

GRZEGORZ KRÓLICZAK, SZYMON BIDUŁA

Neuronalne podłoże gestów komunikacyjnych u osób leworęcznych

Wprowadzenie

Sprawna kontrola wzrokowo-ruchowa jest wielce niedocenianą zdolnością wśród psychologów, o czym świadczyć może choćby brak omówień tej problematyki w różnego rodzaju wstępach do psychologii i psychologii poznawczej (znakomitymi wyjątkami są Goodale i Milner, np. Goodale, Milner, Jakobson *et al.*, 1991, Milner i Goodale, 1995, 2006, których osiągnięcia dość obszernie omawiają w swym podręczniku do psychologii poznawczej Eysenck i Keane, 2010). Jednym z powodów tej nieobecności w literaturze psychologicznej może być (mylne) przekonanie, iż nawet najbardziej szczegółowa wiedza o neuronalnym podłożu umiejętności wzrokowo-ruchowych nie rzuci nowego światła na lateralizację funkcji poznawczych w mózgu. Ostatecznie, jak się powszechnie i poniekąd słusznie sądzi, zwykłe ruchy palców i dłoni, także te towarzyszące chwytaniu prostych przedmiotów pod kontrolą wzroku, zależą głównie od kontralateralnej, pierwszorzędowej kory ruchowej i czuciowej (Brinkman i Kuypers, 1972; por. Binkofski, Dohle, Posse *et al.*, 1998; Culham, Danckert, DeSouza *et al.*, 2003; Kroliczak, McAdam, Quinlan *et al.*, 2008). Jednak sytuacja komplikuje się już dość znacząco podczas planowania tych czynności, zwłaszcza gdy przyszły ruch ma obejmować także całe ramię, w tym sekwencjonowanie konkretnego układu palców, dłoni i ramienia oraz ich położenia w odniesieniu do celu (obecnego czy też wyobrażonego). W takim przypadku, bez względu na wykorzystywaną w zadaniu rękę, bardziej doniosłą rolę zaczyna odgrywać lewa półkula (np. Liepmann, 1920; Goodglass i Kaplan, 1963; Kimura i Archibald, 1974; Haaland i Harrington, 1996; por. Kroliczak, Cavina-Pratesi, Goodman *et al.*, 2007), szczególnie jej tylne obszary ciemieniowe, w tym dolny płacik ciemieniowy, ściśle z nimi powiązane obszary czołowe, włączając korę przedruchową, oraz do pewnego stopnia kora przedczołowa (np. Freund i Hummelsheim, 1985; Haaland, Harrington i Knight, 2000; Buxbaum, Johnson-Frey i Bartlett-Williams, 2005; Goldenberg, Hermsdorfer, Glindemann *et al.*, 2007). O wyżej wymienionych obszarach sądzi się także, iż odgrywają ważną rolę w reprezentowaniu *praksji* – umiejętności sprawnego wykonywania złożonych czynności ruchowych – gdyż mają doniosły wkład zarówno w programowanie, jak i realizację złożonych modeli funkcji ruchowych wymagających wprawy (np. Haaland

i Harrington, 1996; Frey, 2007; Kroliczak i Frey, 2009). Nie będzie zatem przesadą stwierdzenie, że badania nad neuronalnym podłożem takich wyuczonych czynności manualnych, jak choćby wyżej wymienionych gestów, znajdują się dokładnie na styku problematyki kontroli wzrokowo-ruchowej i (angażowanych w nią wyższych) procesów poznawczych (patrz także Goldenberg, 2013; Goodglass i Kaplan, 1963). Tymczasem dociekanie zasad leżących u podłoża różnych funkcji z pogranicza (np. percepcji, kontroli ruchowej i poznania; Kroliczak, Westwood i Goodale, 2006; Króliczak, 2006; patrz również Kroliczak, Cavina Pratesi i Large, 2012), bądź też nowatorskie podejścia do przykładów nietypowych (np. różnego rodzaju iluzji; Kroliczak, Heard, Goodale *et al.*, 2006), zawsze zdają się rzucać nowe światło na tzw. *przypadki normalne*. Prócz zarysowanej w tym wprowadzeniu, a mało docenianej problematyki, dość nietypowa jest także relacjonowana w tej pracy populacja badanych, którą stanowią osoby „skrajnie” leworęczne. Powód takiego, a nie innego doboru próbki jest następujący: wśród takich osób o wiele łatwiej jest znaleźć przypadki posiadające odmienną/nietypową organizację funkcji poznawczych w mózgu (np. Knecht, Drager, Deppe *et al.*, 2000; Szaflarski, Binder, Possing *et al.*, 2002; patrz także Kroliczak, Piper i Frey, 2011; Vingerhoets, Alderweireldt, Vandemaele *et al.*, 2013; wcześniejsze i nieco bardziej szczegółowe wprowadzenia do problematyki poruszanej w niniejszej pracy można znaleźć w języku polskim w rozdziale Króliczaka, 2010, a także w pracy Króliczaka i Biduły, 2012).

Gesty a kontrola wzrokowo-ruchowa

Większość naszej podstawowej wiedzy na temat kontroli gestów pochodzi z przełomu wieków XIX i XX i jest wynikiem odnotowania rozdzielności (tzw. dysocjacji) bądź też współistnienia (asocjacji) zaburzeń zachowania w wyniku urazów lewostronnych mózgu. Już wtedy zdawano sobie sprawę z tego, że problemy z użyciem codziennych gestów, czy to towarzyszących mowie, czy też mowę zastępujących (tzw. gestów znaczeniowych) można łączyć bądź z problemami językowymi, bądź też z upośledzoną kontrolą ruchową i mechanizmami odpowiedzialnymi za ręczność (preferencję do użycia jednej z rąk). W pierwszym pisemnym użyciu słowa *apraksja* – przez którą dziś najczęściej rozumie się niezdolność do poprawnej realizacji złożonych czynności ruchowych pod nieobecność niedowładu mięśni, utraty czucia w kończynach lub innego rodzaju efektach, ataksji wzrokowej (upośledzenia w działaniu pod kontrolą wzroku) oraz braku innych zaburzeń poznawczych i językowych – niemiecki lingwista C. Steinthal postulował, że „apraksja jest oczywistym rozwinięciem afazji”, czyli zaburzeń języka (Gonzalez Roth i Heilman, 1997; Goldenberg, 2013). Nie była to jednak myśl przełomowa, bo już 11 lat wcześniej D.C. Finkelnburg (angielskie tłumaczenie jego wykładu z 1870 r. wraz z obszernym komentarzem przygotowali Duffy i Liles, 1979) poszedł znacznie dalej, twierdząc, że wadliwa realizacja gestów komunikacyjnych oraz współistniejąca afazja muszą odzwierciedlać „asymbolię”, czyli niezdolność do korzystania ze znaków

w komunikacji z innymi ludźmi. Co ważniejsze dla rozważań z niniejszej pracy, już sam Finkelnburg był przekonany, że jedną z najważniejszych struktur, która leży u podłoża tej umiejętności (tj. do korzystania z symboli) jest kora wyspy, dokładniej – jej przednia część – gdzie uraz mieli wszyscy znani mu, a jak się okazuje również wszyscy bardziej współcześni, pacjenci z podobnymi problemami (Duffy i Liles, 1979).

Wyraźna zmiana perspektywy w spojrzeniu na apraksję oraz być może największy postęp w tym obszarze wiedzy nastąpił wraz z badaniami H. Liepmanna (Liepmann, 1900, 1920; jedno z najlepszych, historycznych omówień jego idei można znaleźć w pracy G. Goldenberga, 2003). Zdaniem wielu badaczy (np. Gonzalez Rothi i Heilman, 1997; Goldenberg, 2013) Liepmann położył nacisk na związki apraksji z ręcznością po tym, jak odnotował, że wszystkie znane mu przypadki apraksji były wynikiem urazu lewej półkuli mózgu. Doszedł on również do wniosku, że zdolności lewej ręki do zawiadywania złożonymi działaniami muszą być niejako zapożyczone z reprezentacji ruchowych znajdujących się w obszarach, które pośredniczą w kontroli sprawniejszej ręki prawej (zatem najpewniej znajdujące się w lewej półkuli mózgu). To natomiast wyraźnie pokazuje, że lewa półkula posiada kompetencje w kontroli ruchowej, które znacznie przewyższają możliwości „ruchowe” półkuli prawej i wyjaśnia, dlaczego urazy lewej półkuli prowadzą do obustronnej apraksji (tzn. dotyczą także rękę lewą). W tym miejscu warto zatem podkreślić stosowne pojęcie: reprezentacji ruchowych *niezależnych od ręki, kończyny* bądź też innego *efektora* (tj. przyczyniających się do kontroli obu stron ciała). W większości bowiem przypadków diagnoza apraksji (jako zaburzenia ruchowego wyższego rzędu) oparta jest na realizacji zadania ręką lewą w chwili, gdy ręka prawa pozostaje w stanie niedowładu, lub jest całkowicie sparaliżowana.

Rodzaje gestów a problemy z ich realizacją

Zaburzenia w realizacji gestów są najbardziej widoczne wówczas, gdy pacjentów prosi się – słownie – o symulowanie użycia znanych im narzędzi, tj. realizację czynności określanej mianem **gestów tranzytywnych**. Tego typu test uważa się za krytyczny, gdyż wymaga on od pacjenta wydobycia przechowywanej w mózgu wiedzy dotyczącej określonych wyuczonych działań w odpowiedzi na wskazówkę o (potencjalnie) minimalnej zawartości informacyjnej (Liepmann, 1900, Goldenberg, 2003). O słuszności tej tezy świadczą liczne raporty naukowe, a także anegdotyczne informacje o tym, że wykonanie zadania często ulega znacznej poprawie w momencie, gdy pacjentom pozwoli się wcześniej manipulować przedmiotami (De Renzi, Faglioni i Sorgato, 1982; Goldenberg, Hentze i Hermsdorfer, 2004), chociaż wielu z nich nie potrafi wykorzystać dostępnej informacji wzrokowej i/lub dotykowej i nadal popełnia liczne błędy (De Renzi, Faglioni i Sorgato, 1982; Clark, Merians, Kothari *et al.*, 1994; Poizner, Clark, Merians *et al.*, 1995). Co istotne dla naszych hipotez, u niektórych pacjentów apraksję można zademonstrować również w zadaniach, które wymagają realizacji (niekiedy nawet tylko roz-

poznania) powszechnie znanych „symbolicznych” ruchów rąk, niezwiązanych z użyciem jakichkolwiek przedmiotów, tzw. *gestów intranzytywnych*, takich jak kiwanie ręką w celu przywołania kogoś lub pożegnania się (Cubelli, Marchetti, Boscolo *et al.*, 2000; Pazzaglia, Smania, Corato *et al.*, 2008). Niemniej, w przypadku tego rodzaju gestów pacjenci wykazują najczęściej dużo mniejszą liczbę błędów (Foundas, Macauley, Raymer *et al.*, 1999; Haaland, Harrington i Knight, 2000; Roy, Square-Storer, Hogg *et al.*, 1991; Stamenova, Roy i Black, 2010; por. także Morlass, 1928).

Neuropsychologiczne i neurologiczne próby wskazania dokładnego substratu neuronalnego leżącego u podłoża kontroli tych dwóch kategorii gestów zdają się prowadzić do częściowo sprzecznych rezultatów. Prace Haaland i współpracowników (np. Haaland, Harrington i Knight, 2000) wskazują głównie na doniosłą rolę lewej tylnej kory ciemieniowej (posterior parietal cortex, PPC), włączając w to przednią część bruzdy śródcieniowej (*anterior intraparietal sulcus*, aIPS), brzuszłą rozciągłość górnego zakrętu ciemieniowego (*superior parietal gyrus*, SPG), dolny płacik ciemieniowy (*inferior parietal lobule*, IPL) oraz środkowy zakręt czołowy (*middle frontal gyrus*, MFG), również po lewej stronie. Wykorzystana przez nich w tym celu technika to pomiar maksymalnego zachodzenia na siebie uszkodzeń mózgu u pacjentów mających problemy z imitacją różnego rodzaju gestów. (Swoją drogą, również i ta grupa badaczy wskazywała, iż testowani pacjenci mieli największy kłopot z imitacją użycia narzędzi). Natomiast Goldenberg i współpracownicy (Goldenberg *et al.*, 2007) systematycznie wskazują na nieco inne lewo-półkulowe obszary mózgu, mianowicie dolny zakręt czołowy (*inferior frontal gyrus*, IFG), włączając przyległą korę wyspy oraz brzuszłą korę przedruchową (*ventral premotor*, PMv), jako struktury mające istotny wkład w kontrolę pantomimy użycia narzędzi (*tool use pantomime*). Metoda wykorzystana w tym badaniu była jednak nieco odmienna, gdyż poszukiwano obszarów maksymalnej różnicy we wzorze uszkodzeń mózgu u pacjentów, którzy nie potrafili (w odróżnieniu od tych, którzy umieli) symulować użycie narzędzi. Jak można się domyślać, sprzeczność wyników uzyskanych w tych pracach jest raczej pozorna, a wykorzystywane w nich odmienne zadania (imitacja kilku rodzajów gestów *vs.* symulowane użycie narzędzi) na pewno zależą od procesów i/lub mechanizmów, które są zaimplementowane w dość rozległej sieci obszarów lewej półkuli (Goldenberg, 2003). Wśród innych czynników, które mogą wpływać na dalsze rozbieżności, są: włączanie do badań pacjentów z afazją, wykorzystywanie wskazówek werbalnych podczas testowania tylko niektórych kategorii gestów (e.g., Cubelli *et al.*, 2000) oraz różne fazy choroby (ostra bądź chroniczna), w jakiej znajdowali się pacjenci (Stamenova, Roy i Black, 2010).

Neuronalne podłoże gestów u osób leworęcznych

Raporty dotyczące reprezentacji wyuczonych czynności manualnych wyższego rzędu u pacjentów leworęcznych są dużo rzadsze, również z uwagi na mniejszą populację tych

osób (Raymond, Pontier, Dufour *et al.*, 1996). Co ważne, w większości opisanych przypadków testowano zazwyczaj zależności (lub ich brak) pomiędzy gestami a językiem (Poeck i Kerschensteiner, 1971; Heilman, Coyle, Gonyea *et al.*, 1973; Valenstein i Heilman, 1979; porównaj także Margolin, 1980; por. Roeltgen i Heilman, 1983 oraz Ochipa, Rothi i Heilman, 1989). Niektóre z uzyskanych rezultatów silnie nagłaśniano, inne uważano za niewarte głębszej dyskusji (Króliczak, 2010; Goldenberg, 2013). Jednym z tego powodów mogła być bardzo wpływowa pod koniec XX w. idea, że prawa półkula prawie nigdy nie uczestniczy znacząco w kontroli funkcji językowych nawet u osób preferujących rękę lewą, o ile w bardzo wczesnym dzieciństwie nie doszło do jakiegoś urazu lewej półkuli (Kimura, 1983).

Dwa z najbardziej znanych obecnie i relatywnie nowych raportów dotyczących apraksji u pacjentów leworęcznych (Lausberg, Gottert, Munssinger *et al.*, 1999; Frey, Funnell, Gerry *et al.*, 2005) wykazały dość jednoznacznie, że lateralizacja gestów i języka jest u nich zgodna ze wzorem najczęściej opisywanym u osób praworęcznych z urazami mózgu. Podobnie silne zależności między prakcją i językiem opisali również Meador i współpracownicy (Meador, Loring, Lee *et al.*, 1999), rozciągając ideę ich bliskich relacji także na przypadki nietypowe, tj. osoby zdające się mieć obustronne lub nawet prawopółkulowe ich reprezentacje. Najnowsza praca poświęcona problemom kontroli ruchowej wyższego rzędu, mająca szanse przejść do klasyki XXI w., dociekała neuronalnego podłoża apraksji u 50 pacjentów leworęcznych, badając przy tym zależności między kontrolą gestów, językiem i mechanizmami, które odpowiadają za dominację ręki. Aby osiągnąć wszystkie z tych celów, uzyskane wyniki musiały również zostać porównane z wcześniejszymi rezultatami z testów na osobach praworęcznych (Goldenberg, 2013). Z raportu tego wynika dość jasno, że kontrola gestów (podobnie zresztą jak kontrola języka) u osób leworęcznych cechuje się mniejszym zlateralizowaniem (tj. zależy także w jakimś stopniu od przetwarzania w prawej półkuli).

Uwaga ogólna nt. badań neuropsychologicznych nad gestami

W wielu z wyżej wymienionych badań (znakomite wyjątki stanowią Dumont, Ska i Schiavetto, 1999; Haaland, Harrington i Knight, 2000; Heath, Roy, Black *et al.*, 2001; Stamenova, Roy i Black, 2010) nie dokonywano zazwyczaj wyraźnego rozróżnienia na gesty tranzytywne i intranzytywne (por. także Goodglass i Kaplan, 1963), często badając tylko jedną z tych kategorii lub badając różne kategorie za pomocą różnych metod. Goldenberg (2013) świadomie ignoruje ten podział i określa łącznie oba rodzaje gestów jako *gesty komunikacyjne*.

Badania neuroobrazowe neuronalnego podłoża kontroli gestów

Większość dotychczasowych badań neuroobrazowych nad neuronalnym podłożem kontroli gestów w zdrowym mózgu (np. Moll, de Oliveira-Souza, Passman *et al.*, 2000;

Choi, Na, Kang *et al.*, 2001; Rumiati, Weiss, Shallice *et al.*, 2004; Johnson-Frey, Newman-Norlund i Grafton, 2005; Fridman, Immisch, Hanakawa *et al.*, 2006; Hermsdorfer, Terlinden, Muhlau *et al.*, 2007; Kroliczak i Frey, 2009; Vingerhoets, Acke, Vandemaele *et al.*, 2009, Vingerhoets, Vandekerckhove, Honore *et al.*, 2011) znajdowało bezpośrednie inspiracje w omówionej powyżej (przynajmniej po części) klasycznej literaturze neuropsychologicznej poświęconej apraksji. W pracach tych najczęściej wykorzystywano test na pantomimę użycia narzędzi, przy czym niektóre włączały również jako jeden z warunków kontrolnych zadanie wykorzystania części ciała (np. palca wskazującego zamiast wyobrażonej szczoteczki do zębów) jako *przedmiotów* do symulacji ich użycia (np. Ohgami *et al.*, 2004). Praktycznie wszystkie z tych badań informowały o istotnych zmianach sygnału towarzyszących realizacji (a niekiedy także i planowaniu) tych gestów w lewostronnej tylnej korze ciemieniowej, często wskazując, że do podobnych modulacji aktywności mózgu dochodzi podczas użycia ręki lewej (niedominującej). W zależności od rozmaitych warunków kontrolnych, jakie wykorzystywano w tych testach, aktywność towarzysząca symulowanemu użyciu narzędzi pojawiała się także w wielu innych obszarach lewej półkuli, włączając w to MFG, PMv, korę przedruchową grzbietową (*dorsal premotor cortex*, PMd) oraz ogonową część lewego środkowego zakrętu skroniowego (*caudal middle temporal gyrus*, cMTG) (e.g., Choi *et al.*, 2001; Kroliczak i Frey, 2009; see also Vingerhoets *et al.*, 2011). Na szczególną uwagę zasługuje ten ostatni obszar, gdyż o cMTG sądzi się, że przechowuje wiedzę pojęciową o funkcjach przedmiotów i/lub kinematykach ruchu stosownych do ich użycia (Martin, Wiggs, Ungerleider *et al.*, 1996; Chao i Martin, 2000; Mahon, Milleville, Negri *et al.*, 2007; Tranel, Kemmerer, Adolphs *et al.*, 2003; Weisberg, van Turennout i Martin, 2007).

Jeśli idzie o badania, które dociekały substratu neuronalnego skonwencjonalizowanych, znanych niemal wszystkim gestów znaczeniowych (intranzytywnych), na szczególną uwagę zasługują dwa z nich (Bohlhalter, Hattori, Wheaton *et al.*, 2009, Kroliczak i Frey, 2009), które wykazały, że niemal identyczne obszary kory ciemieniowej i czołowej zdają się reprezentować również i tę kategorię gestów, dla obu rąk. Co je istotnie różni, w porównaniu z gestami tranzytywnymi, to np. mniejsze zaangażowanie lewostronnego IPS/SMG, SPG oraz PMd w trakcie planowania tych działań jedynie ręką prawą (Kroliczak i Frey, 2009), podczas gdy podobnych różnic nie obserwowano już dla ręki niedominującej lewej. Co warte szczególnego podkreślenia, na poziomie analizy niezależnym od ręki, Kroliczak i Frey (2009) nie odnotowali ani jednego obszaru, w którym aktywacja podczas planowania gestów intranzytywnych byłaby większa od tej dla gestów tranzytywnych (i odwrotnie). Z podobną sytuacją mieliśmy do czynienia w wybranym, kluczowym dla reprezentacji gestów, obszarze zainteresowania (*region of interest*, ROI) u osób leworęcznych (Kroliczak, Piper i Frey, 2011). W tej ostatniej pracy odnotowano istotne, pozytywne korelacje pomiędzy lateralizacją aktywności zaobser-

wowanej w zakręcie nadbrzeżnym w trakcie planowania gestów tranzytywnych i intranzytywnych (podobnie jak istotne korelacje między lateralizacją aktywności towarzyszącej obu kategoriom badanych gestów a lateralizacją języka). Miało to miejsce bez względu na to, czy uczestnicy wykorzystywali podczas planowania gestów swą rękę dominującą lewą, czy też rękę niedominującą prawą (por. także Vingerhoets *et al.*, 2013). Wreszcie, na uwagę zasługuje jeszcze jeden niedawny raport porównujący siłę lateralizacji sygnału towarzyszącego gestom użycia narzędzi u osób prawo- i leworęcznych, wykazujący, że najbardziej uwydatniającą się różnicą jest zaledwie mniejsza siła tej lateralizacji u osób preferujących rękę lewą (Vingerhoets, Acke, Alderweireldt *et al.*, 2012). Wynik ten jest oczywiście spójny z ogólnym obrazem różnic pomiędzy apraxją u osób lewo- i praworęcznych zarysowanym w omówionej wcześniej pracy Goldenberga, (2013).

Podsumowując, zdecydowana większość dotychczasowych badań z wykorzystaniem funkcjonalnego rezonansu magnetycznego (szczególnie w odróżnieniu od starszych prac neurologicznych i neuropsychologicznych) zdaje się wysuwać silne argumenty za tym, że w lewej półkuli mózgu zlokalizowana jest rozproszona sieć reprezentująca prakcję (*praxis representation network*, PRN; Frey, 2008; Johnson-Frey, 2004, Kroliczak i Frey, 2009), tj. wchodzące w interakcje strumienie przetwarzania, które pośredniczą w kontroli wielu złożonych czynności manualnych wyższego rzędu (Goodale, Kroliczak i Westwood, 2005), a nie tylko wybiórczo reprezentujące niektóre z czynności manualnych, w tym wybrane kategorie gestów. W tej sieci punktem węzłowym jest tylna kora ciemieniowa (najprawdopodobniej jej dolny płacik), a obszar ten zdaje się odpowiadać za integrację informacji ruchowo-czuciowych z reprezentacjami pojęciowymi w celu planowania zarówno pantomimy użycia narzędzi (gestów tranzytywnych), jak i gestów znaczeniowych (intranzytywnych). Kwestii, jakie nadal pozostają do rozstrzygnięcia, jest kilka.

- (1) Jaki jest kierunek lateralizacji aktywności na poziomie całego mózgu u osób leworęcznych w paradygmacie testującym oba rodzaje interesujących nas tutaj gestów? Hipotetycznie obie kategorie gestów powinny pozostawać pod nieco mniejszą kontrolą lewej półkuli dla obu testowanych rąk.
- (2) Czy u leworęcznych uczestników badania da się zaobserwować jedynie zależne od ręki różnice między planowaniem, bądź też realizacją, gestów tranzytywnych i intranzytywnych (Kroliczak i Frey, 2009)? Jeśli tak, to oczekiwalibyśmy jedynie większego zaangażowania mózgu dla gestów tranzytywnych.
- (3) Czy na poziomie analizy niezależnym od testowanej ręki, również u osób preferujących rękę lewą krytycznym punktem węzłowym pozostanie lewostronny zakręt nadbrzeżny? Hipotezę taką zdaje się wspierać zdecydowana większość opisanych we wprowadzeniu prac.
- (4) Jeśli w badanej populacji wydzielić osoby, które charakteryzują się bardziej uwy-

datnioną nietypową (obu- lub prawostronną) lateralizacją kontroli gestów, czy da się wówczas wskazać na strukturę mózgu, która mogłaby być odpowiedzialna za zmianę strony mózgu, która odpowiada za te funkcje? Dwie najnowsze prace na ten temat – jednak dotyczące wyłącznie lateralizacji języka – wykazują, że badacze nie powinni oczekiwać, iż krytycznymi strukturami mózgu są IFG, czy też nawet jego podpodział (tj. obszar Broki), ani też tzw. płaszczyna skroniowa. Uwaga badaczy powinna się raczej kierować w stronę kory wyspy (Keller, Roberts, Garcia-Finana *et al.*, 2011; Greve, Van der Haegen, Cai *et al.*, 2013). Hipoteza ta znajduje oparcie już w obserwacjach Finkelnburga (Duffy i Liles, 1979). Jak się okazuje, kora wyspy angażowana jest w wiele procesów zmysłowych i poznawczych (Kurth, Zilles, Fox *et al.*, 2010), włączając w to artykulację mowy (Dronkers, 1996; Wise, Greene, Buchel *et al.*, 1999). Niedawne badania neuroobrazowe potwierdzają także, iż wspiera ona znacząco kontrolę gestów (Króliczak i Frey, 2009; Vingerhoets *et al.*, 2011). Asymetrie tej struktury mogą zatem pełnić doniosłą rolę w lateralizacji języka i interesującej nas praktyce. (Krótką dyskusję nt. innych asymetrii strukturalnych i funkcjonalnych można znaleźć także w artykule Króliczaka i Biduły 2012).

Metody

W badaniu wzięło udział na ochotnika piętnastu (15, spośród kilkudziesięciu, którzy się zgłosili) dorosłych użytkowników języka angielskiego (8 kobiet, średnia wieku = 24.8 lat; SD = 8.4). Zostali oni wyłonieni na podstawie edynburskiego kwestionariusza ręczności (Oldfield, 1971) oraz późniejszych testów behawioralnych (m.in. siły chwytu testowanej dynamometrem), które wskazywały, że są to osoby o najsilniejszej preferencji ręki lewej (średnia = -90; SD = 9.0; gdzie -100 oznacza używanie ręki lewej we wszystkich czynnościach z listy). Większość uczestników, bo aż 67% miało leworęcznego rodzica, dziadka lub babcię.

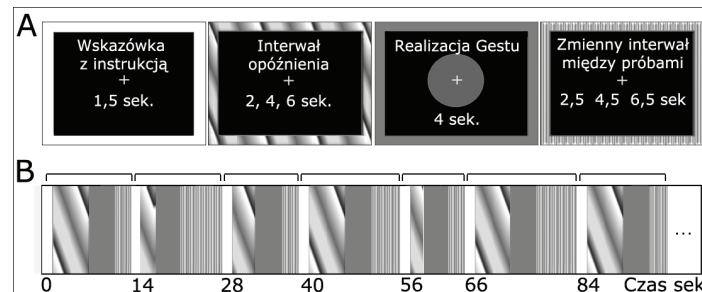
Zadania fMRI

Po zakwalifikowaniu się do badań, wszyscy uczestnicy przeszli fazę treningową, która objęła także symulację testu właściwego w atrapie skanera. Pozwalało to na odtworzenie warunków, w tym przede wszystkim ograniczeń związanych z realizacją zadań w prawdziwym skanerze. Najpierw zadaniem uczestnika było oglądanie i reagowanie na instrukcje prezentowane w filmie treningowym na ekranie komputera. Sekwencja zdarzeń była następująca: na ekranie pojawiał się czasownik odrzeczownikowy (łącznie było ich 42), który należał do jednej z trzech kategorii: 1) użycia narzędzi (*czynność tranzytywna*), typu malowanie, cięcie, kręcenie; 2) czynność intranzytywna, z czego większość to tzw. gesty emblematyczne typu witanie, przywoływanie, zatrzymywanie; lub 3) działania mentalne (niefizyczne), pełniące rolę językowego warunku kontrolnego, takie jak myślenie, ewaluowanie, interpretowanie. Po czasownikach oznaczających czyn-

ności fizyczne, tj. tranzytywne bądź intranzytywne, pojawiał się film, na którym aktor wykonywał jedną ręką odpowiedni gest, najpierw ręką prawą, potem ręką lewą. Następnie na ekranie pojawiała się komenda instruująca uczestnika, że ma sam wykonać taki gest, najpierw ręką niedominującą prawą, a potem, po kolejnej instrukcji, ręką dominującą lewą. To zadanie – swego rodzaju imitacja z opóźnieniem – było wykonywane tylko w fazie uczenia się i jedynym jego celem było zaznajomienie uczestników z gestami, które były wykorzystywane później we właściwym teście fMRI. W próbach, w których pojawiał się czasownik odnoszący do czynności mentalnych, aktor na ekranie nie poruszał się i zadaniem uczestnika również było pozostanie nieruchomym. Zaraz po filmie treningowym uczestników „wkładano” do atrapy skanera, gdzie przechodzili co najmniej dwie rundy właściwego zadania, które polegało na planowaniu, a następnie realizacji gestów. Te dwie rundy wyczerpywały wszystkie wskazówki słowne, które były używane w badaniu, ale prezentowane były w kolejności przypadkowej (tj. innej niż w teście właściwym). Zarówno podczas treningu, jak i w trakcie późniejszego badania, uczestnicy byli informowani, że mają wykonywać gesty delikatnie, tylko ręką i przedramieniem, tak by poruszanie ramionami nie mogło się przekładać na ruch głowy (bo wprowadzałoby to znaczące artefakty do sygnału fMRI).

Z wyjątkiem jednej osoby, każdy z pozostałych uczestników odbył swe dwie sesje skanowania, jedną dla ręki dominującej lewej, drugą dla ręki niedominującej prawej, w dwa osobne dni (zazwyczaj w ciągu tygodnia). Kolejność testowanej ręki była zbalansowana wśród uczestników. Obie sesje fMRI składały się z 6 rund, z których każda trwała ok. sześć minut i w każdej prezentowano wszystkie trzy kategorie wskazówek, tzn. każda obejmowała wszystkie rodzaje prób (po połowie w każdej z rund). W szczegółach sekwencja zdarzeń wyglądała następująco: [1] wskazówka wzrokowa (czasownik) pozostawała na ekranie przez 1,5 s, kiedy to uczestnik, przeczytawszy słowo miał zacząć planowanie gestu; [2] następnie pojawiał się zmienny interwał opóźnienia, 2-, 4-, lub 6-sekundowy, w celu dokończenia planowania, po czym następowała [3] wzrokowa instrukcja (zielone kółko) informująca o konieczności wykonywania gestu przez kolejne 4 s, a sekwencję zdarzeń kończył [4] zmienny interwał czasowy między kolejnymi próbami o długości 2,5, 4,5 oraz 6,5 s (często określany w uproszczeniu jako *interstimulus interval*, ISI). Paradygmat ten został przedstawiony w szkicowej formie na rycinie 1.

Wzrost sygnału związany z planowaniem gestu był modelowany w przedziale 3,5 s, począwszy od pojawienia się na ekranie czasownika, a skończywszy na najkrótszym interwale opóźnienia (tj. 2 s). Natomiast wzrost sygnału związanego z realizacją gestów był modelowany jako okres całych 4 sekund, kiedy to na ekranie było widać zielone „światło” sygnalizujące konieczność realizacji gestu. W trakcie językowego warunku kontrolnego uczestnicy jedynie czytali słowo i ani nie planowali, ani też nie wykonywali żadnych ruchów. Choć kolejność testowanych rąk w osobnych sesjach neuroobrazowych



Ryc. 1. Wykorzystany paradygmat badawczy. (A) Struktura próby i czas (bądź przedziały czasu) trwania poszczególnych zdarzeń. (B) Początek sekwencji prób w jednej z rund funkcjonalnych. Po 1,5 s wskazówce z instrukcją następował zmienny interwał opóźnienia (2, 4, bądź 6 s), kiedy planowano gesty, oraz wskazówka (4 s) informująca o konieczności realizacji gestu. Sekwencja kończyła się zmiennym interwałem czasowym, po którym następowała kolejna próba

była odpowiednio zbalansowana (dla uproszczenia oraz ułatwienia porównania z pracą Króliczaka i Freya (2009)), sesje z wykorzystaniem ręki lewej będziemy określać jako Eksperyment 1, a sesje z wykorzystaniem ręki prawej jako Eksperyment 2. Eksperyment był zaimplementowany i kontrolowany przez program *Presentation* (<http://www.neuroobs.com>); bodźce były prezentowane z tyłu skanera i oglądane w lusterku. Uczestnicy proszeni byli o utrzymywanie wzroku w punkcie fiksacji, a ruchy oczu były monitorowane za pomocą systemu śledzenia gałek ocznych (<http://www.a-s-l.com>) kompatybilnego ze środowiskiem MRI. Prawidłowość reakcji manualnych, tj. powstrzymywanie się od ruchów rąk w czasie planowania gestów oraz realizacja właściwych gestów po sygnale startu była nie tylko ciągle monitorowana przez eksperymentatora, ale także nagrana na wideo. Kilka reakcji niepoprawnych (mniej niż 0,5% prób) weszło do puli w ogóle niemodelowanej aktywności bazowej. Ponieważ protokół tych badań był identyczny z wykorzystanym we wcześniejszej pracy Króliczaka i Freya (2009), czytelnik mający jakiegokolwiek wątpliwości co do wykorzystanych metod odsyłany jest właśnie do wyżej zacytowanego artykułu.

Całą procedurę neuroobrazowania funkcjonalnego i anatomicznego zrealizowano w skanerze Allegra 3T firmy Siemens (Germany) w *Lewis Center for NeuroImaging* na Uniwersytecie Oregońskim w Eugene, USA. Przed skanowaniem funkcjonalnym wykorzystywano sekwencje Auto Align Scout and True FISP, które były pomocne w ręcznym ustawieniu przekrojów. Obrazy zależne od utlenowienia krwi (*blood-oxygenation level dependent, echoplanar images*) zbierano, wykorzystując sekwencje T2-zależne (*T2*-weighted gradient echo sequence*) o następujących parametrach: czas powtórzenia nabywania obrazu całego mózgu (TR, *time repetition*) = 2000 ms; czas echa (TE, *time to echo*) = 30 ms; kąt odwrócenia (FA, *flip angle*) = 80°; wielkość matrycy wokseli 64

× 64, pole widzenia (FOV, *field of view*) = 200 mm; 33 styczne, lekko skośne (*axial oblique*) przekroje osiowe, obejmujące całą korę ciemieniową i potyliczną, a także większość mózdzku, kory skroniowej i czołowej; woksele były izotropowe o wielkości 3 mm. Natomiast obrazy anatomiczne wysokiej rozdzielczości (T1-zależne) były nabywane za pomocą sekwencji MP-RAGE o następujących parametrach: TR = 2000 ms; TE = 4,38 ms; FA = 8,0°; wielkość matrycy wokseli 256 × 176; FOV = 256 mm; 176 styczne przekroje osiowe; woksele izotropowe o wielkości 1,0 mm. Surowe obrazy z danymi rekonstruowano przy zastosowaniu szybkiej transformacji Fouriera z korektą zniekształceń (w celu zminimalizowania artefaktów, które można przypisać niehomogeniczności pola magnetycznego), a następnie konwertowano je do formatu NIfTI-1 za pomocą programu MRI-Convert (<http://lcn.uoregon.edu/~jolinda/MRIConvert/>, którego autorką jest Jolinda Smith). Dane zostały wstępnie przetworzone oraz modelowane za pomocą programu FMRIB Software Library, znanego jako FSL (FSL v4.1.4; <http://www.fmrib.ox.ac.uk/fsl/>; Smith, Jenkinson, Woolrich *et al.*, 2004).

Przed rozpoczęciem analiz usunięto tkankę nienależącą do mózgu (w tym czaszkę), wykorzystując program BET (Brain Extraction Tool, zaimplementowany w FSL; Smith, 2002). Do korekty ruchu użyto zaimplementowanego w FSL algorytmu MCFLIRT (Jenkinson, Bannister, Brady *et al.*, 2002), dane wygładzano w przestrzeni 5 mm (Gaussian kernel of FWHM = 5 mm), artefakty o niskiej częstotliwości usuwano filtrem wysokopasmowym w obrębie 50 s. Na pierwszym poziomie dane każdego uczestnika z poszczególnych rund modelowano osobno (gdyż w każdej rundzie i u każdego uczestnika niektóre ze zdarzeń w próbie miały nieco inny przebieg czasowy, tj. posiadały zmienne interwały opóźnienia i ISIs, a same próby miały też inną kolejność). Stopnie swobody w modelu statystycznym estymowano, a następnie korygowano z uwagi na autokorelacje w danych techniką wstępnego wybielania (*pre-whitening technique*), również zaimplementowaną w FSL (Woolrich, Ripley, Brady *et al.*, 2001). Analizę statystyczną serii czasowych przeprowadzono z użyciem procedury FILM, korygującej lokalne autokorelacje (Woolrich *et al.*, 2001). Rejestrację danych funkcjonalnych do obrazów anatomicznych wysokiej rozdzielczości, a następnie do obrazu w przestrzeni standardowej (Montreal Neurological Institute template) przeprowadzono liniowo przy użyciu narzędzia z FSL określanego jako FLIRT (Jenkinson i Smith, 2001). Do analiz z pojedynczej sesji, tj. na poziomie drugim (*inter-session; level 2*), wykorzystano model efektów stałych (*fixed effects model*). Do analiz grupowych, tj. porównania między uczestnikami na poziomie trzecim (*inter-subject, level 3*) oraz porównania danych z osobnych eksperymentów dla obu rąk (*inter-experiment, level 4*), wykorzystano model mieszany (*random-effects components of mixed-effects variance*), określane w FSL-u jako FLAME Stage 1 (Beckmann, Jenkinson i Smith, 2003). Obrazy istotnych zmian sygnału w danym warunku testowania uzyskiwano w oparciu o statystyki Z (Gaussianized t/F), wykorzystując

wielkość klastrow nie mniejszą niż te, jakie zostały wyznaczone przez wartość $Z > 2,3$ oraz skorygowany próg istotności dla klastru na poziomie $p = 0,05$ (Worsley, 2001). Obszary zawierające istotne aktywacje w dwóch różnych porównaniach identyfikowano za pomocą kontrastu z maskowaniem łącznym (*inclusive contrast masking*), wyznaczającym dokładną przestrzeń aktywacji w warunku, z którym porównywano właśnie przeprowadzany kontrast.

Lokalizację anatomiczną uzyskanych obrazów istotnych zmian sygnału wyznaczano zarówno ręcznie, przez porównanie z atlasem (Damasio, 2005), oraz nanosząc mapy aktywacji na atlas populacyjny oparty na punktach orientacyjnych i rozkładzie powierzchni (*population, landmark and surface-based atlas*, PALs), który utworzył Van Essen (Van Essen, 2005). W tym celu wykorzystano program CARET (Van Essen, Drury, Dickson *et al.*, 2001; Van Essen, 2005). Aby uzyskać jak najlepszy efekt realistycznej wizualizacji wolumetrycznych, uśrednionych danych grupowych, wyniki poszczególnych kontrastów przeniesiono z przestrzeni standardowej MNI-152 na nieco wygładzoną powierzchnię prawej i lewej półkuli tzw. przypadku 3 (Human_Buck_Case3 z tego atlasu; na których klastry aktywacji zdawały się najlepiej widoczne) oraz na mózdzek wzorcowy (Human.colin.cerebellum.LR.Fiducial), również zaimplementowany w tym atlasie.

W celu zbadania asymetrii strukturalnych mózgu u osób z typową i nietypową organizacją praktyki użyto programu FreeSurfer (<http://surfer.nmr.mgh.harvard.edu/>), w którym dokonano rekonstrukcji kory mózgowej u wszystkich osób badanych. Na ten złożony proces składają się: korekcja niehomogeniczności intensywności w obrazie mózgu wysokiej rozdzielczości, usunięcie z tego obrazu części nienależących do mózgowia (czaszki, oczu itp.), segmentacja istoty szarej i białej, rozdzielenie półkul mózgu, budowa modeli półkul oraz ich podział na jednostki anatomiczne zgodne z atlasem Desikan i współpracowników (2006). Utworzone rekonstrukcje kory mózgowej zostały następnie poddane dalszemu przetworzeniu. Ludzka kora mózgowa cechuje się bowiem licznymi asymetrami strukturalnymi, np. prawa półkula jest bardziej wysunięta ku przodowi niż lewa (Toga i Thompson, 2003). Z tego powodu analiza różnic między poszczególnymi półkulami wymaga odnalezienia odpowiadających sobie części mózgu. Aby osiągnąć taką korespondencję, modele półkul osób badanych zostały wprowadzone do symetrycznego atlasu FSaverage (Greve *et al.*, 2013). Następnie porównano różnice między lewą a prawą półkulą wśród osób z typową lateralizacją gestów oraz – w oddzielnej analizie – osób z nietypową ich lateralizacją. Klastry asymetrii powierzchni kory mózgowej zostały wyznaczone na poziomie istotności $p < 0,01$ (bez korekty dla wielokrotnych porównań).

Hipotezy w uproszczeniu: na podstawie rezultatów m.in. Króliczaka i Freya (2009), oczekiwaliśmy, że planowanie zarówno gestów tranzytywnych i intranzytywnych spo-

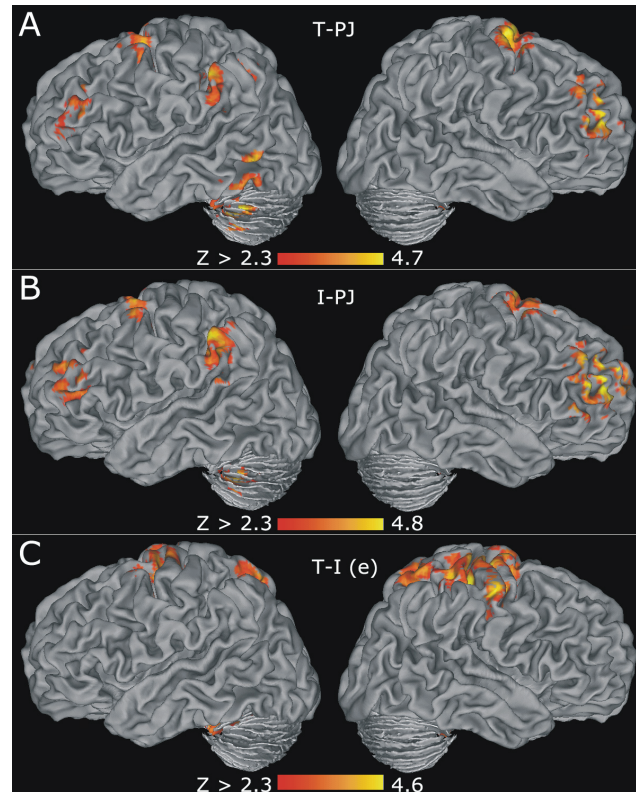
woduje wzrost aktywności w lewostronnej sieci reprezentującej prakcję. Niemniej badania Vingerhoetsa i współpracowników (Vingerhoets *et al.*, 2012) oraz Goldenberga (2013) sugerowały, że aktywność ta może być bardziej zbalansowana. Jakikolwiek bezpośrednie różnice pomiędzy gestami tranzytywnymi a intranzytywnymi powinny się natomiast pojawić głównie w obszarach czuciowo-ruchowych, górnych partiach ciemieniowych oraz grzbietowej korze przedruchowej. Jeśli bardziej zbalansowana aktywacja mózgu na poziomie grupy jest wynikiem obecności w tej próbie wielu osób o nietypowym rozkładzie tej aktywności, wówczas wydzielenie ich z tej grupy i porównanie ich z osobami typowymi może rzucić nowe światło na powody leżące u podstaw nietypowej organizacji funkcji w mózgu.

Rezultaty Eksperymentu 1

Planowanie gestów tranzytywnych i intranzytywnych ręką lewą

W zgodzie z wcześniejszymi ustaleniami Króliczaka i Freya (2009), choć opartymi na badaniach osób praworęcznych, zarówno w planowaniu gestów użycia narzędzi i gestów intranzytywnych (w celu ich późniejszej realizacji ręką dominującą lewą) pośredniczyły w dużej mierze zachodzące na siebie sieci neuronalne. Jak można dostrzec na rycinie 2A i 2B, nawet wówczas gdy od aktywacji towarzyszącej planowaniu tych gestów został odjęty językowy warunek kontrolny, istotny wzrost sygnału był obecny w lewostronnym zakręcie nadbrzeżnym (*supramarginal gyrus*; SMG) i rozciągał się on górnio do sąsiadującej z nim bruzdy śródciemieniowej, a konkretnie jej przedniej części (*anterior intraparietal sulcus*, aIPS). W przypadku obu kategorii gestów aktywność w PMd (tj. grzbietowej korze przedruchowej) była obustronna i, co już mniej widoczne na przedstawionych ilustracjach, rozciągała się ona w kierunku przyśrodkowym do dodatkowej kory przedruchowej (*pre-supplementary motor area*, pre-SMA) i obszaru ruchowego w zakręcie obręczy (*cingulate motor area*, CMA). Obustronne, choć zdecydowanie większe po stronie prawej (!), klastry istotnej aktywacji widoczne były również w dziobowej części środkowego zakrętu czołowego (*rostral middle frontal gyrus*, rMFG). Ponadto, w obu testowanych warunkach widoczne były istotne modulacje sygnału w przedniej części mózdzku po stronie lewej (co jest zgodne z kontrolą ipsilateralną, jaką przejawia ta struktura centralnego układu nerwowego). Co ciekawe, tylko w przypadku gestów użycia narzędzi uaktywniała się (powyżej warunku językowego) po stronie lewej ogonowa część dolnego i środkowego zakrętu skroniowego (*caudal inferior temporal gyrus*, cITG; *caudal middle temporal gyrus*, cMTG).

Podobnie jak w wielokrotnie tu przywoływanym artykule Króliczaka i Freya (2009), bezpośredni kontrast planowania obu kategorii gestów nie wykazał żadnej różnicy w którymkolwiek kierunku.



Ryc. 2. Aktywność mózgu podczas planowania gestów z użyciem ręki lewej. (A) Obszary, w których odnotowano istotny wzrost sygnału w trakcie planowania symulowanego użycia narzędzi (gestów tranzytywnych) po odjęciu sygnału towarzyszącego przetwarzaniu wskazówki słownej. (B) Obszary, w których odnotowano istotny wzrost sygnału w trakcie planowania gestów znaczeniowych (intranzytywnych), również po odjęciu sygnału towarzyszącego przetwarzaniu wskazówki słownej. (C) Obszary bardziej angażowane przez realizację (a nie planowanie) gestów tranzytywnych. Pomimo iż w zadaniach tych osoby leworęczne wykorzystywały rękę lewą, wzór aktywności lewej półkuli bardzo przypomina modulacje sygnału w tym samym warunku testowania u osób praworęcznych (por. Króliczak i Frey, 2009). Uśrednione dane grupowe z poszczególnych kontrastów przedstawiono na powierzchni prawej i lewej półkuli tzw. przypadku 3 (Human_Buck_Case3), pochodzącego z atlasu populacyjnego opartego na punktach orientacyjnych i rozkładzie powierzchni (*population, landmark and surface-based atlas, PALs*), który utworzył Van Essen (Van Essen, 2005). Prawa półkula znajduje się po prawej, a lewa po lewej stronie ilustracji. T – gesty tranzytywne, I – gesty intranzytywne, PJ – przetwarzanie językowe, (e) – realizacja (egzekucja) gestu

Realizacja gestów tranzytywnych i intranzytywnych ręką lewą

Ponownie, tj. jak w pracy Króliczaka i Freya (2009), odnotowano istotnie wyższy wzrost sygnału fMRI dla gestów tranzytywnych. Miał on miejsce przede wszystkim po stronie kontralateralnej, rozciągając się od górnego zakrętu ciemieniowego, poprzez korę czu-

ciową i ruchową, do grzbietowej kory przedruchowej. Aktywności tej towarzyszyły jednak, choć znacznie mniejsze, ipsilateralne (tzn. lewostronne) wzrosty sygnału zarówno w górnej korze ciemieniowej i grzbietowej korze przedruchowej, jak i przedniej części mózdzku. Efekty te zostały zilustrowane na rycinie 2C.

Dyskusja wyników Eksperymentu 1

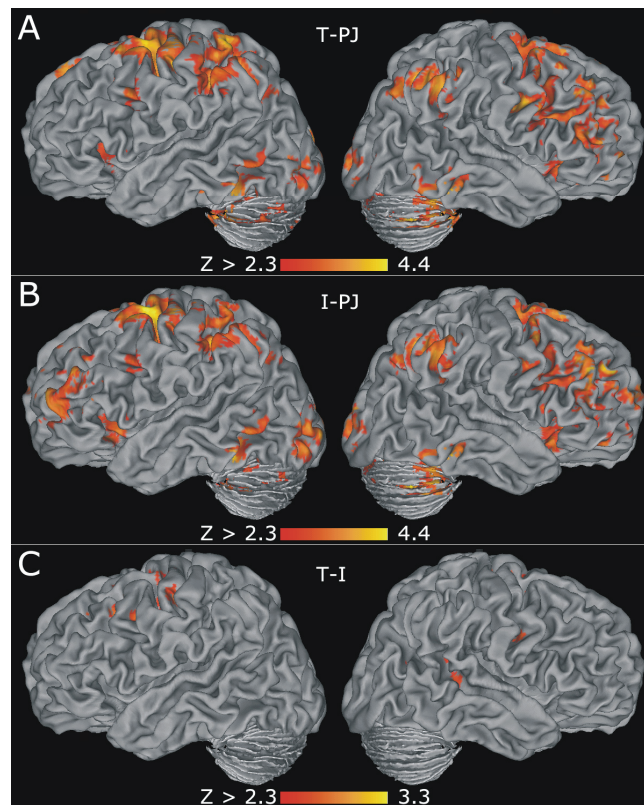
W zgodzie z hipotezami wysuniętymi w niniejszej pracy planowanie symulowanego użycia narzędzi oraz gestów intranzytywnych w celu ich późniejszej realizacji ręką dominującą lewą prowadziło do wzrostu sygnału fMRI w dużej mierze w tych samych rejonach mózgu. Prócz środkowego zakrętu czołowego oraz kory przedruchowej grzbietowej, aktywność w kluczowych dla nas obszarach – zakręcie nadbrzeżnym oraz ogonowych częściach zakrętu skroniowego – była silnie zlateralizowana do lewej półkuli. Choć tego nie zilustrowano (prezentując dla porównania kontrasty wzgl. aktywności bazowej), efekt ten ulega znacznemu wzmocnieniu po odjęciu językowego warunku kontrolnego (choć w MTG utrzymuje się jedynie dla gestów użycia narzędzi). Pomijając jednak subtelne międzykategorialne różnice modulacji sygnału w odniesieniu do aktywności spoczynkowej, żaden z ww. obszarów nie został znacząco silniej zaangażowany w kontrolę planowania któregośkolwiek z rodzajów gestów. Istotną, zgodną z naszymi hipotezami różnicę widać było natomiast już w trakcie realizacji, tzn. faktycznego wykonywania gestów użycia narzędzi. Dochodziło wówczas nie tylko do większego zaangażowania kontralateralnych (prawostronnych) obszarów czuciowo-ruchowych, górnych ciemieniowych tylnych oraz przedruchowych grzbietowych, ale także w odpowiednikach tych ostatnich po stronie ipsilateralnej (lewej). Ten ostatni efekt jest zgodny z zaobserwowanymi wcześniej wzrostami aktywności jako funkcji złożoności ruchu (Gut, Urbanik, Forsberg *et al.*, 2007; Kroliczak i Frey, 2009). Innymi słowy, tę ostatnią różnicę można przypisać większym wymaganiom stawianym kontroli ruchowej gestów użycia narzędzi.

Rezultaty Eksperymentu 2

Planowanie gestów tranzytywnych i intranzytywnych ręką prawą

Planowanie obu kategorii gestów w celu ich późniejszej realizacji ręką prawą (tu: niedominującą) prowadziło do bardziej obustronnego wzrostu sygnału (podobnie zresztą jak w pracy Króliczaka i Freya, 2009, mimo iż efekt ten nie był tam aż tak przekonujący). Jak to jednak zilustrowano na rycinie 3A i 3B, nawet po odjęciu językowego warunku kontrolnego, wszystkie obszary, które wcześniej wymieniono jako aktywne dla ręki lewej (tzn. SMG, aIPS; pre-SMA, CMA, PMd, rMFG; cITG i cMTG) były teraz aktywne zarówno bardziej rozległe, jak i też zdecydowanie obustronnie. Co więcej, można by się nawet pokusić o stwierdzenie, że kilka rejonów ipsilateralnej (prawej) półkuli mózgu było w tym przypadku nawet mocniej zaangażowanych w trakcie kontroli ręki

niedominującej. Widać to również na przykładzie innych obszarów, nieaktywowanych wcześniej podczas planowania z użyciem ręki lewej, a mianowicie: kory przedruchowej brzusznej (*ventral premotor*, PMv), zakrętu kątownego (*angular gyrus*, AG) oraz bardziej ogonowych części środkowego zakrętu czołowego (*caudal parts of middle frontal gyrus*, cMFG).



Ryc. 3. Aktywność mózgu podczas planowania gestów z użyciem ręki prawej. (A) Obszary, w których odnotowano istotny wzrost sygnału w trakcie planowania gestów użycia narzędzi (transytywnych) po odjęciu przetwarzania językowego. (B) Obszary, w których odnotowano istotny wzrost sygnału w trakcie planowania gestów intransytywnych, również po odjęciu przetwarzania językowego. (C) Obszary bardziej zaangażowane przez planowanie gestów transytywnych. Pomimo iż w zadaniach tych osoby leworęczne wykorzystywały tym razem rękę prawą, aktywność w lewej półkuli uzupełniały znaczne i rozległe wzrosty sygnału w półkuli prawej

Jak widać na rycinie 3C, bezpośredni kontrast planowania gestów transytywnych z gestami intransytywnymi dla ręki prawej ujawnił pewne istotne różnice. Były one widoczne obustronnie w górnych partiach kory przedruchowej oraz w mniejszym stopniu w korze ruchowej, a także w tylnej części bruzdy skroniowej górnej po stronie prawej.

Kontrast odwrotny był pusty, tzn. nie wykazał żadnej istotnej różnicy między gestami intranzytywnymi a tranzytywnymi.

Realizacja gestów tranzytywnych i intranzytywnych ręką prawą

Żaden z kontrastów nie wykazał jakiegokolwiek istotnej różnicy między badanymi kategoriami gestów (w którymkolwiek z kierunków).

Dyskusja wyników Eksperymentu 2

Zaobserwowane wyniki, tj. wzory wzrastającej aktywności u podłoża planowania obu kategorii gestów dla ręki prawej, są również zgodne z hipotezą, że w tych czynnościach pośredniczą wspólne sieci ciemieniowo-czołowe (Kroliczak i Frey, 2009). Jednak w przeciwieństwie do przywołanej we Wstępie literatury neuroobrazowej (zwłaszcza fMRI, gdzie badano niemal wyłącznie praworęcznych), sieci te były aktywowane bardziej obustronnie, czy nawet z lekką przewagą prawej półkuli mózgu, także wówczas kiedy kontrolowano samo przetwarzanie bodźca językowego (tj. po odjęciu aktywacji towarzyszącej przetwarzaniu wzrokowej wskazówki słownej). Podobnie jak we wcześniejszym badaniu osób praworęcznych (Kroliczak i Frey, 2009), hipotetyczna różnica w obszarach przedruchowych na korzyść gestów użycia narzędzi ujawniła się głównie w jej partiach lewostronnych grzbietowych, a nie w korze przedruchowej brzusznej (por. Friedman *et al.*, 2006). Ponadto, silniejsze zaangażowanie lewej półkuli, tutaj zaledwie jej grzbietowych obszarów czołowych, w kontrolę gestów tranzytywnych po części zdaje się odzwierciedlać wzory zaburzeń zaobserwowanych w apraksji (np. Roy *et al.*, 1991; Stamenova, Roy i Black, 2010), lecz nadal jest spójne z hipotezą większych wymagań, jakie nakładają na te obszary gesty tranzytywne. To powiedziawszy, należy od razu zauważyć, że urazy w lewej korze przedruchowej grzbietowej są również dość częste w apraksji (Haaland, Harrington i Knight, 2000), a obszar ten wraz z bruzdą śródciemieniową zdaje się odgrywać nie tylko istotną rolę w selekcji działań (Schluter, Krams, Rushworth *et al.*, 2001), ale także tworzeniu asocjacji między bodźcem a reakcją (Grafton, Fagg i Arbib, 1998; Picard i Strick, 2001).

Biorąc jednak pod uwagę ogólny wzór aktywacji mózgu, nadal nie jest tak oczywiste, dlaczego nawet u osób leworęcznych urazy lewopółkulowe miałyby selektywnie zakłócać kontrolę gestów użycia narzędzi, pozostawiając bez szwanku kontrolę gestów intranzytywnych (por. Rapcsak, Ochipa, Beeson *et al.*, 1993). Co więcej, ponieważ oba rodzaje gestów zdają się być w tym przypadku bardziej obustronnie reprezentowane, nie jest również oczywiste, dlaczego tylko realizacja gestów intranzytywnych miałaby być bardziej narażona na urazy prawej półkuli (np. Heath, Roy, Black *et al.*, 2001; Heath, Roy, Westwood *et al.*, 2001; Cubelli *et al.*, 2000; Buxbaum, Kyle, Grossman *et al.*, 2007; por. Stamenova, Roy i Black, 2010), nawet wówczas gdyby pacjent był od

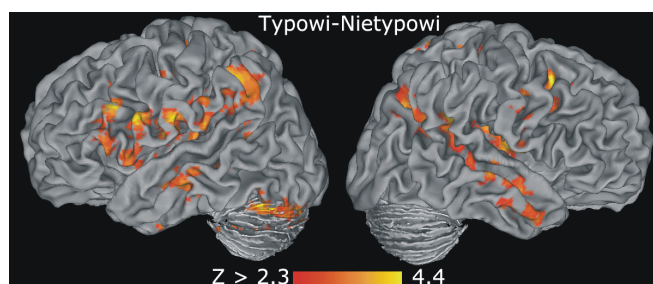
dziecka osobą leworęczną. Pomijając jednak subtelne różnice między obydwoma kategoriami testowanych tu czynności manualnych wyższego rzędu, wyniki te są zgodne z ustaleniami Vingerhoetsa i współpracowników na podstawie badań fMRI (Vingerhoets *et al.*, 2012) oraz raportem Goldenberga na bazie testów neuropsychologicznych (Goldenberg, 2013). Obie te prace sugerują bowiem wyraźnie, że osoby leworęczne cechuje mniejsza lateralizacja kontroli gestów (i jak pokazuje Goldenberg, 2013, również kontroli języka). Zasadnicza różnica polega jednak na tym, że niniejsza praca sugeruje, że efekt ten dotyczy głównie kontroli ręki prawej (tu: niedominującej).

Porównania strukturalne u osób o typowej i nietypowej lateralizacji funkcji ***Czy lateralizacja funkcjonalna jest powiązana z asymetriami strukturalnymi?***

Omówione powyżej wyniki analiz grupowych dotyczą osób leworęcznych, u których wcześniej (w pracy Króliczaka i współpracowników, 2011) wyznaczono indeksy lateralizacji (*laterality index*, LI) aktywności towarzyszącej kontroli gestów, języka oraz zbadano zależności pomiędzy nimi. Zrobiono to jednak tylko w dwóch obszarach zainteresowania (ROI), po jednym dla każdej z funkcji. Szczegółowa analiza tych indeksów jest jednak bardzo pomocna i sugeruje, że próbkę tę można podzielić na dwie grupy, tj. posiadające typową i nietypową lateralizację którejś z rozważanych tam funkcji. W zależności od tego, czy podstawowym kryterium podziału będą indeksy lateralizacji dla planowania gestów, czy też mniej nas tu interesującego języka (a dokładniej biegłości werbalnej), grupy te będą odpowiednio: niemal równoliczne lub dość nierówne. Zaczniemy od tych drugich. Osób z nietypową lateralizacją języka można się doliczyć cztery (4) lub pięć (5) na piętnaście (15), w zależności od obranego kryterium, natomiast osób z nietypową lateralizacją gestów jest aż siedem (7). Za ostateczne kryterium podziału w niniejszej pracy uznano indeks lateralizacji poniżej 50 dla badanej funkcji (tu: lateralizacji praktyki), kiedy to daną osobę klasyfikuje się jako nieposiadającą dominacji którejś z półkul (por. pracę Króliczak, Piper i Frey, 2011, w której kryterium jest nieco bardziej konserwatywne (od +33 do -33), przynajmniej w klasyfikowaniu obustronnej kontroli, oraz Van der Haegen, Cai, Seurinck *et al.*, 2011, gdzie kryterium jest nieco bardziej liberalne, tzn. za posiadających obustronną kontrolę funkcji uznaje się już uczestników w przedziale LI od +60 do -60, a za indeks dominacji prawej półkuli uznaje się $LI \leq 60$). Należy od razu dodać, że sposób obliczania indeksów lateralizacji był w tych pracach nieco inny.

W dwukierunkowej analizie wariancji (*ANOVA*) z powtarzanymi pomiarami skonstrastowane zostały następujące czynniki: lateralizacja funkcji (typowa, nietypowa) oraz testowana ręka (lewa, prawa), którą uczestnicy wykorzystywali w trakcie planowania gestu, przy czym lateralizacja funkcji była czynnikiem międzyobiektywnym (*between-subjects*), a ręka wewnątrzobiektywnym (*within-subjects*). Choć analizowane grupy były

relatywnie małe, efekt główny lateralizacji funkcji był istotny. Bezpośrednie kontrasty *post hoc* (różnicujące grupy z odmienną lateralizacją funkcji w obu kierunkach, tj. typowa vs. nietypowa i odwrotnie), wykazały, że jedynie grupa, którą charakteryzował typowy wzór aktywności mózgu angażowała istotnie mocniej szereg obszarów w lewej oraz, co ciekawsze, także w prawej półkuli mózgu. (Grupa, którą charakteryzuje nietypowa lateralizacja funkcji, nie aktywowała bardziej żadnego rejonu w całym mózgu.) Wśród struktur bardziej angażowanych przez grupę o typowej lateralizacji, w lewej półkuli znalazła się większość obszarów, o których wiemy, że przyczyniają się do kontroli języka, a w kontekście zadań z gestami wykazują niekiedy równie podobne zaangażowanie (choć efekt będzie zależał m.in. od użytego warunku kontrolnego) i podobną, istotnie skorelowaną lateralizację modulacji sygnału w trakcie ich realizacji (Vingerhoets *et al.*, 2013). Są wśród nich m.in. tylna część dolnego zakrętu czołowego (obejmująca obszar Broki), dolna część zakrętu przedcentralnego (obejmująca brzuszną korę przedczołową), zarówno przednie i tylne podpodziały kory wyspy, wieczko ciemieniowe, głównie tylna część zakrętu nadbrzeżnego oraz środkowy zakręt skroniowy w swym środkowo-przednim podpodziale (*anterior to mid division*, amMTG). Natomiast w prawej półkuli różnice między grupą typową a nietypową były najbardziej uderzające w okolicach i wzdłuż niemal całej górnej bruzdy skroniowej, jedynie w tylnej części kory wyspy, tylnodolnej części zakrętu kątownego (*angular gyrus*, AG) oraz na styku ogonowej części środkowego zakrętu czołowego i bruzdy przedcentralnej. Wreszcie, dość rozległe klastry aktywacji odnotowano także w mózdzku (głównie jego górno-bocznej części) po stronie lewej oraz środkowo-bocznej części po stronie prawej. Uzyskane w tym porównaniu efekty zostały przedstawione na rycinie 4. Ta sama ANOVA wykazała, że efekt główny ręki był nieistotny (choć był on istotny w kontraście *a priori*), podobnie też, jak nie było istotnej interakcji.



Ryc. 4. Porównanie aktywności mózgu podczas planowania gestów (niezależnie od ręki) u osób wykazujących typową oraz nietypową lateralizację funkcji. Wykorzystana w tym celu ANOVA wykazała jedynie istotny efekt główny lateralizacji funkcji, taki, że osoby typowe o wiele bardziej i obustronnie angażowały szereg różnych obszarów w swych mózgach

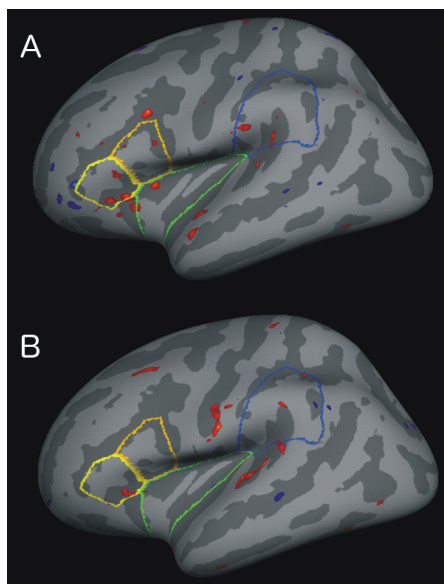
Dyskusja konsekwencji/przyczyn posiadania typowej i nietypowej lateralizacji funkcji

Intuicyjnie rzecz ujmując, można by oczekiwać, że posiadanie nietypowej lateralizacji funkcji będzie się wiązać głównie z istotnie większym zaangażowaniem, przynajmniej niektórych, przeciwstronnych rejonów czy struktur mózgu (Rocca, Falini, Comi *et al.*, 2008; por. Vingerhoets *et al.*, 2012). Oczywiście na poziomie konkretnej osoby do pewnego stopnia tak jest (tzn. półkula prawa musi odgrywać u niej nieco większą rolę), w przeciwnym wypadku nie byłoby mowy o nietypowej lateralizacji. Nasza analiza wykazała jednak, że to, co głównie różni grupę nietypową od typowej, to nie tylko brak zdecydowanie większego zaangażowania wybranych obszarów w półkuli zazwyczaj uznawanej za niedominującą dla gestów (i/lub języka), np. zakrętu nadbrzeżnego w prawej półkuli, ale brak istotnie większego – w porównaniu do osób typowych – wzrostu sygnału w jakimkolwiek obszarze mózgu. Innymi słowy, to osoby posiadające typową lateralizację funkcji istotnie bardziej i selektywnie wykorzystują szereg obszarów korowych (a także podkorowych), które mogą przyczyniać się do kontroli danej funkcji. Należy też dodać, że na pewno nie idzie tu jedynie o tzw. aktywację (tj. wzrost sygnału powyżej aktywności spoczynkowej, który mógłby być mniejszy u osób nietypowych). Powód jest prosty: nie wszystkie obszary, w których dochodziło do silniejszych modulacji sygnału w grupie typowej (w porównaniu z nietypową) były w rzeczywistości istotnie silniej zaangażowane w interesującym nas tu zadaniu, tj. powyżej aktywności bazowej/spoczynkowej. Nie było tak nawet podczas kontroli ręki niedominującej, prawej, której przecież towarzyszyły znacznie większe i obustronne wzrosty sygnału.

Jakie będą tego konsekwencje? Alternatywnie, jakie mogą być tego przyczyny? Pomimo posiadania małej próbki osób, na potrzeby rozważań z niniejszej pracy dokonano również wstępnych, porównawczych analiz wolumetrycznych w celu ustalenia, czy te dwie konkretne grupy różnicuje asymetria jakichś struktur mózgu. Próba uogólnień tych ustaleń na populację wymagałaby nie tylko nieco większej próbki osób badanych, ale też znacznie większej liczby bardzo czasochłonnych ilości powtórzeń tych analiz, gdyż różnice anatomiczne między półkulami są raczej subtelne i/lub trudne do wykrycia w populacji z uwagi na znaczące różnice indywidualne. Niemniej może to być bardzo wartościowy punkt wyjścia dla dalszych analiz.

W porównaniu z uczestnikami badania posiadającymi typową organizację planowania gestów i których mózgi charakteryzują liczne asymetrie w interesujących nas obszarach czy strukturach, osoby z nietypową reprezentacją tej funkcji wykazały znacznie mniejszy poziom lewostronnej asymetrii (jak choćby mniejszą liczbę klastrów) w dolnym zakręcie czołowym, głównie w okolicach *pars triangularis* oraz *pars opercularis*. Co więcej, w grupie tej zauważalny jest brak różnicy między powierzchnią lewej i prawej półkuli w korze wyspy. Ponadto, chociaż obydwie grupy posiadają asymetrie w obrębie zakrętu

nadbrzeżnego, ich wielkość i umiejscowienie jest inne. Tymczasem to, co zdaje się wyróżniać osoby z nietypową reprezentacją funkcji, to duży klaster lewostronnej asymetrii w dolnej części zakrętu zaśrodkowego. Wyniki te zostały przedstawione na rysunku 5.



Ryc. 5. Różnice strukturalne między lewą a prawą półkulą u osób badanych. (A) Wyniki porównania między powierzchnią lewej i prawej półkuli u osób z typową lateralizacją gestów. (B) Różnice między powierzchnią lewej i prawej półkuli u osób z nietypową reprezentacją prakcji. Wyniki analiz przedstawione są na symetrycznym atlasie FSaverage (Greve *et al.*, 2013). Czerwone klastry oznaczają miejsca, w których lewa półkula ma większą powierzchnię niż prawa. Niebieskie klastry wskazują punkty prawej półkuli o większej powierzchni niż ich odpowiedniki w lewej. Żółta obwódka wyznacza *pars triangularis*, pomarańczowa *pars opercularis*, zielona wyspę, niebieska zakręt nadbrzeżny. Te struktury anatomiczne zostały wyznaczone zgodnie z atlasem Desikana i współpracowników (Desikan, Segonne, Fischl *et al.*, 2006)

Bardziej obustronne angażowanie mózgu oraz brak asymetrii anatomicznych w okolicach kojarzonych głównie z funkcjami językowymi (tj. *pars triangularis*, *pars opercularis*, kora wyspy) u osób z nietypową organizacją funkcji może wskazywać na rzadsze i/lub inne wykorzystywanie tych obszarów w trakcie wykonywania niektórych zadań, choćby interesującego nas tu planowania gestów. Interpretację tę wspiera obserwacja, że struktura zakrętu nadbrzeżnego (obszaru często łączonego z kontrolą gestów, Króliczak i Frey, 2009) była także różna u badanych grup. Biorąc pod uwagę, że doświadczenie może istotnie zmieniać strukturę mózgu (np. Draganski, Gaser, Busch *et al.*, 2004), wszystko zdaje się wskazywać na to, że osoby z nietypową lateralizacją gestów stosują inną strategię rozwiązywania zadań związanych z prakcją. To natomiast może

przyczyniać się do mniejszej lewostronnej asymetrii w obszarach powiązanych z językiem. Różnica ta zdaje się być kompensowana przez większą lewostronną asymetrię w obszarze zakrętu zaśrodkowego.

Na koniec tych rozważań warto podkreślić, że większość asymetrii anatomicznych zaobserwowanych u osób charakteryzujących się typowym rozkładem badanych przez nas funkcji znajdowała się w okolicach lub w samej korze wyspy. Jest to struktura mózgu, o której dopiero od kilku lat sądzi się, że może mieć jakiś związek z lateralizacją języka (Keller *et al.*, 2011; Greve *et al.*, 2013). Prace już przeprowadzone w naszym laboratorium nie tylko wspierają tę tezę, ale również rozciągają ją na lateralizację kontroli gestów (Biduła i Króliczak, 2012). Wykazują bowiem, że asymetrie kory wyspy pozwalają przewidywać zarówno kierunek lateralizacji języka, jak i kontroli gestów (a przynajmniej ich planowania), a ponadto nasze badania wstępnie sugerują, które podpodziały kory wyspy mogą być najbardziej doniosłe w przewidywaniu siły tej lateralizacji (Biduła i Króliczak, 2013).

Dyskusja ogólna

W zgodzie z wcześniejszymi ustaleniami pierwszego autora i jego współpracowników (Króliczak i Frey, 2009; Króliczak, Piper i Frey, 2011; Króliczak, 2013) niniejszy raport dostarcza dalszego wsparcia dla idei, że u podłoża gestów tranzytywnych i intranzytywnych leży wspólna sieć reprezentująca praksję (*praxis representation network*, PRN). Między innymi dlatego w tytule nie znalazło się rozróżnienie na te dwa rodzaje gestów. Podobnie jak w badaniu Króliczaka i Freya (2009), jedyne istotne i wspólne dla obu rąk różnice (jakie zaobserwowano w omówionych tu dwóch osobnych eksperymentach) w kwestii domniemanej odmiennej reprezentacji tych gestów to zaledwie większe, obustronne zaangażowanie grzbietowych strumieni ciemieniowo-czołowych w kontrolę symulowanego użycia narzędzi (tj. gestów tranzytywnych). Oczywiście, nowością tego raportu jest to, że wspiera tezę wspólnej sieci reprezentacyjnej dla praksji wynikami pochodzącymi z analizy grupowej przeprowadzonej na próbce osób silnie leworęcznych, a nie bazuje zaledwie na wydobyciu różnic w sile sygnału fMRI zaobserwowanego jedynie w wybranym obszarze zainteresowania (o co mogli z łatwością uzupełnić swój artykuł Króliczak, Piper i Frey, 2011). Ważne zatem, by podkreślić raz jeszcze, że z poziomu analizy całego mózgu w dość jednorodnej grupie osób leworęcznych* wynika jasno, że również dla osób mających odmienną preferencję ręki (i przynajmniej potencjalnie nieco inaczej reprezentowane funkcje w mózgu) gesty tranzytywne – jako rzadziej wykorzystywane, a tym samym rzadko oglądane w życiu oraz mające bardziej złożone kinematyki ruchu – zdają się być zarówno trudniejsze do wydobycia z pamięci i za-

* Przynajmniej tak sugerowały raporty dotyczące ich ręczności oraz dane behawioralne

planowania (por. ryc. 3C), jak i do faktycznej realizacji (por. ryc. 2C). Różnice te muszą być jednak bardzo subtelne, bo choć zdrowi uczestnicy rzeczywiście mogą mieć większe problemy z realizacją gestów użycia narzędzi (w porównaniu ze skonwencjonalizowanymi gestami „znaczeniowymi”, tj. intranzytywnymi), efekt ten widać jedynie wówczas, gdy zadanie jest realizowane pod presją czasu (por. Carmo i Rumiati, 2009).

Uzyskane tu wyniki są również zgodne z obserwacjami, że pacjenci neurologiczni często wykazują znacząco większe upośledzenie w trakcie realizacji gestów tranzytywnych (np. Goodglass i Kaplan, 1963; Rapcsak *et al.*, 1993; Stamenova, Roy i Black, 2010). Jednak w odróżnieniu od wcześniejszych modeli proponowanych dla neuronalnego podłoża praktyki (Roy *et al.*, 1991; Rothi, Ochipa i Heilman, 1991; Heilman i Rothi, 1997; Cubelli *et al.*, 2000; Buxbaum, 2001; Mozaz, Rothi, Anderson *et al.*, 2002; Leiguarda, 2005; Stamenova, Roy i Black, 2010), badanie to nie wykazało żadnego obszaru, choćby znajdującego się poza siecią reprezentującą praktykę, który byłby bardziej zaangażowany w przetwarzanie i kontrolę gestów intranzytywnych (por. Króliczak, 2013). Wobec tego, przynajmniej jeśli idzie o reprezentację gestów intranzytywnych pośredniczące w ich planowaniu na podstawie instrukcji słownej (w odróżnieniu od ich przetwarzania wzrokowego oraz imitacji, Króliczak, 2013), jedyną dopuszczalną w tej pracy konkluzją jest następujące stwierdzenie. Z uwagi na to, iż są to gesty dość powszechnie stosowane w życiu codziennym, ich neuronalne podłoże może być: (1) bardziej wyrafinowane, tj. zawierać się w innych, znacząco większych sieciach, (2) wielce zautomatyzowane, tj. pośredniczyć w nich będą silnie ze sobą powiązane pętle obliczeń, i dlatego (3) można je stosunkowo łatwo aktywować, a przez to (4) siła towarzyszącego im sygnału fMRI, przynajmniej w niektórych obszarach mózgu, może być istotnie mniejsza. To wszystko może natomiast sprawiać, że łatwiej będzie podtrzymać ich sprawną realizację i/lub jakoś ją zrekompensować w przypadku uszkodzenia mózgu. Zatem niniejsze dane również mogą pomóc wyjaśnić, dlaczego pacjenci często nie wykazują prawie żadnych upośledzeń w trakcie realizacji gestów intranzytywnych albo ich problemy z tymi kategoriami gestów są znacząco mniejsze (np. Foundas *et al.*, 1999; Haaland, Harrington i Knight, 2000).

Efekty niezależne i zależne od ręki

Podobnie jak we wcześniejszym badaniu wykorzystującym ten sam paradygmat testowania u osób praworęcznych (Kroliczak i Frey, 2009), planowanie obu kategorii gestów, niezależnie od wykorzystywanej ręki, prowadziło do wzrostu sygnału w silnie zachodzących na siebie lewostronnych obszarach mózgu: dolnym płaciku ciemieniowym (głównie w SMG, tj. zakręcie nadbrzeżnym, przy czym sygnał ten rozciągał się także do aIPS, czyli przedniej części bruzdy śródcieniowej) oraz w górno-bocznych rejonach przedśrodkowych (głównie w PMd, czyli grzbietowej korze przedruchowej). Było tak

również wtedy, gdy brano pod uwagę (tj. odejmowano od tego sygnału) aktywność bezpośrednio związaną z przetwarzaniem wskazówki słownej. Warto zarazem odnotować, że po tym zabiegu – tj. uwzględnieniu przetwarzania językowego towarzyszącego planowaniu gestów – z gry wypadł inny kluczowy obszar, tj. cMTG, czyli ogonowa część środkowego zakrętu skroniowego. Jak się zatem okazuje, podczas planowania gestów intranzytywnych dla ręki lewej zmiany aktywności w tym obszarze pokrywały się w dużej mierze z zadaniami czysto językowymi.

Patrząc na wyniki analiz grupowych dla obu rąk, nie widać też żadnego wsparcia dla hipotezy, że gesty intranzytywne są bardziej obustronnie reprezentowane w mózgu w porównaniu z gestami tranzytywnymi. W przypadku kontroli ręki lewej aktywność kluczowego obszaru ciemieniowego (tj. SMG) była tylko lewostronna, bez względu na rodzaj gestu, natomiast podczas kontroli ręki prawej wzrost sygnału w tym obszarze był wyraźny i znaczący w obu półkulach. Co ważniejsze, rozciągał się on także do zakrętu kąтового, szczególnie w półkuli prawej. Niemniej na poziomie rozważań niezależnym od ręki, jeśli można mówić o jakiejś przewodzie prawej półkuli w tym przetwarzaniu, to widać ją zdecydowanie wyraźniej w obliczeniach leżących u podłoża obu kategorii gestów w środkowych obszarach czołowych.

Zaprezentowane tu wyniki analiz funkcjonalnych są zatem zgodne z poglądem, że na poziomie niezależnym od ręki oba rodzaje tych działań są reprezentowane we wspólnej sieci ciemieniowo-czołowej reprezentującej praksję (Kroliczak i Frey, 2009), z wyraźnym zastrzeżeniem, że dla ręki lewej oraz niezależnie od badanej ręki można mówić, że jest to sieć lewostronna. Lokalizacja tej sieci jest zgodna z wykazanymi wcześniej obszarami wysokiego zachodzenia na siebie uszkodzeń mózgu w apraksji (Haaland, Harrington i Knight, 2000; Buxbaum, Johnson-Frey i Bartlett-Williams, 2005). Te i inne rezultaty wyraźnie sugerują, że uszkodzenia lewostronne nie tylko będą oddziaływać na kontrolę ręki lewej, ale raczej na pewno wpływałyby na kontrolę ręki prawej, gdyby tę można było testować. (Jednak po uszkodzeniach lewostronnych najczęściej pozostaje ona w stanie niedowładu lub jest w ogóle sparaliżowana). Tymczasem uszkodzenia prawostronne z dużo większym prawdopodobieństwem będą wpływać jedynie na kontrolę ręki prawej – przynajmniej to zdają się sugerować niniejsze dane fMRI. Zważywszy na to, że homotopowe (tj. odpowiadające im, ale przeciwstronne w stosunku do struktur zazwyczaj wiązanych z praksją) wzrosty sygnału w wielu obszarach prawej półkuli można – dość paradoksalnie – wiązać również z przetwarzaniem językowym (patrz także Kroliczak i Frey, 2009), wpływ urazów prawostronnych mógłby być widoczny głównie podczas pantomimy na podstawie instrukcji słownych, a nie imitacji gestów (por. Króliczak, 2013). Alternatywnie uszkodzenia prawej strony mózgu będą wpływać na kontrolę obu rąk, ale tylko wówczas, gdy prowadzą do pomijania półprzestrzennego (*hemispatial neglect*), jak sugeruje jedna z najnowszych prac neuropsychologicznych

(Goldenberg, 2013). Jednakże, jakiegokolwiek problemy z kontrolą rąk obserwowane w tym przypadku nie będą już miały prawie nic wspólnego z apraksją, tj. zaburzeniem ruchowym wyższego rzędu.

Na koniec tych rozważań warto jeszcze zauważyć, że najlepszym bezpośrednim testem dla hipotezy wspólnej *sieci reprezentującej prakcję* byłaby 2×2 ANOVA, uwzględniająca testowaną rękę (lewą, prawą) oraz rodzaj gestu (tranzytywny, intranzytywny), jako czynniki wewnątrzobiektywne. Gdyby się okazało, że tak przeprowadzona analiza nie wykazuje żadnych różnic (nawet zaobserwowanego tu większego zaangażowania obszarów czuciowo-ruchowych i przedruchowych dla gestów tranzytywnych), hipoteza ta zyskałaby jeszcze lepsze wsparcie. Jednocześnie trzeba wyraźnie podkreślić, że takie wyniki byłyby zupełnie bezużyteczne z punktu widzenia badań klinicznych nad gestami, bo w żaden sposób nie mogłyby rzucić nowego światła na interpretację rezultatów badań neurologicznych i neuropsychologicznych zazwyczaj uzyskanych w oparciu o testowanie jedynie ręki lewej. Wyniki te pokazują dość jednoznacznie, że istnieją wyraźne różnice w podłożu neuronalnym tych gestów. Oczywiście, jest także możliwym, że gdyby neuropsychologowie zawsze mogli testować obie ręce i oba rodzaje gestów w tych samych warunkach, mogliby wówczas również dojść do przekonania, że na bardziej abstrakcyjnym poziomie analizy, jakiego wymagałyby klasyczne testy na apraksję (stosowania tylko i wyłącznie wskazówek słownych w celu uzyskania pantomimy gestów, tu: dodatkowo przy użyciu obu rąk), lewa kora ciemieniowa, a być może także kora czołowa, jest angażowana w reprezentowanie szerokiej gamy nabytych zdolności ruchowych wyższego rzędu. Potencjalne rozbieżności w uzyskanych rezultatach mogłyby wówczas być jedynie wynikiem różnic w sile, z jaką dana wskazówka potrafi te obszary aktywować, czy też efektywności, z jaką potrafi dotrzeć do znajdujących się tam odpowiednich śladów pamięciowych.

Czy fMRI ma za niską rozdzielczość, by wykazać różnice między reprezentacjami odmiennych kategorii gestów?

Zawsze jest możliwym, że reprezentacje rozważanych tu gestów są zaimplementowane w osobnych sieciach neuronalnych, szczególnie jeśli idzie o okolice ciemieniowo-czołowe (gdyż w innych obszarach i zadaniach z gestami wykazano istnienie dysocjacji; Króliczak, 2013), jednak rozdzielczość fMRI, w tym wykorzystywane paradygmaty, nie pozwalają na skuteczne ich odróżnienie. Argument ten jednak nie przekonuje, gdyż wówczas mało prawdopodobnym byłoby pojawianie się rozdzielności w wyniku naturalnych uszkodzeń mózgu, a te potrafią być bardzo rozległe. Zazwyczaj są one znacznie większe od najmniejszych istotnych klastrów aktywacji uzyskiwanych w badaniach fMRI. Odpowiedź na postawione tu pytanie można jednak uzyskać, wykorzystując tzw. paradygmat adaptacji sygnału fMRI w wyniku powtórzenia zadania czy też bodźca.

Sądzi się, że w porównaniu z tradycyjnymi metodami fMRI (monitorującymi wzrosty sygnału na nowy bodziec) spadek zaangażowania mózgu towarzyszący tej manipulacji pozwala wnioskować o selektywności (tj. specyficznej wrażliwości) mniejszych populacji neuronów z danego obszaru (por. Grill-Spector, Kushnir, Edelman *et al.*, 1999; Króliczak *et al.*, 2008). Jednakże wstępne wyniki badań fMRI z naszego laboratorium uzyskane z wykorzystaniem paradygmatu adaptacji fMRI zdają się przeczyć i tej tezie, przynajmniej jeśli idzie o rozpoznawanie tych dwóch kategorii gestów. Prace nad tym konkretnym problemem badawczym zostały u nas ostatnio zintensyfikowane oraz pogłębione i już wkrótce można się spodziewać pełnego raportu na te i pokrewne rezultaty.

Kwestia obustronnego zaangażowania mózgu u osób leworęcznych

Można naiwnie wierzyć, że osoby leworęczne są pod względem organizacji większości funkcji w mózgu lustrzanymi odbiciami osób praworęcznych. Choć teoretycznie są możliwe, a w praktyce gdzieś może się pojawiły również i takie przypadki, hipoteza ta nie znajduje wsparcia w nauce ani w kontekście lateralizacji języka (np. Knecht *et al.*, 2000; Szaflarski *et al.*, 2002) ani organizacji gestów (Króliczak, Piper i Frey, 2011; Vingerhoets *et al.*, 2012). Można też, tym razem dość zasadnie, twierdzić, że leworęczni, przynajmniej jako populacja, wykazują bardziej zbalansowaną organizację funkcji w porównaniu z osobami praworęcznymi (Vingerhoets *et al.*, 2012; Goldenberg, 2013). Nieniejsze badanie częściowo wspiera tę właśnie tezę, przy czym ma to miejsce na dwóch różnych poziomach. W pierwszej kolejności należy wspomnieć o kontroli ręki nie-dominującej, prawej, której w trakcie planowania gestów towarzyszy istotnie większa aktywność mózgu, w tym angażowane są obie jego półkule. Siła tego argumentu nieco słabnie, gdy stanie się jasnym, że z dość podobną sytuacją mamy do czynienia także u osób praworęcznych (Króliczak i Frey, 2009). Ważne jednak, że w tym ostatnim przypadku zdecydowanie przeważa efekt ręki (kontroli ręki prawej towarzyszy większe zaangażowanie mózgu), ale już niekoniecznie efekt obu półkul. Z drugiej strony wśród leworęcznych można znaleźć osoby bardziej i mniej typowe pod względem lateralizacji funkcji. Szczególnie te ostatnie zdają się cechować mniejsze asymetrie, zresztą nie tylko funkcjonalne. Innymi słowy, w grupie osób tzw. nietypowych znacznie częściej mamy do czynienia z bardziej symetrycznym rozłożeniem funkcji na obie półkule. Zdaje się też temu towarzyszyć, lub u jego podłoża zdają się leżeć, mniejsze bądź wręcz niemożliwe do wykrycia asymetrie strukturalne. To już są jednak zagadnienia i tematy na zupełnie osobną pracę.

Wnioski końcowe

Ten i wcześniejszy raport (Króliczak i Frey, 2009) zdaje się na pozór przeczyć długotrwałym obserwacjom neurologicznym i neuropsychologicznym wykazującym, że urazy lewej półkuli bardziej dotyczą kontrolę gestów tranzytywnych aniżeli intran-

zytywnych. Na koniec warto więc wskazać na punkty, które mogą pozwolić na dalsze uzgodnienie rozbieżności w wynikach badań neuroobrazowych i klinicznych. Jedną z najbardziej podstawowych różnic jest odmienny poziom analiz. Prace fMRI, jak wiele na to wskazuje, zdają sprawę z relatywnych różnic w aktywności kory mózgowej, tj. istoty szarej. Natomiast prace kliniczne często informują o zaburzeniach zachowania, u podłoża których leżą także uszkodzenia istoty białej (np. różnych szlaków i dróg nerwowych). Ta i wcześniejsza praca (Kroliczak i Frey, 2009) skupiła się na aktywności mózgu podczas planowania gestów, natomiast w pracach z pacjentami monitorowana jest głównie poprawność realizacji zadania ruchowego, a o działaniu mechanizmów związanych z planowaniem tych czynności wnioskuje się jedynie na podstawie czasów reakcji. Wreszcie najważniejsza chyba ogólna różnica w tych dwóch podejściach to częste pomijanie konkretnych przypadków (tj. brak raportów z analiz jednostkowych) i poleganie na wynikach z poziomu całej grupy w badaniach neuroobrazowych, w odróżnieniu od studiów poszczególnych przypadków w badaniach pacjentów. Jednak, kiedy badania kliniczne robione są na większych grupach pacjentów, wówczas okazuje się, że przypadki dysocjacji funkcji nie są wcale tak liczne i kompletne, w niektórych zadaniach i/lub przypadkach (tj. u niektórych pacjentów) się pojawiając, w innych nie (Stamenova, Roy i Black, 2010; Goldenberg, 2013). Zatem jednym z najbardziej interesujących pytań, jakie jeszcze pewnie długo pozostanie bez odpowiedzi, jest kwestia związków i rozkładu funkcji w mózgu w zależności od indywidualnego uposażenia genetycznego oraz doświadczenia.

Podziękowania

Niektóre z opisanych prac były finansowane z grantu NIH/NINDS R01 NS053962 przyznanego Scottowi Freyowi. Część z wykorzystanych tu metod została opanowana, bądź przygotowana, na potrzeby realizacji grantu *Maestro* 2011/02/A/HS6/00174 przyznanego Grzegorzowi Króliczakowi.

Literatura

- Beckmann, C.F., Jenkinson, M., Smith, S.M. (2003). *General multilevel linear modeling for group analysis in FMRI*. *Neuroimage* 20(2), 1052-63.
- Biduła S., Kroliczak G. (2012). *Insular surface asymmetry predicts the lateralization of language and praxis*. 18th Annual Meeting of the Organization for Human Brain Mapping, Beijing, China, Abstract No: 5781.
- Biduła S., Kroliczak G. (2013). *Subdivisions of the insular cortex and the lateralization of language and gestures*. 19th Annual Meeting of the Organization for Human Brain Mapping, Seattle, WA, USA, Abstract No: 2617.
- Binkofski F., Dohle C., Posse S., Stephan K.M., Hefter H., Seitz R.J., Freund H.J. (1998). *Human anterior intraparietal area subserves prehension: a combined lesion and functional MRI activation study*. *Neurology* 50(5), 1253-9.

- Bohlhalter S., Hattori N., Wheaton L., Fridman E., Shamim E.A., Garraux G., Hallett M. (2009). *Gesture subtype-dependent left lateralization of praxis planning: an event-related fMRI study*. Cereb. Cortex 19(6), 1256-62.
- Brinkman J., Kuypers H.G. (1972). *Splitbrain monkeys: cerebral control of ipsilateral and contralateral arm, hand, and finger movements*. Science 176(34), 536-9.
- Buxbaum L.J. (2001). *Ideomotor apraxia: a call to action*. Neurocase 7(6), 445-58.
- Buxbaum L.J., Johnson-Frey S.H., Bartlett-Williams M. (2005). *Deficient internal models for planning hand-object interactions in apraxia*. Neuropsychologia 43(6), 917-29.
- Buxbaum L.J., Kyle K., Grossman M., Coslett H.B. (2007). *Left inferior parietal representations for skilled hand-object interactions: evidence from stroke and corticobasal degeneration*. Cortex 43(3), 411-23.
- Carmo J.C., Rumiat R.I. (2009). *Imitation of transitive and intransitive actions in healthy individuals*. Brain Cogn. 69(3), 460-4.
- Chao L.L., Martin A. (2000). *Representation of manipulable man-made objects in the dorsal stream*. Neuroimage 12(4), 478-84.
- 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), 311-7.
- Clark M.A., Merians A.S., Kothari A., Poizner H., Macauley B., Gonzalez Rothi L.J., Heilman K.M. (1994). *Spatial planning deficits in limb apraxia*. Brain 117, 1093-106.
- Cubelli R., Marchetti C., Boscolo G., Della Sala S. (2000). *Cognition in action: testing a model of limb apraxia*. Brain Cogn. 44(2), 144-65.
- Culham J.C., Danckert S.L., DeSouza J.F., Gati J.S., Menon R.S., Goodale M.A. (2003). *Visually guided grasping produces fMRI activation in dorsal but not ventral stream brain areas*. Exp. Brain Res. 153(2), 180-9.
- Damasio H. (2005). *Human Brain Anatomy in Computerized Images* (2nd ed.). Oxford ; New York: Oxford University Press.
- De Renzi E., Faglioni P., Sorgato P. (1982). *Modality-specific and supramodal mechanisms of apraxia*. Brain 105(Pt 2), 301-12.
- Desikan R.S., Segonne F., Fischl B., Quinn B.T., Dickerson B.C., Blacker D., Buckner R.L., Dale A.M., Maguire R.P., Hyman B.T., Albert M.S., Killiany R.J. (2006). *An automated labeling system for subdividing the human cerebral cortex on MRI scans into gyral based regions of interest*. Neuroimage 31(3), 968-80.
- Draganski B., Gaser C., Busch V., Schuierer G., Bogdahn U., May, A. (2004). *Neuroplasticity: changes in grey matter induced by training*. Nature 427(6972), 311-2.
- Dronkers N.F. (1996). *A new brain region for coordinating speech articulation*. Nature 384 (6605), 159-61.
- Duffy R.J., Liles B.Z. (1979). *A translation of Finkelnburg's (1870) lecture on aphasia as "asym-bolia" with commentary*. The Journal of speech and hearing disorders 44(2), 156-68.
- Dumont C., Ska B., Schiavetto A. (1999). *Selective impairment of transitive gestures: An unusual case of apraxia*. Neurocase 5, 447-58.
- Eysenck M.W., Keane M.T. (2010). *Cognitive Psychology: A Student's Handbook, 6th Edition*. New York, NY, US: Psychology Press, US.
- Foundas A.L., Macauley B.L., Raymer A.M., Maher L.M., Rothi L.J., Heilman K.M. (1999). *Ideomotor apraxia in Alzheimer disease and left hemisphere stroke: limb transitive and intransitive movements*. Neuropsychiatry, neuropsychology, and behavioral neurology, 12(3), 161-6.

- Freund H.J., Hummelsheim H. (1985). *Lesions of premotor cortex in man*. Brain, 108, 697-733.
- Frey S.H. (2007). *What puts the how in where? Tool use and the divided visual streams hypothesis*. Cortex 43(3), 368-75.
- Frey S.H. (2008). *Tool use, communicative gesture and cerebral asymmetries in the modern human brain*. Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 363(1499), 1951-7.
- Frey S.H., Funnell M.G., Gerry V.E., Gazzaniga M.S. (2005). *A dissociation between the representation of tool-use skills and hand dominance: insights from left- and right-handed callosotomy patients*. J. Cogn. Neurosci. 17(2), 262-72.
- Fridman E.A., Immisch I., Hanakawa T., Bohlhalter S., Waldvogel D., Kansaku, K., Wheaton L., Wu T., Hallett M. (2006). *The role of the dorsal stream for gesture production*. Neuroimage 29(2), 417-28.
- Goldenberg G. (2003). *Apraxia and beyond: life and work of Hugo Liepmann*. Cortex 39(3), 509-24.
- Goldenberg G. (2013). *Apraxia in left-handers*. Brain, 136(Pt 8), 2592-601.
- Goldenberg G., Hentze S., Hermsdorfer J. (2004). *The effect of tactile feedback on pantomime of tool use in apraxia*. Neurology 63(10), 1863-7.
- Goldenberg G., Hermsdorfer J., Glindemann R., Rorden C., Karnath H.O. (2007). *Pantomime of tool use depends on integrity of left inferior frontal cortex*. Cereb. Cortex 17(12), 2769-76.
- Gonzalez Rothi L.J., Heilman K.M. (1997). Introduction to limb apraxia. [w:] L.J.G. Rothi, Heilman K.M. (Eds.), *Apraxia: The Neuropsychology of Action*. East Sussex U.K.: Psychology Press.
- Goodale M.A., Kroliczak G., Westwood D.A. (2005). *Dual routes to action: contributions of the dorsal and ventral streams to adaptive behavior*. Prog. Brain Res. 149, 269-83.
- Goodale M.A., Milner A.D., Jakobson L.S., Carey D.P. (1991). *A neurological dissociation between perceiving objects and grasping them*. Nature 349(6305), 154-6.
- Goodglass H., Kaplan E. (1963). *Disturbance of Gesture and Pantomime in Aphasia*. Brain, 86, 703-20.
- Grafton S.T., Fagg A.H., Arbib M.A. (1998). *Dorsal premotor cortex and conditional movement selection: A PET functional mapping study*. J. Neurophysiol. 79(2), 1092-7.
- Greve D.N., Van der Haegen L., Cai Q., Stufflebeam S., Sabuncu M.R., Fischl B., Brysbaert M. (2013). *A Surface-based Analysis of Language Lateralization and Cortical Asymmetry*. J. Cogn. Neurosci. 25(9), 1477-92.
- Grill-Spector K., Kushnir T., Edelman S., Avidan G., Itzhak Y., Malach R. (1999). *Differential processing of objects under various viewing conditions in the human lateral occipital complex*. Neuron. 24(1), 187-203.
- Gut M., Urbanik A., Forsberg L., Binder M., Rymarczyk K., Sobiecka B., Kozub J., Grabowska, A. (2007). *Brain correlates of right-handedness*. Acta Neurobiol. Exp. (Wars), 67(1), 43-51.
- 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, 2306-13.
- Heath M., Roy E.A., Black S.E. Westwood D.A. (2001). *Intransitive limb gestures and apraxia following unilateral stroke*. Journal of clinical and experimental neuropsychology 23(5), 628-42.

- Heath M., Roy E.A., Westwood D., Black S.E. (2001). *Patterns of apraxia associated with the production of intransitive limb gestures following left and right hemisphere stroke*. Brain Cogn. 46(1-2), 165-9.
- Heilman K.M., Coyle J.M., Gonyea E.F., Geschwind N. (1973). *Apraxia and agraphia in a left-hander*. Brain 96(1), 21-8.
- Heilman K.M., Rothi L.J.G. (1997). *Limb apraxia: A look back*. [W:] L.J.G. Rothi, K.M. Heilman (red.), *Apraxia: The neuropsychology of action* (s. 7-18). Hove, England: Psychology Press/Erlbaum (UK) Taylor Francis.
- Hermesdorfer J., Terlinden G., Muhlau M., Goldenberg G., Wohlschlager A.M. (2007). *Neural representations of pantomimed and actual tool use: evidence from an event-related fMRI study*. Neuroimage 36 Suppl 2, T109-18.
- Jenkinson M., Bannister P., Brady M., Smith S. (2002). *Improved optimization for the robust and accurate linear registration and motion correction of brain images*. Neuroimage 17(2), 825-41.
- Jenkinson M., Smith S. (2001). *A global optimisation method for robust affine registration of brain images*. Med. Image Anal. 5(2), 143-56.
- Johnson-Frey S.H. (2004). *The neural bases of complex tool use in humans*. Trends Cogn. Sci. 8(2), 71-8.
- 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), 681-95.
- Keller S.S., Roberts N., Garcia-Finana M., Mohammadi S., Ringelstein E.B., Knecht S., Deppe M. (2011). *Can the language-dominant hemisphere be predicted by brain anatomy?* J. Cogn. Neurosci. 23(8), 2013-29.
- Kimura D. (1983). *Speech representation in an unbiased sample of left-handers*. Human neurobiology 2(3), 147-54.
- Kimura D., Archibald Y. (1974). *Motor functions of the left hemisphere*. Brain 97(2), 337-50.
- Knecht S., Dräger B., Deppe M., Bobe L., Lohmann H., Floel A., Ringelstein E.B., Henningsen H. (2000). *Handedness and hemispheric language dominance in healthy humans*. Brain 123, 2512-8.
- Króliczak G. (2006). *Ograniczone pole widzenia a rozpoznawanie nowych przedmiotów. Wpływ aktywnej eksploracji oraz pasywnej obserwacji*. [W:] W. Dziarnowska A. Klawiter (red.), *Studia z Kognitywistyki i Filozofii Umysłu. Mózg i jego umysł* (s. 37-47). Poznań: Zysk i S-ka.
- Króliczak G. (2010). *Reprezentacja praktyki u osób prawo- i leworęcznych*. [W:] P. Francuz (Ed.), *Na ścieżkach neuronauki* (str. 173-89). Lublin: Wydawnictwo KUL.
- Króliczak G. (2013). *Representations of Transitive and Intransitive Gestures: Perception and Imitation*. Journal of Neuroscience and Neuroengineering 2(3), 195-210.
- Króliczak G., Biduła S. (2012). *Lateralizacja języka i gestów: metody badań, zależności oraz uwarunkowania anatomiczne*. Studia z Kognitywistyki i Filozofii Umysłu 6(1), 27-47.
- Króliczak G., Cavina Pratesi C., Large M.E. (2012). *Object perception versus target-directed manual actions*. [W:] M. Fafrowicz, T. Marek et al. (Eds.), *Neuroadaptive Systems: Theory and Applications* (str. 69-95): CRC Press/Taylor Francis, Ltd.
- Króliczak G., Cavina-Pratesi C., Goodman D.A., Culham J.C. (2007). *What does the brain do when you fake it?* J. Neurophysiol. 97(3), 2410-22.
- Króliczak 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), 2396-410.

- Kroliczak G., Heard P., Goodale M.A., Gregory R.L. (2006). *Dissociation of perception and action unmasked by the hollow-face illusion*. Brain Res. 1080(1), 9-16.
- Kroliczak G., McAdam T.D., Quinlan D.J., Culham J.C. (2008). *The human dorsal stream adapts to real actions and 3D shape processing: a functional magnetic resonance imaging study*. J. Neurophysiol. 100(5), 2627-39.
- Kroliczak G., Piper B.J., Frey S.H. (2011). *Atypical lateralization of language predicts cerebral asymmetries in parietal gesture representations*. Neuropsychologia 49(7), 1698-702.
- Kroliczak G., Westwood D.A., Goodale M.A. (2006). *Differential effects of advance semantic cues on grasping, naming, and manual estimation*. Exp. Brain Res. 175(1), 139-52.
- Kurth F., Zilles K., Fox P.T., Laird A.R., Eickhoff S.B. (2010). *A link between the systems: functional differentiation and integration within the human insula revealed by meta-analysis*. Brain Struct. Funct. 214(5-6), 519-34.
- Lausberg H., Gottert R., Munssinger U., Boegner, F., Marx P. (1999). *Callosal disconnection syndrome in a left-handed patient due to infarction of the total length of the corpus callosum*. Neuropsychologia 37(3), 253-65.
- Leiguarda R. (2005). Apraxias as traditionally defined. [W:] H.-J. Freund, M. Jeannerod et al. (Eds.), *Higher-Order Motor Disorders: From Neuroanatomy and Neurobiology to Clinical Neurology* (str. 303 - 38). Oxford: Oxford University Press.
- Liepmann H. (1900). *Das Krankheitsbild der Apraxie (Motorischen/Asymbolie)*. Monatschrift für Psychiatrie und Neurologie 8, 15-44, 102-32, 82-97.
- Liepmann H. (1920). *Apraxia*. Ergebn. Ges. Med. 1, 516-43.
- Mahon B.Z., Milleville S.C., Negri G.A., Rumiat R.I., Caramazza A., Martin A. (2007). *Action-related properties shape object representations in the ventral stream*. Neuron. 55(3), 507-20.
- Margolin D.I. (1980). *Right hemisphere dominance for praxis and left hemisphere dominance for speech in a left-hander*. Neuropsychologia 18(6), 715-9.
- Martin A., Wiggs C.L., Ungerleider L.G., Haxby J.V. (1996). *Neural correlates of category-specific knowledge*. Nature 379(6566), 649-52.
- Meador K.J., Loring D.W., Lee K., Hughes M., Lee G., Nichols M., Heilman K.M. (1999). *Cerebral lateralization: relationship of language and ideomotor praxis*. Neurology 53(9), 2028-31.
- Milner A.D., Goodale M.A. (1995). *The Visual Brain in Action*. Oxford, England: Oxford University Press.
- Milner A.D., Goodale M.A. (2006). *The Visual Brain in Action. Second Edition*. Oxford: Oxford University Press.
- Moll J., de Oliveira-Souza R., Passman L.J., Cunha F.C., Souza-Lima F., Andreiulo P.A. (2000). *Functional MRI correlates of real and imagined tool-use pantomimes*. Neurology 54(6), 1331-6.
- Morlass J. (1928). *Contribution à l'Etude de l'Apraxie*. Paris: Amédee, Legrand.
- Mozaz M., Rothi L.J., Anderson J.M. et al. (2002). *Postural knowledge of transitive pantomimes and intransitive gestures*. J. Int. Neuropsychol. Soc. 8(7), 958-62.
- Ochipa C., Rothi L.J., Heilman K.M. (1989). *Ideational apraxia: a deficit in tool selection and use*. Ann. Neurol. 25(2), 190-3.
- Oldfield R.C. (1971). *The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory*. Neuropsychologia 9, 97-113.
- Pazzaglia M., Smania N., Corato E., Aglioti S.M. (2008). *Neural underpinnings of gesture discrimination in patients with limb apraxia*. J. Neurosci. 28(12), 3030-41.

- Picard N., Strick, P.L. (2001). *Imaging the premotor areas*. Curr. Opin. Neurobiol. 11(6), 663-72.
- Poeck K., Kerschensteiner M. (1971). *Ideomotor apraxia following right-sided cerebral lesion in a left-handed subject*. Neuropsychologia 9(3), 359-61.
- Poizner H., Clark M.A., Merians A.S., Macauley B., Gonzalez Rothi L.J., Heilman K.M. (1995). *Joint coordination deficits in limb apraxia*. Brain 118, 227-42.
- Rapcsak S.Z., Ochipa C., Beeson, P.M., Rubens, A.B. (1993). *Praxis and the right hemisphere*. Brain Cogn. 23(2), 181-202.
- Raymond M., Pontier D., Dufour A.B., Moller A.P. (1996). *Frequency-dependent maintenance of left handedness in humans*. Proc. Biol. Sci. 263(1377), 1627-33.
- Rocca M.A., Falini A., Comi G., Scotti G., Filippi M. (2008). *The mirror-neuron system and handedness: a "right" world?* Hum. Brain Mapp. 29(11), 1243-54.
- Roeltgen D.P., Heilman K.M. (1983). *A practic agraphia in a patient with normal praxis*. Brain Lang. 18(1), 35-46.
- Rothi L.J.G., Ochipa C., Heilman K.M. (1991). *A cognitive neuropsychological model of limb praxis*. Cognitive Neuropsychology 8(6), 443-58.
- Roy E.A., Square-Storer P., Hogg S., Adams S. (1991). *Analysis of task demands in apraxia*. Int. J. Neurosci. 56(1-4), 177-86.
- Rumiati R.I., Weiss P.H., Shallice T., Ottoboni G., Noth J., Zilles K., Fink G.R. (2004). *Neural basis of pantomiming the use of visually presented objects*. Neuroimage 21(4), 1224-31.
- Schluter N.D., Krams M., Rushworth M.F., Passingham R.E. (2001). *Cerebral dominance for action in the human brain: the selection of actions*. Neuropsychologia 39(2), 105-13.
- Smith S.M. (2002). *Fast robust automated brain extraction*. Hum. Brain Mapp. 17(3), 143-55.
- Smith S.M., Jenkinson M., Woolrich M.W., Beckmann, C.F., Behrens, T.E., Johansen-Berg, H., Bannister, P.R., De Luca, M., Drobnjak, I., Flitney, D.E., Niazy, R.K., Saunders, J., Vickers, J., Zhang, Y., De Stefano, N., Brady, J.M., Matthews, P.M. (2004). *Advances in functional and structural MR image analysis and implementation as FSL*. Neuroimage 23 Suppl. 1, S208-19.
- Stamenova V., Roy E.A., Black S.E. (2010). *Associations and dissociations of transitive and intransitive gestures in left and right hemisphere stroke patients*. Brain Cogn. 72(3), 483-90.
- Szaflarski J.P., Binder J.R., Possing E.T., McKiernan K.A., Ward B.D., Hammeke, T.A. (2002). *Language lateralization in left-handed and ambidextrous people: fMRI data*. Neurology 59(2), 238-44.
- Toga A.W., Thompson P.M. (2003). *Mapping brain asymmetry*. Nat. Rev. Neurosci. 4(1), 37-48.
- Tranel D., Kemmerer, D., Adolphs, R., Damasio, H., Damasio, A.R. (2003). *Neural correlates of conceptual knowledge for actions*. Cognitive Neuropsychology 20(3-6), 409-32.
- Valenstein E., Heilman K.M. (1979). *Apraxic agraphia with neglect-induced paraphasia*. Arch Neurol. 36(8), 506-8.
- 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), 2879-88.
- Van Essen D.C. (2005). *A Population-Average, Landmark- and Surface-based (PALS) atlas of human cerebral cortex*. Neuroimage 28(3), 635-62.
- Van Essen D.C., Drury H.A., Dickson J., Harwell J., Hanlon D., Anderson C.H. (2001). *An integrated software suite for surface-based analyses of cerebral cortex*. J. Am. Med. Inform. Assoc. 8(5), 443-59.

- Vingerhoets G., Acke F., Alderweireldt A.S., Nys, J., Vandemaele P., Achten E. (2012). *Cerebral lateralization of praxis in right- and left-handedness: same pattern, different strength*. Hum Brain Mapp. 33(4), 763-77.
- Vingerhoets G., Acke F., Vandemaele P., Achten E. (2009). *Tool responsive regions in the posterior parietal cortex: effect of differences in motor goal and target object during imagined transitive movements*. Neuroimage 47(4), 1832-43.
- Vingerhoets G., Alderweireldt A.S., Vandemaele P., Cai Q., Van der Haegen L., Brysbaert M., Achten E. (2013). *Praxis and language are linked: Evidence from co-lateralization in individuals with atypical language dominance*. Cortex 49, 172-83.
- Vingerhoets, G., Vandekerckhove, E., Honore, P., Vandemaele, P., Achten, E. (2011). *Neural correlates of pantomiming familiar and unfamiliar tools: action semantics versus mechanical problem solving?* Hum. Brain Mapp. 32(6), 905-18.
- Weisberg J., van Turenout M., Martin A. (2007). *A neural system for learning about object function*. Cereb. Cortex. 17(3), 513-21.
- Wise R.J., Greene J., Buchel C., Scott S.K. (1999). *Brain regions involved in articulation*. Lancet, 353(9158), 1057-61.
- Woolrich M.W., Ripley B.D., Brady M., Smith S.M. (2001). *Temporal autocorrelation in univariate linear modeling of FMRI data*. Neuroimage 14(6), 1370-86.
- Worsley K.J. (2001). *Statistical analysis of activation images*. [W:] P. Jezzard, P.M. Matthews et al. (Eds.), *Functional MRI: An Introduction to Methods*. Oxford: Oxford University Press.

Neural underpinning of communicative gestures in left-handers

One of the most left-lateralized functions in the human brain is the control of complex manual skills, such as common gestures that can be used instead of speech. Most of the contemporary neuroimaging research on their two particular categories – conventionalized “communicative” gestures, and tool use pantomimes – often utilized in neuropsychology to test the preserved cognitive functions in patients with brain injuries, focused on right-handers using their dominant hands. Counter to neuropsychological reports, neuroimaging data most often suggest that a common left-lateralized neural substrate underlies both gesture categories. This paper, based on the results from functional magnetic resonance imaging (fMRI), contains a description of the neural underpinning of their planning and control in left-handers. The main goal of the presented research was to verify a hypothesis that even in subjects preferring their left hands, the higher-order control of manual skills is lateralized similarly to right-handers, irrespective of the gesture and hand used. Group data support this notion, suggesting at the same time that particularly during the control of the right hand, the representations of the two gesture categories are less lateralized (i.e., they are localized more symmetrically in both hemispheres). Another novel aspect of this work is the preliminary assessment of the issue whether the observed lateralization of functions, or its absence in some individuals, is accompanied by any structural asymmetries. It turns out that this is the case but in a rather unexpected brain region, the insular cortex.

Key words: communicative gestures, tool use gestures, planning and execution, neural underpinning, structural asymmetries

