizen i Cabanis 2007), zdawał się sądzić, że kierunek lateralizacji tej funkcji nie był aż tak istotny (Hutsler i Galuske 2003). Tym niemniej, niedługo po raportach Broki, Karl Wernicke również wskazał na doniosłość lewej półkuli, tym razem tylnych, grzbietowych obszarów płata skroniowego, w procesach rozumienia języka. Wernicke miał zatem podstawy by zaproponować bardziej ogólny model funkcji językowych, w którym figurowały obydwa obszary zlateralizowane do lewej półkuli, jeden dla generowania, a drugi dla rozumienia mowy (Eggert 1977).

Jak się wkrótce okazało, dalsze badania neuropsychologiczne zaczęły ponadto sugerować, że u większości ludzi nie tylko funkcje językowe, ale także kontrola wyuczonych gestów manualnych (tzw. prakcji) ma swe podłoże w lewej półkuli (Liepmann 1900; Goodglass i Kaplan 1963). Dotyczyło to nie tylko często wykorzystywanych w badaniach gestów symulowanego użycia narzędzi (określanych jako gesty tranzytywne), ale także nie wymagających wyobrażania oraz używania przedmiotów gestów „komunikacyjnych” (określanych jako intranzytywne; por. Goodglass i Kaplan 1963; Heilman i Rothi 1997). W przypadku kontroli gestów manualnych, kluczowym obszarem zdaje się być lewa kora ciemieniowa, której uszkodzenia często prowadzą do apraksji, tj. problemów z realizacją i rozpoznawaniem gestów oraz innych czynności ruchowych wyższego rzędu, trudności których nie da się wyjaśnić ani prostymi zakłóceniami funkcji motorycznych i czuciowych, ani też zaburzeniami językowymi (Liepmann 1900; Goodglass i Kaplan 1963). Co ciekawe, w tej lewopółkulowej specjalizacji w reprezentowaniu gestów zdają się uczestniczyć nie tylko pola ciemieniowe, ale także obszary kory przedruchowej oraz do pewnego stopnia kora przedczołowa (Haaland i Harrington 1996; Johnson-Frey 2004).

Z uwagi na owe lewostronne specjalizacje nie dziwi, że u pacjentów, którzy doznali rozległych uszkodzeń lewej półkuli, bardzo często współwystępują ze sobą zarówno zaburzenia generowania i/lub odbioru języka (afazje), jak i zaburzenia ruchowe wyższego rzędu (apraksje). Te ostatnie ujawniać się mogą nie tylko w problemach z sekwencjonowaniem w czasie i przestrzeni gestów w oparciu o instrukcje słowne, bądź kłopotach z imitacją sekwencji gestów na podstawie ruchów ręki eksperymentatora (tzw. apraksja wyobrazeniowo-ruchowa), ale także w braku zdolności do zrozumienia samych pojęć związanych z gestami i do przedstawienia sobie ruchu jaki towarzyszy takim gestom (tzw. apraksja wyobrazeniowa). Co ciekawe, z uwagi na trudności w testowaniu reprezentacji gestów u pacjentów potencjalnie nie rozumiejących wskazówek werbalnych i/lub ewentualne problemy z interpretacją uzyskanych w ten sposób wyników, w literaturze przedmiotu częściej dotąd zwracano uwagę na przypadki rozdzielności pomiędzy afazją i apraksją (Papagno, Della Sala i Basso 1993; Kertesz, Ferro i Shewan 1984). Tym niemniej, dość powszechne współlistnienie obu tych zaburzeń (Kertesz i Hooper 1982), będące konsekwencją ich podobnej lateralizacji (do lewej półkuli), sugerować może również pewną uogólnioną specjalizację półkulową, która może leżeć u podłoża obydwu tych zdolności. Sugestie takie pojawiły się zresztą już w siódmej dekadzie XIX w. w pracy Finkelnburga, który w wyjaśnieniu współwystępowania deficytów językowych i pozawerbalnych odwoływał się do pojęcia asymbolii, tj. zaburzenia przetwarzania informacji leżących u podłoża rozumienia i używania symboli komunikacyjnych (Duffy i Liles 1979). Bardziej współczesne, alternatywne ujęcia procesów przetwarzania informacji w lewej półkuli odwołują się raczej do jej przewagi w reprezentowaniu bądź to złożonych sekwencji ruchowych (np. Kimura i Archibald 1974), bądź też różnego rodzaju hierarchii sekwencyjnych (Bradshaw i Nettleton 1982; Greenfield 1991).

W projekcie badawczym niejako podążającym za sugestiami Finkelnburga, Króliczak wraz ze współpracownikami (Króliczak, Piper i Frey 2011) przyjęli, że jeśli rzeczywiście jest tak, iż u podłoża zdolności językowych oraz gestów manualnych leży jakaś wspólna specjalizacja półkulowa, to wówczas ludzie, u których da się wykazać obecność nietypowej lateralizacji języka powinni również demonstrować podobny, nietypowy wzór reprezentacji gestów. Jest to hipoteza nowatorska ze względu na odejście od bezkrytycznego przekonania o szczególnej roli lewej półkuli w procesach leżących u podłoża języka i gestów jak i również, co ważniejsze, poszukuje pewnych regularności w przypadkach nietypowych lateralizacji funkcji. Ponadto, choć przyjmuje się, że najwięcej osób z rzadką lateralizacją zdolności umysłowych (np. kontro-

li języka; Knecht, Drager, Deppe, Bobe, Lohmann, Floel, Ringelstein i Henningsen 2000) oraz ich wzajemnych relacji da się znaleźć wśród leworęcznych, wykazane w tej populacji zjawisko powinno być również możliwe do zaobserwowania u osób praworęcznych z nietypową lateralizacją funkcji.

Na bardzo podobne kwestie zwrócili już wcześniej uwagę Meador i współpracownicy (Meador, Loring, Lee, Hughes, Lee, Nichols i Heilman 1999), którzy przedstawili przekonujące dane świadczące o tym, że u pacjentów z epilepsją, nietypowej lateralizacji języka często towarzyszy podobnie zlateralizowana prakcja; zjawisko, które nie miało raczej związku z ręcznością testowanych pacjentów. Jedyną słabością tych badań (wykorzystujących procedurę podania do tętnicy szyjnej amobarbitalu) jest to, że były one przeprowadzone u pacjentów, u których napadów padaczkowych nie dało się już leczyć farmakologicznie i, przez to, kwalifikowali się oni do zabiegu operacyjnego. A zatem w wyniku długotrwałej i bardzo wycieńczającej choroby mogło u nich dojść do reorganizacji, a nawet odmiennego zlateralizowania funkcji. Z drugiej strony, znane są przypadki przynajmniej czterech pacjentów praworęcznych z niemal całkowicie odwróconą lateralizacją zdolności językowych i gestykulacji. Tym samym, u ich podłoża leżały mechanizmy z prawej półkuli, mimo iż nie było żadnych danych sugerujących, że taka reorganizacja mogła u tych osób być wynikiem czy to okołoporodowych uszkodzeń mózgu, czy też przewlekłej choroby na jakimkolwiek etapie życia (Fischer, Alexander, Gabriel, Gould i Milione 1991; porównaj pracę Junque, Litvan i Vendrell 1986).

Króliczak i współpracownicy (Kroliczak i in. 2011) wykorzystali metodę funkcjonalnego obrazowania przy pomocy rezonansu magnetycznego (fMRI), aby zbadać zależności pomiędzy lateralizacją jednej ze zdolności językowych (tu: biegłości werbalnej) oraz lateralizacją planowania gestów manualnych (tu: gestów tranzytywnych i intranzytywnych). Badania neuronalnych podstaw tych dwóch kategorii gestów mają bardzo długą historię i przez to znacząco figurują zarówno w tradycyjnych modelach prakcji (Gonzalez Rothi, Ochipa i Heilman 1991), jak i bardziej współczesnych dyskusjach na temat trafności tych modeli (Kroliczak i Frey 2009). By rzucić nieco nowsze światło na omawiane kwestie, w eksperymencie poddano badaniom próbkę zdrowych osób leworęcznych, o których wiadomo, że wykazują naturalną zmienność reprezentacji języka (Knecht i in. 2000). Ponieważ w takiej populacji o wiele łatwiej znaleźć osoby, u których prawa półkula będzie dominować w procesie generowania wypowiedzi językowych, projekt tego typu daje wyjątkowe możliwości zbadania relacji pomiędzy reprezentacją języka i gestów. Oczywiście, u większości osób leworęcznych i tak nale-

ży oczekiwać raczej typowej organizacji procesów uwikłanych w biegle generowanie słów. Biegłości werbalnej pośredniczą środkowo-tylne obszary lewego dolnego zakrętu czołowego, szczególnie pola Brodmanna 44 i 45 (BA44/45), które łącznie są często utożsamiane z tzw. obszarem Broki (por. Keller, Crow, Foundas, Amunts i Roberts 2009). Jeśli istnieje naturalny związek pomiędzy reprezentacjami języka i prakcji, wówczas osoby z typową lateralizacją języka powinny w trakcie planowania gestów wykazywać również podobnie zlateralizowaną, tj. typową lewopółkulową aktywację w dolnej korze ciemieniowej (Kroliczak i Frey 2009), szczególnie w polu Brodmanna 40 (BA40). BA40, określane również jako zakręt nadbrzeżny (the supramarginal gyrus, lub SMG) jest tradycyjnie już łączony z reprezentacją gestów na poziomie niezależnym od wykorzystywanej ręki (Liepmann 1900; Goodglass i Kaplan 1963; Haaland, Harrington i Knight 2000; Heilman, Roth i Valenstein 1982). Wyniki obserwacji neuropsychologicznych otrzymują wsparcie z badań fMRI na zdrowych uczestnikach, planujących i/lub realizujących gesty (Moll, de Oliveira-Souza, Passman, Cunha, Souza-Lima i Andreiuolo 2000; Choi, Na, Kang, Lee, Lee i Na 2001; Ohgami, Matsuo, Uchida i Nakai 2004; Rumiaty, Weiss, Shallice, Ottoboni, Noth, Zilles i Fink 2004; Johnson-Frey, Newman-Norlund i Grafton 2005; Kroliczak i Frey 2009). Hipotezą o krytycznym znaczeniu dla badań nad relacjami między językiem i prakcją jest oczywiście przekonanie, że ok. 1/3 uczestników powinna nie tylko wykazywać nietypową, tj. albo obustronną, albo też prawostronną aktywację w BA44/45 w teście na biegłość werbalną, ale także zbliżoną, tj. nietypową lateralizację aktywacji w BA40 w trakcie planowania gestów (Kroliczak i in. 2011).

1. Testy na biegłość werbalną oraz planowanie gestów manualnych

Ponieważ wykorzystane w tym projekcie metody badań zostały szczegółowo opisane gdzie indziej (Kroliczak i in. 2011; Kroliczak i Frey 2009), poniżej zostaną przedstawione jedynie informacje o kluczowym znaczeniu dla zrozumienia najważniejszych procedur oraz uzyskanych wyników. Spośród 51 osób, które na ochotnika zgłosiły się do udziału w badaniach i określały siebie jako skrajnie leworęczne, do testu z wykorzystaniem fMRI wyselekcjonowanych zostało jedynie 15 osób. W uzupełnieniu do tradycyjnego kwestionariusza dotyczącego ręczności (Oldfield 1971), u każdego uczestnika przetestowano również siłę lewej i prawej ręki oraz ich szybkość w wymagającym niezwyklej precyzji zadaniu na przenoszenie kołeczków z jednej strony tablicy na drugą i ich umieszczenie w wywierconych otworkach. Jedynie osoby, które zarówno

znalazły się w górnym kwartylu leworęczności (tu: z wynikiem pomiędzy -66 a -100 , gdzie -100 oznacza skrajną leworęczność; średnia = -90 oraz odchylenie standardowe = 9) jak i wykazały przewagę ręki lewej we wszystkich pozostałych testach (tj. także podczas przenoszenia kołeczków z użyciem pincety) przeszły do dalszych badań w skanerze fMRI.

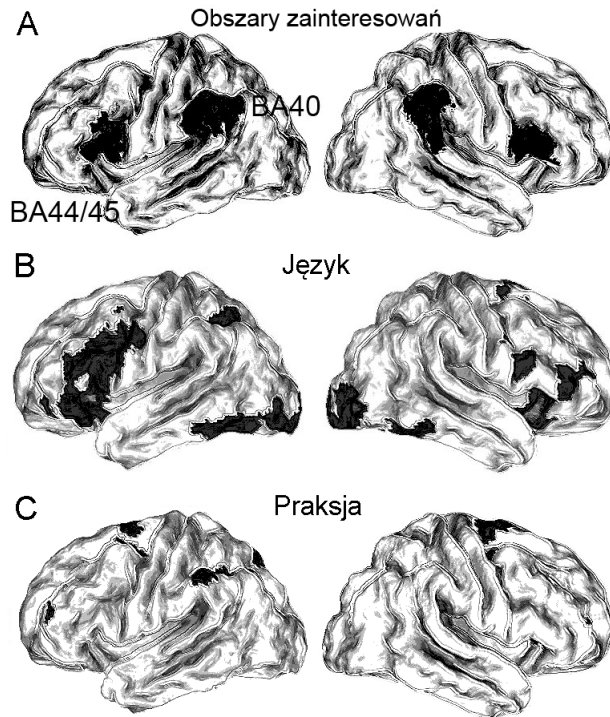
W teście na biegłość werbalną, zadaniem uczestnika było generowanie (milcząco) tak wielu słów jak to możliwe w okresie pięciu 30-s bloków, w których na ekranie komputera, tuż nad punktem fiksacji, prezentowana była w sposób przypadkowy jedna z pięciu liter od których miały zaczynać się słowa. Zadanie to zostało skontrastowane z okresami spoczynku, w czasie którego uczestnik wpatrywał się tylko w punkt fiksacji (jedyny bodziec na ekranie), nie generując wówczas żadnych, nawet przypadkowych słów. Natomiast w teście na planowanie gestów manualnych, zadaniem uczestnika było przeczytać prezentowane przez $1,5$ s słowo wskazujące na gest jaki miał być wykorzystany a następnie zaplanować jego realizację w okresie zmiennego ($2,5$ – $6,5$ s) interwału czasowego poprzedzającego faktyczne wykonanie tego gestu. Choć w eksperymencie wykorzystano dwie kategorie gestów (tj. symulowanego użycia narzędzi oraz gesty „znaczeniowe”), przeciwstawione tzw. lingwistycznemu warunkowi kontrolnemu, to nie oczekiwano, by u większości uczestników reprezentacje tych gestów znacząco różniły się od siebie pod względem ich przesunięcia do jednej z półkul (Kroliczak i Frey 2009). Tym niemniej, ponieważ badacze byli szczególnie zainteresowani przypadkami nietypowymi, zastanawiali się również, czy u kilku osób nie da się zaobserwować istotnych różnic także w lateralizacji tych dwóch kategorii gestów, nawet jeśli tylko w relacji do wykorzystywanej w danym momencie ręki.

Szacowanie lateralizacji języka i prakcji przeprowadzono w dwóch osobnych obszarach zainteresowania (tzw. Region of Interest, czy inaczej ROI). Wybór ROI podyktowany był przede wszystkim względami teoretycznymi. Z uwagi na poczynione wyżej ustalenia, analizę lateralizacji aktywności mózgu w teście na biegłość werbalną przeprowadzono w obszarze BA44/45 (por. Amunts, Weiss, Mohlberg, Pieperhoff, Eickhoff, Gurd, Marshall, Shah, Fink i Zilles 2004). Natomiast analizę lateralizacji aktywności leżącej u podłoża planowania gestów dokonano w obszarze BA40 (Caspers, Geyer, Schleicher, Mohlberg, Amunts i Zilles 2006). Obydwa te obszary zostały wyznaczone przy pomocy probabilistycznych map cytoarchitektonicznych (Eickhoff, Stephan, Mohlberg, Grefkes, Fink, Amunts i Zilles 2005). W celu uniknięcia zachodzenia tych map na sąsiednie obszary mózgu zostały one sprogowane tak, by uzyskać przynajmniej 50% pewność, że dany woksel (od angielskich

słów oznaczających wolumetryczny piksel) należy do danego pola anatomicznego (Eickhoff, Paus, Caspers, Grosbras, Evans, Zilles i Amunts 2007). Obydwe mapy zostały przedstawione na Rys. 1A jako ciemniejsze fragmenty struktur anatomicznych, na częściowo „nadmuchanym”, a przez to ujawniającym w trzech wymiarach powierzchnię kory, mózgu wzorcowym czy też standardowym z programu CARET (Van Essen 2005; tu służącym jedynie do prezentacji map, do których zawężany był obszar analiz oraz wizualizacji wyników neuroobrazowania).

Rys. 1B przedstawia w sposób schematyczny aktywację uzyskaną w teście na biegłość werbalną (skontrastowanym ze stanem spoczynku) na poziomie całej grupy. Tzn. pokazano na nim istotny statystycznie wzrost aktywacji, do której uzyskania przyczyniły się wszystkie testowane osoby leworęczne. Największy klaster tej aktywacji (ponownie reprezentowany jako ciemny fragment nałożony na daną strukturę anatomiczną) znajduje się w dolnych obszarach lewej kory czołowej (m.in. w BA44/45) oraz, w mniejszym zakresie, w jego prawostronnym odpowiedniku. (Obydwa te obszary stanowiły ROI dla dalszych analiz lateralizacji języka.) Dość duży klaster aktywacji znajduje się także w środkowej części bruzdy śródciemieniowej po lewej stronie. Ponadto, istotne zmiany siły sygnału fMRI zaobserwowano obustronnie w korze wzrokowej, przy czym sygnał ten rozciągał się poprzez korę pozaprzążkową do dolnego zakrętu skroniowego. Wreszcie, niewielki klaster istotnej aktywacji widać w przedniej części kory przedruchowej grzbietowej po stronie prawej. Co ważne, to, że na poziomie grupy zaobserwowano lokalne pola istotnej aktywacji w odpowiedniku obszaru Broki w prawej półkuli oznacza, że pewna liczba uczestników w podobny sposób angażowała mechanizmy z tej części mózgu. Inną rzeczą natomiast jest, czy aktywacja taka na poziomie konkretnego uczestnika, nawet jeśli jej zmiany idą w tym samym kierunku co u większości badanych, jest na tyle silna by osiągnąć obrany próg istotności.

Rys. 1C przedstawia natomiast schemat aktywacji uzyskany w trakcie planowania gestów (w kontraście do lingwistycznego warunku kontrolnego), niezależnie od ich rodzaju oraz wykorzystywanej ręki. Zgodnie z oczekiwaniami, lewy zakręt nadbrzeżny (obraný wcześniej wraz z jego prawostronnym odpowiednikiem jako ROI) pośredniczył zarówno w planowaniu symulowanego użycia narzędzi jak i ruchów „komunikacyjnych” dłoni bez względu na to, dla której ręki planowanie się odbywało. Zaobserwowana w tym obszarze modulacja sygnału rozciągała się ponadto do bruzdy śródciemieniowej. Przygotowywanie gestów łączyło się także z istotnie wzmożoną obustronną aktywnością w korze przedruchowej grzbietowej oraz mniejszymi przestrzennie, lewostronnymi polami wzrostu siły sygnału w przedniej części środkowego zakrętu



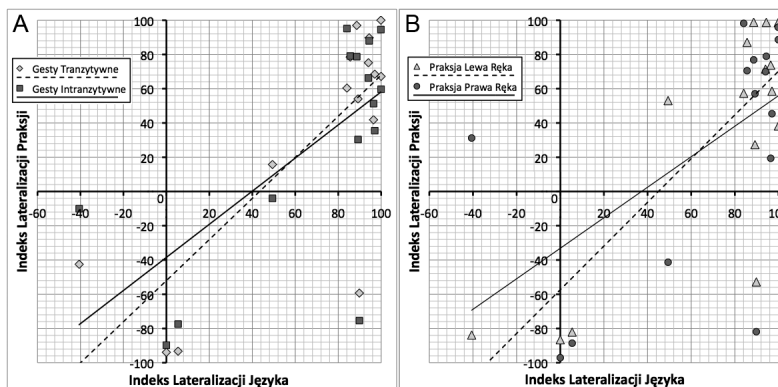
RYS. 1.: Obszary zainteresowań, schemat istotnych aktywacji fMRI w teście językowym (na biegłość werbalną) oraz schemat istotnych zmian sygnału fMRI w teście na planowanie prakcji (gestów). (A) Obszary zainteresowań. Analizę lateralizacji języka przeprowadzono w polu Brodmanna 44 i 45 (BA44/45). Analizę lateralizacji prakcji przeprowadzono w polu Brodmanna 40 (BA40). (B) Test językowy. Jak wykazała analiza grupowa, biegłemu generowaniu słów towarzyszyła wzmożona aktywacja w lewej korze czołowej, obejmująca niemal cały zakręt dolny. Natomiast w prawym dolnym zakręcie czołowym znajdowały się jedynie dwa mniejsze klastry aktywacji. Asymetria ta sugeruje dominację lewej półkuli w teście językowym u większości badanych. (C) Test prakcji. Planowaniu gestów, niezależnie od ich kategorii oraz wykorzystywanej ręki, towarzyszyła aktywacja w lewym zakręcie nadbrzeżnym, obszarem, który najczęściej jest kojarzony z prakcją i jej zaburzeniami. Brak aktywacji na poziomie grupy w prawym zakręcie nadbrzeżnym nie oznacza, że żaden z uczestników nie angażował tego obszaru w trakcie planowania gestów. Ponadto, brak taki może się również wiązać z dużą zmiennością lokalizacji aktywacji po stronie prawej (małego zachodzenia na siebie tych aktywacji).

czołowego oraz w przyśrodkowej części tylnej kory ciemieniowej, aktywności rozciągającej się aż po przedklinęk.

Indeksy lateralizacji języka w BA44/45 oraz prakcji w BA40 uzyskano m.in. metodą liczenia ilości wokseli aktywnych na kilku poziomach siły sygnału wyznaczonej względem maksymalnej wartości statystyki Z (tj. woksela maksymalnie aktywowanego w lewym lub prawym obszarze zainteresowania). Liczenie aktywnych wokseli to inaczej miara wielkości zaangażowanego w zadaniu obszaru przy obranym progu, wyznaczonym względem maksymalnej siły sygnału (tzw. POM, z ang. percent of maximum) w ROI po lewej i prawej stronie mózgu. Uzyskane wartości wstawia się do formuły $LI = [(L-P)/(L+P)] \times 100$, gdzie LI to indeks lateralizacji, L = ilość aktywnych wokseli po lewej stronie a P = ilość aktywnych wokseli po prawej stronie w obranym ROI. Zakres wyników może obejmować wartości od +100 do -100, gdzie +100 oznacza całkowitą dominację lewej półkuli, -100 całkowitą dominację prawej półkuli, a 0 oznacza równą ilość aktywowanych wokseli po obu stronach mózgu. Otrzymane indeksy lateralizacji języka oraz prakcji (na poziomie niezależnym od rodzaju gestów i wykorzystywanej ręki) oraz wyniki testów statystycznych wykazujących zachodzenie pomiędzy nimi istotnych statystycznie korelacji zostały zaprezentowane gdzie indziej (Kroliczak i in. 2011). W tym miejscu przedstawione zostaną natomiast bardziej szczegółowe, a nieopublikowane dotąd wyniki uwzględniające podział na obie kategorie gestów użytych w eksperymencie oraz lateralizację ich reprezentacji z uwagi na wykorzystywaną w planowaniu gestów rękę.

Na Rys. 2A pokazano istotne korelacje pomiędzy lateralizacją języka w dolnej korze czołowej oraz lateralizacją prakcji w dolnej korze ciemieniowej. Przypadkom typowej reprezentacji języka, przejawiającej się dominacją lewostronnego obszaru Broki w teście na biegłość werbalną – zjawiska zaobserwowanego aż u 73% osób leworęcznych, towarzyszyła zazwyczaj dominacja lub przewaga lewostronnego zakrętu nadbrzeżnego w planowaniu gestów manualnych. Znaczący wyjątek stanowiła tylko jedna osoba. Ponadto, jeśli u danego uczestnika zmieniła się lateralizacja funkcji językowych, to pociągała ona za sobą zmianę lateralizacji procesów uwikłanych w kontrolę prakcji. Wreszcie, u wszystkich uczestników da się zauważyć zbliżoną lateralizację obu kategorii gestów użytych w tym eksperymencie. Innymi słowy, określonej (typowej lub nietypowej) lateralizacji gestów symulowanego użycia narzędzi towarzyszyła również bardzo podobna, istotnie skorelowana, lateralizacja gestów komunikacyjnych.

Na Rys. 2B pokazano natomiast te same dane ale tym razem po uwzględnieniu wykorzystywanej w planowaniu gestów ręki. Okazuje się,



RYS. 2.: Korelacje pomiędzy lateralizacją języka i prakcji (gestów). (A) Korelacje po uwzględnieniu podziału na gesty symulowanego użycia narzędzi (tranzytywne) i gesty „znaczeniowe” (intranzytywne). Nietypowej lateralizacji języka towarzyszyła najczęściej nietypowa lateralizacja prakcji. Wbrew sugestiom zawartym we wcześniejszych modelach prakcji, gesty tranzytywne i intranzytywne były podobnie reprezentowane w korze ciemieniowej. Wykazała to obecność istotnych korelacji pomiędzy indeksami lateralizacji dla obu tych kategorii gestów, bez względu na wykorzystywaną w ich planowaniu rękę. (B) Korelacje pomiędzy lateralizacją języka i lateralizacją prakcji, tym razem po uwzględnieniu podziału na ręce wykorzystywane w planowaniu gestów. Tylko u dwóch uczestników lateralizacja prakcji zależała od wykorzystywanej ręki. We wszystkich pozostałych przypadkach indeksy lateralizacji prakcji dla obu rąk były bardzo zbliżone albo niemal identyczne.

że u zdecydowanej większości badanych reprezentacje prakcji były podobnie zlateralizowane, bez względu na to, czy uczestnik planował gesty dla ręki lewej (tj. dominującej), czy też dla prawej. Tylko dwie osoby okazały się w tym względzie nieco wyjątkowe: pierwsza – ponieważ prakcja dla lewej ręki była u tej osoby reprezentowana w prawej półkuli, a dla prawej ręki bardziej obustronnie, a druga – ponieważ wykazywała wzór niemal dokładnie odwrotny (przy mniejszej dominacji lewej półkuli w planowaniu prakcji ręką lewą). Zjawisko to nie przeszkodziło w uzyskaniu istotnych statystycznie korelacji pomiędzy lateralizacją prakcji dla lewej i prawej ręki, ale uświadamia zarazem, że na poziomie konkretnego uczestnika, siła tego związku może być w skrajnych przypadkach niewielka.

2. Związki pomiędzy korową organizacją języka i prakcji

Powyższe wyniki wskazują na istnienie silnego związku pomiędzy reprezentacjami języka i gestów w zdrowym mózgu, a zależność ta jest zgodna z hipotezą, że obie te zdolności ludzkie mogą wykorzystywać wspólną specjalizację korową. Co ważniejsze, dane te sugerują, że owa specjalizacja nie jest zjawiskiem wyjątkowym, które może przysługiwać jedynie lewej półkuli mózgowej (por. Goldenberg, Hartmann i Schlott 2003). Z powodów, które nie do końca są jasne, u zdrowych uczestników bez wcześniejszych chorób neurologicznych i zaburzeń psychiatrycznych, specjalizacja ta może charakteryzować bądź obie półkule, bądź jedynie półkulę prawą. Innymi słowy, w zbadanej próbie zależność między reprezentacjami języka i prakcji dała się zaobserwować nie tylko w przypadkach typowych (tj. lateralizacji obu tych funkcji do lewej półkuli), ale także w przypadkach nietypowych. Warto zatem podkreślić, że zmiana lateralizacji języka pozwala oczekiwać, że inaczej będą również reprezentowane w mózgu gesty. Należy zarazem dodać, że żaden z nietypowych przykładów lateralizacji w tej próbie nie był prostym zwierciadlanym odbiciem typowej osoby leworęcznej (czy też praworęcznej). Uzyskane wyniki potwierdzają natomiast, że o wiele łatwiej spotkać osobę, która będzie miała skrajnie nietypowo zlateralizowane mechanizmy leżące u podłoża prakcji, aniżeli języka (Margolin 1980). Wreszcie, z uwagi na to, że siła zależności pomiędzy reprezentacjami uwikłanymi w sprawne generowanie wypowiedzi językowych i planowania gestów może się różnić u konkretnych osób, badacze powinni być bardzo wrażliwi na kwestie różnic indywidualnych i przyczyn jakie mogą leżeć u ich podłoża (por. Margolin 1980 oraz przypadek S5 w pracy Kroliczaka i in. 2011).

Jeśli ręczność miałaby być najpewniejszym wykładnikiem behawioralnym specjalizacji półkulowej dla prakcji u ludzi (Haaland, Harrington 1996; Volkmann, Schnitzler, Witte i Freund 1998), wówczas można by oczekiwać, że reprezentacje korowe umiejętności manualnych wymagających wprawy byłyby zlateralizowane do półkuli kontralateralnej w stosunku do kończyny dominującej. Tymczasem, tylko 20% zdrowych osób skrajnie leworęcznych zdaje się mieć w ten sposób zlateralizowane reprezentacje prakcji (Kroliczak i in. 2011), wynik zgodny z obserwacją, że apraksja w rezultacie urazów prawej półkuli nie jest zjawiskiem szczególnie często odnotowywanym u osób leworęcznych (Poock i Kerschesteiner 1971; por. Fischer i in. 1991). Z drugiej strony, ponieważ pewne rudymenarne mechanizmy kontroli prakcji zaobserwowano w półkuli niedominującej (Goodglass i Kaplan 1963), a ponadto znane są przypadki osób praworęcznych wykazujących poważną apraksję w re-

zultacie uszkodzeń prawej półkuli (e.g., Rapcsak, Gonzalez Rothi i Heilman 1987; Hanna-Pladdy, Daniels, Fieselman, Thompson, Vasterling, Heilman i Foundas 2001), nietypowa lateralizacja tej funkcji niekoniecznie jest czymś wyjątkowym, pojawiającym się jedynie w przypadkach patologicznych (Fischer i in. 1991). Innymi słowy, zlateralizowanie mechanizmów prakcji nie jest zdeterminowane przez preferencję ręki i musi zależeć od wielu innych czynników. Hipoteza ta zyskuje wsparcie nie tylko w referowanym tu badaniu (Kroliczak i in. 2011), ale także w odnotowanych w literaturze zaburzeniach prakcji u pacjentów leworęcznych.

W przeszłości, populacja osób leworęcznych nieczęsto była angażowana do systematycznych badań, m.in. dlatego, iż zaledwie 7–10% ludzi wykazuje preferencję do używania ręki lewej (por. Raymond, Pontier, Dufour i Moller 1996). Dla neuropsychologii oznacza to także, iż nawet jeśli częstość występowania apraksji u osób leworęcznych jest porównywalna do tej u osób praworęcznych (Kimura 1983), prawdopodobieństwo znalezienia takiego pacjenta jest jednak o wiele mniejsze. Duży odsetek ludzi ze skłonnościami do wykorzystywania ręki lewej wykazuje ponadto pewien stopień oburęczności (być może ze względu na, powoli zanikającą, tendencję do przestawiania leworęcznych na pisanie ręką prawą). Innymi słowy, bycie oburęcznym lub przestawienie na pisanie ręką prawą może owocować bardziej zbalansowaną reprezentacją umiejętności praksyjnych. Sądząc, że zdecydowaną dominację jednej z półkul w kontroli prakcji najłatwiej będzie znaleźć jedynie u osób skrajnie leworęcznych, Króliczak i współpracownicy (2011) liczyli po części na to, że łatwiej im będzie też znaleźć przykłady rozdzielności lateralizacji prakcji i języka. Tymczasem, to co najbardziej rzuca się w oczy w tym badaniu to istnienie asocjacji raczej niż dysocjacji, nawet w przypadkach nietypowych. Nie powinno to jednak dziwić, bo o bliskich zależnościach między apraksją i zaburzeniami językowymi mówili już wcześniej Kertesz i Hooper (Kertesz i Hooper 1982), choć jedynie w kontekście osób praworęcznych oraz Meador i współpracownicy (Meador i in. 1999), bez względu na ręczność badanych pacjentów.

Bardziej popularne wśród badaczy przypadki rozdzielności funkcji nie zdają się jednak wspierać modelu sugerującego zależność pomiędzy prakcją i językiem, zwłaszcza, że są to raporty na pozór sprzeczne. Przykładowo, w dość często cytowanych pracach (Heilman, Coyle, Gonyea i Geschwind 1973; Valenstein i Heilman 1979) zreferowane zostały przypadki pacjentów leworęcznych, którzy w wyniku uszkodzeń prawej półkuli wykazywali apraksję bez afazji. Z drugiej strony, Poeck i Kerscheneister (1971) przedstawili przypadek pacjenta, u którego uszkodzenie prawej półkuli doprowadziło do niedowładu ręki lewej i apraksji ręki prawej, czemu towarzyszyła również afazja. To jedynie pozornie

niespójne raporty gdyż wyniki Króliczaka i współpracowników (2011) przewidują zarówno możliwość pojawienia się tak odmiennych wzorów zaburzeń jak i to, że na poziomie populacji powinno dać się wykazać dość ściśle zależności między reprezentacją praktyki a językiem.

3. Związki pomiędzy funkcjonalną i anatomiczną organizacją ręczności i języka

Lateralizacja funkcji poznawczych była przesłanką wielu badań poszukujących ich neurobiologicznych korelatów. Skupiały się one głównie na próbie znalezienia strukturalnych uwarunkowań ręczności – jako najbardziej uwydatniającego się wskaźnika behawioralnego lateralizacji, oraz języka – z uwagi na znaczenie tej funkcji oraz siłę danych przemawiających za jej lateralizacją. Co ciekawe, sama lateralizacja funkcji może być także po części spowodowana strukturalnymi ograniczeniami związanymi z wielkością mózgu.

Wśród zdecydowanej większości (sięgającej około 90%) osób, które są praworęczne, więcej jest kobiet i osób starszych; pozostała grupa (ok. 10%) osób jest leworęczna, a czasami oburęczna (Gilbert i Wysocki 1992; Peters, Reimers i Manning 2006). Co ciekawe, często zdarza się, że nawet praworęczni ludzie preferują jedną rękę do określonych czynności podczas gdy drugiej używają do innych zadań (Salmaso i Longoni 1985). Purves i współpracownicy (Purves, White i Andrews 1994) wykazali ponadto, że już sama wielkość ręki może być przyczyną powstania tej preferencji. Zbadane przez nich osoby praworęczne miały ręce asymetryczne, większa była zazwyczaj prawa ręka. Osoby leworęczne natomiast miały ręce symetryczne pod względem wielkości. Badacze ci sugerowali ponadto, że taka asymetria (i odpowiednio jej brak dla osób leworęcznych) może mieć swój odpowiednik w korze ruchowej osób praworęcznych. Nieoczekiwanie jednak poszukiwania neurobiologicznych korelatów ręczności w obszarze pierwszorzędowej kory ruchowej nie przyniosły jak dotąd jednoznacznych rezultatów (Amunts, Schlaug, Schleicher, Steinmetz, Dabringhaus, Roland i Zilles 1996; White, Andrews, Hulette, Richards, Groelle, Paydarfar i Purves 1997; Volkman i in. 1998). Haaland i Harrington (1996) argumentowali, że może to być spowodowane tym, iż ręczność ma swoje źródło w asymetrii obszarów kory odpowiedzialnych nie tylko za motoryczne, ale też i poznawcze wymagania złożonych ruchów. Istnieje również możliwość, że wcześniejsze badania nie zdołały wykazać jednoznacznej różnicy między półkulami mózgu w zakresie kontroli ruchów manualnych gdyż nie uwzględniały zazwyczaj płci osób badanych. Argument taki zyskuje wsparcie w wynikach pracy Amunts i współpracowników

(2000), którzy zademonstrowali asymetrię powiązaną z praworęcznością w obszarze kory ruchowej u mężczyzn. Podobnej asymetrii nie stwierdzono natomiast u kobiet. Co więcej, choć różnicę w głębokości bruzdy centralnej, która była miernikiem asymetrii kory ruchowej, zauważono także u 62% osób leworęcznych, na poziomie grupy zależność ta nie była istotna statystycznie. Skłania to do przypuszczenia, że grupa osób leworęcznych jest znacznie mniej homogeniczna pod względem tej asymetrii strukturalnej niż odpowiednia grupa osób praworęcznych (por. Josse i Tzourio-Mazoyer 2004; Papadatou-Pastou, Martin, Munafo i Jones 2008).

Drugim nurtem w poszukiwaniach neurobiologicznych korelatów funkcji umysłowych była próba wykazania strukturalnych uwarunkowań lateralizacji języka. Biorąc pod uwagę rolę lewego, dolnego zakrętu czołowego w generowaniu mowy wielu badaczy starało się wykazać, że różni się on istotnie od swojego odpowiednika po prawej stronie niezangażowanego w funkcje językowe. W niedawnym przeglądzie literatury na ten temat, Keller i współpracownicy (2009) dość przekonująco argumentowali, że nie ma danych, które by uprawomocniały takową tezę. Istnienie asymetrii między lewym a prawym dolnym zakrętem czołowym było uzależnione w znacznej mierze od przyjętej definicji anatomicznej tego obszaru oraz stosowanej metodologii pomiaru. Mimo tych niejasności Josse i współpracownicy (Josse, Kherif, Flandin, Seghier i Price 2009) wykazali, że stopień w jakim język jest zalateralizowany do lewej bądź prawej półkuli jest istotnie skorelowany ze stopniem lateralizacji gęstości istoty szarej dolnego zakrętu czołowego. Badanie to było jednym z pierwszych, które łączyło ocenę lateralizacji języka za pomocą funkcjonalnego rezonansu magnetycznego oraz ocenę lateralizacji tej funkcji na poziomie struktury mózgu.

Znacznie lepiej udokumentowana jest asymetria między górnymi częściami płata skroniowego, znanymi jako *planum temporale* (Toga i Thompson 2003). Bliskość sąsiedztwa tych obszarów z polami mózgu związanymi z przetwarzaniem języka (m. in. obszaru Wernickego) skłaniała do przypuszczenia, że przewaga w wielkości lewego *planum temporale* odzwierciedla typową lateralizację języka do lewej półkuli (np. Dorsaint-Pierre, Penhune, Watkins, Neelin, Lerch, Bouffard i Zatorre 2006). Idąc tym tokiem rozumowania Moffat i współpracownicy (Moffat, Hampson i Lee 1998) przyjęli, że osoby z nietypową lateralizacją języka do prawej półkuli powinny mieć również nietypową prawostronną asymetrię płaszczyzny skroniowej. Teza ta nie zyskała jednak empirycznego potwierdzenia. W badaniu tym, wykazano jednak inną ciekawą zależność. Osoby leworęczne z językiem zlateralizowanym do lewej półkuli miały większe ciało modzelowate niż osoby leworęczne

z językiem zlateralizowanym do prawej półkuli. Badanie Josse i współpracowników (Josse, Seghier, Kherif i Price 2008) rozwinęło tę tezę, wskazując, że wielkość ciała modzelowatego jest pozytywnie skorelowana z lateralizacją języka do lewej półkuli. Na wielkość ciała modzelowatego wpływa też ręczność, a dokładniej stopień ręczności. Praca Luders i współpracowników (Luders, Cherbuin, Thompson, Gutman, Anstey, Sachdev i Toga 2010) wykazała, że gdy ręczność traktuje się jako zmienną dychotomiczną, nie ma ona istotnego wpływu na wielkość ciała modzelowatego. Sytuacja zmienia się, gdy uznamy ręczność za zmienną ciągłą. Wtedy stopień ręczności jest istotnie skorelowany z wielkością ciała modzelowatego. Opisywane asymetrie mogą być też uwypuklane przez płeć osób badanych. Good i współpracownicy (2001) wykazali m.in. większą różnicę w wielkości lewego *planum temporale* w stosunku do prawego u mężczyzn niż u kobiet.

Powyzsze rozważania skłaniają również do pytania bardziej ogólnego: dlaczego w mózgu występują asymetrie strukturalne i lateralizacja funkcji poznawczych? Jednym z możliwych tropów w szukaniu odpowiedzi jest łączenie asymetrii z wielkością mózgu, gdyż ta może być ważnym czynnikiem kształtującym lateralizację funkcji i połączeń międzypółkulowych (Jancke, Staiger, Schlaug, Huang i Steinmetz 1997). Zgodnie z tą hipotezą, wzrost wielkości mózgu spowodował wydłużenie się czasu przepływu informacji między półkulami (Laughlin i Sejnowski 2003). W konsekwencji powiązane funkcjonalnie neurony mogły preferencyjnie grupować się w określonej półkuli. Uzasadniałoby to dlaczego silniejsza lateralizacja funkcji zdaje się występować częściej u mężczyzn, mających zazwyczaj większe mózgi (Im, Lee, Lyttelton, Kim, Evans i Kim 2008, Leonard, Towler, Welcome, Halderman, Otto, Eckert i Chiarello 2008). Otwartym pozostaje jednak pytanie o to, jak związki pomiędzy lateralizacją kilku funkcji poznawczych odnoszą się do strukturalnych asymetrii w mózgu.

Podsumowanie

Leworęczność oraz nietypową lateralizację funkcji językowych łączono niekiedy z urazami mózgu pojawiającymi się na wczesnych etapach życia (por. Kimura 1983). Tym niemniej, obecność nietypowej reprezentacji języka u osób bez stwierdzonych problemów medycznych może oznaczać jeden z naturalnych wariantów lateralizacji funkcji w mózgu (Knecht, Jansen, Frank, van Randenborgh, Sommer, Kanowski i Heinze 2003). Badanie Króliczaka i współpracowników (Kroliczak i in. 2011) prowadzi do bardzo podobnych wniosków. Wśród skrajnie leworęcznych osób, nie mających żadnej historii problemów neurologicznych

i zaburzeń psychicznych, aż jedna trzecia badanych wykazywała nietypowe i raczej nieprzypadkowe asymetrie funkcjonalne. Nieprzypadkowe, ponieważ za zmianą lateralizacji jednej funkcji podążała zmiana lateralizacji innej funkcji. Tym samym, wyniki te sugerują naturalną zmienność w procesach powstawania asymetrii funkcjonalnych i wzajemnych relacji łączących różne zdolności ludzkie. Do pełniejszego poznania zależności pomiędzy na pozór odmiennymi funkcjami poznawczymi i powodów, dla których pojawiają się asymetrie półkulowe przyczynić się może także dogłębna analiza ich korelatów neurobiologicznych. Badaniem relacji pomiędzy lokalizacją funkcji poznawczych i ich podłożem anatomicznym zajmuje się w chwili obecnej coraz więcej ośrodków naukowych. Jesteśmy w doskonałym punkcie wyjścia by planować coraz bardziej wyszukane sposoby testowania tych zależności, oraz by proponować trafniejsze modele naturalnej wariacji lateralizacji funkcji w mózgu ludzkim.

Podziękowania. Autorzy dziękują Joannie Mańczak za uwagi dotyczące wcześniejszej wersji tej pracy.

Literatura

- Amunts, K., Jancke, L., Mohlberg, H., Steinmetz, H., Zilles, K. (2000). Interhemispheric asymmetry of the human motor cortex related to handedness and gender. *Neuropsychologia* 38(3), 304–312.
- Amunts, K., Schlaug, G., Schleicher, A., Steinmetz, H., Dabringhaus, A., Roland, P. E. i in. (1996). Asymmetry in the human motor cortex and handedness. *Neuroimage* 4(3), 216–222.
- Amunts, K., Weiss, P. H., Mohlberg, H., Pieperhoff, P., Eickhoff, S., Gurd, J. M. i in. (2004). Analysis of neural mechanisms underlying verbal fluency in cytoarchitectonically defined stereotaxic space – the roles of Brodmann areas 44 and 45. *Neuroimage* 22(1), 42–56.
- Bradshaw, J. L., Nettleton, N. C. (1982). Language lateralization to the dominant hemisphere: Tool use, gesture and language in hominid evolution. *Curr Psychol Rev* 2(No. 2), 171–192.
- Caspers, S., Geyer, S., Schleicher, A., Mohlberg, H., Amunts, K., Zilles, K. (2006). The human inferior parietal cortex: cytoarchitectonic parcellation and interindividual variability. *Neuroimage* 33(2), 430–448.
- Choi, S. H., Na, D. L., Kang, E., Lee, K. M., Lee, S. W., Na, D. G. (2001). Functional magnetic resonance imaging during pantomiming tool-use gestures. *Exp Brain Res* 139(3), 311–317.
- Dorsaint-Pierre, R., Penhune, V. B., Watkins, K. E., Neelin, P., Lerch, J. P., Bouffard, M. i in. (2006). Asymmetries of the planum temporale and Heschl's gyrus: relationship to language lateralization. *Brain* 129, 1164–1176.
- Dronkers, N. F., Plaisant, O., Iba-Zizen, M. T., Cabanis, E. A. (2007). Paul Broca's historic cases: high resolution MR imaging of the brains of Leborgne and Lelong. *Brain* 130, 1432–1441.

- Duffy, R. J., Liles, B. Z. (1979). A translation of Finkelnburg's (1870) lecture on aphasia as "asymbolia" with commentary. *J Speech Hear Disord* 44(2), 156-168.
- Eggert, G. H. (1977). *Wernicke's works on aphasia: a sourcebook and review*. The Hague: Mouton.
- Eickhoff, S. B., Paus, T., Caspers, S., Grosbras, M. H., Evans, A. C., Zilles, K. i in. (2007). Assignment of functional activations to probabilistic cytoarchitectonic areas revisited. *Neuroimage* 36(3), 511-521.
- Eickhoff, S. B., Stephan, K. E., Mohlberg, H., Grefkes, C., Fink, G. R., Amunts, K. i in. (2005). A new SPM toolbox for combining probabilistic cytoarchitectonic maps and functional imaging data. *Neuroimage* 25(4), 1325-1335.
- Fischer, R. S., Alexander, M. P., Gabriel, C., Gould, E., Milione, J. (1991). Reversed lateralization of cognitive functions in right handers. Exceptions to classical aphasiology. *Brain* 114, 245-261.
- Gilbert, A. N., Wysocki, C. J. (1992). Hand preference and age in the United States. *Neuropsychologia* 30(7), 601-608.
- Goldenberg, G., Hartmann, K., Schlott, I. (2003). Defective pantomime of object use in left brain damage: apraxia or asymbolia? *Neuropsychologia* 41(12), 1565-1573.
- Gonzalez Rothi, L. J., Ochipa, C., Heilman, K. M. (1991). A cognitive neuropsychological model of limb praxis. *Cognitive Neuropsychology* 8(6), 443-458.
- Good, C. D., Johnsrude, I., Ashburner, J., Henson, R. N., Friston, K. J., Frackowiak, R. S. (2001). Cerebral asymmetry and the effects of sex and handedness on brain structure: a voxel-based morphometric analysis of 465 normal adult human brains. *Neuroimage* 14(3), 685-700.
- Goodglass, H., Kaplan, E. (1963). Disturbance of Gesture and Pantomime in Aphasia. *Brain* 86, 703-720.
- Greenfield, P. M. (1991). Language, tools and brain: The ontogeny and phylogeny of hierarchically organized sequential behavior. *Behav Brain Sci* 14, 531-595.
- Haaland, K. Y., Harrington, D. L. (1996). Hemispheric asymmetry of movement. *Curr Opin Neurobiol* 6(6), 796-800.
- Haaland, K. Y., Harrington, D. L., Knight, R. T. (2000). Neural representations of skilled movement. *Brain* 123, 2306-2313.
- Hanna-Pladdy, B., Daniels, S. K., Fieselman, M. A., Thompson, K., Vasterling, J. J., Heilman, K. M. i in. (2001). Praxis lateralization: errors in right and left hemisphere stroke. *Cortex* 37(2), 219-230.
- Heilman, K. M., Coyle, J. M., Gonyea, E. F., Geschwind, N. (1973). Apraxia and agraphia in a left-hander. *Brain* 96(1), 21-28.
- Heilman, K. M., Rothi, L. J., Valenstein, E. (1982). Two forms of ideomotor apraxia. *Neurology* 32(4), 342-346.
- Heilman, K. M., Rothi, L. J. G. (1997). Limb apraxia: A look back. W: Rothi, L. J. G., Heilman, K. M. (red.) *Apraxia: The neuropsychology of action*. Hove, England: Psychology Press/Erlbaum (UK) Taylor & Francis, 7-18.

- Hutsler, J., Galuske, R. A. (2003). Hemispheric asymmetries in cerebral cortical networks. *Trends in Neurosciences* 26(8), 429–435.
- Im, K., Lee, J. M., Lyttelton, O., Kim, S. H., Evans, A. C., Kim, S. I. (2008). Brain size and cortical structure in the adult human brain. *Cerebral Cortex* 18(9), 2181–2191.
- Jancke, L., Staiger, J. F., Schlaug, G., Huang, Y., Steinmetz, H. (1997). The relationship between corpus callosum size and forebrain volume. *Cerebral Cortex* 7(1), 48–56.
- Johnson-Frey, S. H. (2004). The neural bases of complex tool use in humans. *Trends Cogn Sci* 8(2), 71–78.
- Johnson-Frey, S. H., Newman-Norlund, R., Grafton, S. T. (2005). A distributed left hemisphere network active during planning of everyday tool use skills. *Cereb Cortex* 15(6), 681–695.
- Josse, G., Kherif, F., Flandin, G., Seghier, M. L., Price, C. J. (2009). Predicting language lateralization from gray matter. *Journal of Neuroscience* 29(43), 13516–13523.
- Josse, G., Seghier, M. L., Kherif, F., Price, C. J. (2008). Explaining function with anatomy: language lateralization and corpus callosum size. *Journal of Neuroscience* 28(52), 14132–14139.
- Josse, G., Tzourio-Mazoyer, N. (2004). Hemispheric specialization for language. *Brain Research. Brain Research Review* 44(1), 1–12.
- Junque, C., Litvan, I., Vendrell, P. (1986). Does reversed laterality really exist in dextrals? A case study. *Neuropsychologia* 24(2), 241–254.
- Keller, S. S., Crow, T., Foundas, A., Amunts, K., Roberts, N. (2009). Broca's area: nomenclature, anatomy, typology and asymmetry. *Brain and Language* 109(1), 29–48.
- Kertesz, A., Ferro, J. M., Shewan, C. M. (1984). Apraxia and aphasia: the functional-anatomical basis for their dissociation. *Neurology* 34(1), 40–47.
- Kertesz, A., Hooper, P. (1982). Praxis and language: the extent and variety of apraxia in aphasia. *Neuropsychologia* 20(3), 275–286.
- Kimura, D. (1983). Speech representation in an unbiased sample of left-handers. *Hum Neurobiol* 2(3), 147–154.
- Kimura, D., Archibald, Y. (1974). Motor functions of the left hemisphere. *Brain* 97(2), 337–350.
- Knecht, S., Dräger, B., Deppe, M., Bobe, L., Lohmann, H., Floel, A. i in. (2000). Handedness and hemispheric language dominance in healthy humans. *Brain* 123, 2512–2518.
- Knecht, S., Jansen, A., Frank, A., van Randenborgh, J., Sommer, J., Kanowski, M. i in. (2003). How atypical is atypical language dominance? *Neuroimage* 18(4), 917–927.
- Kroliczak, G., Frey, S. H. (2009). A common network in the left cerebral hemisphere represents planning of tool use pantomimes and familiar intransitive gestures at the hand-independent level. *Cereb Cortex* 19(10), 2396–2410.
- Kroliczak, G., Piper, B. J., Frey, S. H. (2011). Atypical lateralization of language predicts cerebral asymmetries in parietal gesture representations. *Neuropsychologia* 49:1698–1702.

- Laughlin, S. B., Sejnowski, T. J. (2003). Communication in neuronal networks. *Science* 301(5641), 1870–1874.
- Leonard, C. M., Towler, S., Welcome, S., Halderman, L. K., Otto, R., Eckert, M. A. i in. (2008). Size matters: cerebral volume influences sex differences in neuroanatomy. *Cerebral Cortex* 18(12), 2920–2931.
- Liepmann, H. (1900). Das Krankheitsbild der Apraxie (Motorischen/A-symbolie). *Monatschrift für Psychiatrie und Neurologie* 8, 15–44, 102–132, 182–197.
- Luders, E., Cherbuin, N., Thompson, P. M., Gutman, B., Anstey, K. J., Sachdev, P. i in. (2010). When more is less: associations between corpus callosum size and handedness lateralization. *Neuroimage* 52(1), 43–49.
- Margolin, D. I. (1980). Right hemisphere dominance for praxis and left hemisphere dominance for speech in a left-hander. *Neuropsychologia* 18(6), 715–719.
- Meador, K. J., Loring, D. W., Lee, K., Hughes, M., Lee, G., Nichols, M. i in. (1999). Cerebral lateralization: relationship of language and ideomotor praxis. *Neurology* 53(9), 2028–2031.
- Moffat, S. D., Hampson, E., Lee, D. H. (1998). Morphology of the planum temporale and corpus callosum in left handers with evidence of left and right hemisphere speech representation. *Brain* 121, 2369–2379.
- Moll, J., de Oliveira-Souza, R., Passman, L. J., Cunha, F. C., Souza-Lima, F., Andreiuolo, P. A. (2000). Functional MRI correlates of real and imagined tool-use pantomimes. *Neurology* 54(6), 1331–1336.
- Ohgami, Y., Matsuo, K., Uchida, N., Nakai, T. (2004). An fMRI study of tool-use gestures: body part as object and pantomime. *Neuroreport* 15(12), 1903–1906.
- Oldfield, R. C. (1971). The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia* 9, 97–113.
- Papadatou-Pastou, M., Martin, M., Munafo, M. R., Jones, G. V. (2008). Sex differences in left-handedness: a meta-analysis of 144 studies. *Psychological Bulletin* 134(5), 677–699.
- Papagno, C., Della Sala, S., Basso, A. (1993). Ideomotor apraxia without aphasia and aphasia without apraxia: the anatomical support for a double dissociation. *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry* 56(3), 286–289.
- Peters, M., Reimers, S., Manning, J. T. (2006). Hand preference for writing and associations with selected demographic and behavioral variables in 255,100 subjects: the BBC internet study. *Brain & Cognition* 62(2), 177–189.
- Poeck, K., Kerschensteiner, M. (1971). Ideomotor apraxia following right-sided cerebral lesion in a left-handed subject. *Neuropsychologia* 9(3), 359–361.
- Purves, D., White, L. E., Andrews, T. J. (1994). Manual asymmetry and handedness. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 91(11), 5030–5032.
- Rapcsak, S. Z., Gonzalez Rothi, L. J., Heilman, K. M. (1987). Apraxia in a patient with atypical cerebral dominance. *Brain Cogn* 6(4), 450–463.

Raymond, M., Pontier, D., Dufour, A. B., Moller, A. P. (1996). Frequency-dependent maintenance of left handedness in humans. *Proc Biol Sci* 263(1377), 1627–1633.

Rumiati, R. I., Weiss, P. H., Shallice, T., Ottoboni, G., Noth, J., Zilles, K. i in. (2004). Neural basis of pantomiming the use of visually presented objects. *Neuroimage* 21(4), 1224–1231.

Salmaso, D., Longoni, A. M. (1985). Problems in the assessment of hand preference. *Cortex* 21(4), 533–549.

Toga, A. W., Thompson, P. M. (2003). Mapping brain asymmetry. *Nature Reviews Neuroscience* 4(1), 37–48.

Valenstein, E., Heilman, K. M. (1979). Apraxic agraphia with neglect-induced paraphasia. *Arch Neurol* 36(8), 506–508.

Van Essen, D. C. (2005). A Population-Average, Landmark- and Surface-based (PALS) atlas of human cerebral cortex. *Neuroimage* 28(3), 635–662.

Volkman, J., Schnitzler, A., Witte, O. W., Freund, H. (1998). Handedness and asymmetry of hand representation in human motor cortex. *J Neurophysiol* 79(4), 2149–2154.

White, L. E., Andrews, T. J., Hulette, C., Richards, A., Groelle, M., Paydarfar, J. i in. (1997). Structure of the human sensorimotor system. II: Lateral symmetry. *Cereb Cortex* 7(1), 31–47.

Lateralization of language and gestures: research methods, interrelationships, and anatomical determinants

GRZEGORZ KRÓLICZAK, SZYMON BIDUŁA
Adam Mickiewicz University in Poznań

Abstract. *In the majority of humans, the left hemisphere of the brain plays a decisive role both in the control of language and skilled manual gestures. Moreover, in right-handed people, the left-hemispheric regions of the cerebral cortex control the actions of the hand and fingers of the dominant limb, including reaching movements towards targets, grasping, and manipulation of objects. This is why until recently it has not been apparent whether the lateralization of language functions is closer related to the basic control of the preferred hand or to the processing of the higher order information necessary for dexterous communication with gestures, independent of the arm and hand. In favor of the second option, there is evidence that in the majority of left-handed people the left hemisphere also dominates in the control of language and gestures. Yet, examples of atypical lateralization of language skills to the right hemisphere, accompanied with the left-hemisphere lateralization of manual gesture representations seem to evidence against it. Although it has been established how common the atypical lateralization of some brain functions is, the reasons for it are still unclear. More importantly, only recently researchers started to successfully study the interrelationships between different cognitive skills in healthy individuals. These studies suggest the existence of close relationships between the lateralization of apparently disparate functions, such as language and gestures, in the cases considered so far quite atypical. Yet, the latter were often linked to the reorganization of the brain following disease or other disturbances of its functioning. However, the existence of close relations between the representations of apparently distinct cognitive dispositions in atypical cases, not having its source in illness or lesions, suggests a somewhat different model of the source and variability of the lateralization of functions in the brain.*

Keywords: *language, gestures, lateralization, interrelations, functional asymmetries, anatomical correlates*