GRZEGORZ KRÓLICZAK, WERONIKA POTOK, AGNIESZKA M. NOWIK

*Wydział Psychologii i Kognitywistyki
Uniwersytet im. Adama Mickiewicza w Poznaniu
Szamarzewskiego 89, 60-568 Poznań
E-mail: krolgreg@amu.edu.pl*

JĘZYK, PRAKSJA I RĘCZNOŚĆ: DELIKATNA TRIADA Z PERSPEKTYWY LEWORECZNOŚCI

WSTĘP: LATERALIZACJA FUNKCJI I JEJ BADANIE

Termin „lateralizacja” odnosi się zarówno do dominacji którejś z półkul mózgowych w kontroli funkcji poznawczych, jak i pewnych asymetrii uwidaczniających się w samym zachowaniu. Nie jest to cecha typowo ludzka i znaleźć ją można u wielu grup zwierząt dwubocznie symetrycznych (CORBALLIS 2017). U człowieka, najłatwiej wykazać lateralizację w specjalizacji mózgowej dla dwóch, do niedawna uważanych za typowo ludzkie, umiejętności, tj. lewopółkulowej kontroli mowy i wyuczonych, złożonych zdolności manualnych, określanych jako praksja. Rozciągając te rozważania na stronność ciała, lateralizacja odnosi się m.in. do preferencji w korzystaniu jednej z rąk (stąd termin ręczność) w prostych czynnościach manualnych, takich jak zwykle ruchy palców i dłoni, bez wątpienia kontrolowanych głównie przez półkulę przeciwną (KRÓLICZAK i współaut. 2016). Jednak potocznie, ręczność jest najczęściej kojarzona z wykorzystywaniem określonej ręki do pisania, rzucania, trzymania łyżki w trakcie jedzenia czy też szczoteczki do zębów w trakcie ich mycia (DRAGOVIC 2004, MILENKOVIC i DRAGOVIC 2013, VEALE 2014).

Mówiąc o lateralizacji, naukowcy mają na myśli zazwyczaj silne tendencje populacyjne, które zdają się preferować jedną ze stron mózgu w zawiadywaniu funkcjami poznawczymi i cielesnymi. W tym sensie ist-

nieje coś takiego jak prototypowy podział pracy między dwoma półkulami, który ma zarówno ugruntowanie w ewolucji, jak i w samym kodzie genetycznym (VINGERHOETS 2019). Jednak przekonanie to jest zasadne tak długo, dopóki nie sprowadza się do, obecnego w psychologii popularnej, uproszczonego podziału na funkcje lewo- i prawopółkulowe, które podlegają ponadto prostemu odwróceniu lub pewnemu zbalansowaniu w przypadku leworeczności i obureczności. Większe zmiany w organizacji funkcji mózgowych pojawiają się bowiem tylko u ok. jednej czwartej osób niepraworecznych (CAREY i JOHNSTONE 2014). U zdecydowanej większości ludzi nie dochodzi do takich zmian, a te które się ujawniają, mają niewiele wspólnego z ręcznością. Współczesne badania wskazują bowiem na istnienie, niezależnych od ręczności, różnych fenotypów organizacji funkcji, za którymi stoją złożone i wielowymiarowe obwody neuronalne i stosowne dla nich podłoże genetyczne (BADZAKOVA-TRAJKOV i współaut. 2010, 2016; CORBALLIS 2017). W odczuciu autorów niniejszej pracy, eksploracja, a następnie wyjaśnienie przejść pomiędzy różnymi fenotypami funkcji może ułatwić nie tylko zrozumienie zachowań ludzkich, ale także ich umocowania ontogenetycznego (KRÓLICZAK i współaut. 2019b, VINGERHOETS 2019).

Ową eksplorację zmian w fenotypach najlepiej przeprowadzać dla funkcji asymetrycznie reprezentowanych w mózgu, tj. silnie

Słowa kluczowe: funkcjonalne obrazowanie rezonansem magnetycznym, lateralizacja funkcji, indeksy lateralizacji, obszary zainteresowania, segregacja, dysocjacje

Wykorzystane w tym artykule przeglądowym dane neuroobrazowe zostały zebrane przez Łukasza Przybylskiego i Piotra Styrkowca (z pomocą Magdaleny Reuter). Wszystkie prace badawcze zostały sfinansowane przez Narodowe Centrum Nauki, w ramach grantu *Maestro* nr 2011/02/A/HS6/00174, przyznanego GK. Oprzyrządowanie wykorzystane w trakcie realizacji tego projektu zostało sfinansowane przez Ministerstwo Nauki i Szkolnictwa Wyższego w ramach grantu nr 6168/IA/128/2012 przyznanego GK.

zlateryzowanych, z uwzględnieniem populacji osób, u których drastycznie zwiększa się częstość występowania nietypowej ich organizacji, tj. osób skrajnie leworęcznych (KNECHT i współaut. 2000, KRÓLICZAK i współaut. 2011, VINGERHOETS i współaut. 2013). Nie ma przy tym większego znaczenia, czy będziemy u tych osób badać funkcje komplementarne, tj. umiejscowione zazwyczaj w różnych półkulach, czy też funkcje ze sobą powiązane, lub pokrewne i przez to reprezentowane w tej samej półkuli. Do funkcji pokrewnych należą m.in., zazwyczaj zarządzane lewopółkulowo, generowanie języka i kontrola praktyki, a komplementarne do nich byłyby np. prawopółkulowa kontrola prozodii mowy i uwagi przestrzennej. Ważnym jest jednak, by funkcje komplementarne były silnie odróżnialne od innych. Cechuje je to, że ich lateralizację da się wyjaśnić zakładając tendencje mózgu do zapobiegania konfliktom obliczeniowym i zbędnego powielania obszarów wykorzystujących podobne mechanizmy, a ponadto, wspierania przetwarzania równoległego oraz stopniowej eliminacji obszarów nadmiarowych (VINGERHOETS 2019).

W badaniach przejść między różnymi fenotypami organizacji funkcji w mózgu, nie można poprzestawać tylko na jednej wybranej funkcji. Wykrycie przypadku (czy nawet kilku przypadków) nietypowej lateralizacji nie pozwala na jednoznaczne stwierdzenie, czy mamy jedynie do czynienia ze stabilną pod względem lateralizacji funkcją, która tylko przypadkiem (a w zaburzeniach klinicznych, z powodu choroby) zostaje przeniesiona do innej półkuli. Ponadto nie wiemy, czy taka reorganizacja nie wpływa na lateralizację innych, czy nawet wszystkich funkcji w mózgu (FISCHER i współaut. 1991, GOLDENBERG 2013b, VINGERHOETS 2014, KRÓLICZAK i współaut. 2018, GERRITS i współaut. 2019). Inaczej rzecz ujmując, nie wiadomo, czy nietypowa lateralizacja jednej z funkcji nie pozwala do pewnego stopnia przewidywać lateralizację innej funkcji, bez względu na to, czy jest ona komplementarna, czy też nie. Powyższe uwagi pokazują, że relacje pomiędzy różnymi, zlateryzowanymi funkcjami poznawczymi w mózgu ludzkim nie zostały dotąd dobrze poznane. Stąd pomysł, aby badać je na przykładzie języka, praktyki i ręczności. Jednak i w tym przypadku, zależności pomiędzy nimi stanowią raczej delikatną triadę.

Podczas gdy lewopółkulowa specjalizacja mózgu w kontroli generowania mowy (np. biegłości werbalnej) oraz praktyki (np. planowania i realizacji gestów używania narzędzi) jest dość dobrze poznana i wskazuje się na ich silne powiązania u większości osób badanych, bez względu na ich ręczność

(KRÓLICZAK i współaut. 2011, 2018; VINGERHOETS i współaut. 2013; BIDUŁA i KRÓLICZAK 2015; KLICHOWSKI i KRÓLICZAK 2017; VINGERHOETS 2019), sama ręczność, a przynajmniej jej podłoże neuronalne nadal pozostaje zagadką (JANG i współaut. 2017, HOWELLS i współaut. 2018). Często postuluje się, że jako konglomerat cech, zarówno odziedziczonych, jak i nieodziedziczonych (KONG i współaut. 2018), tj. takich jak bezpośrednie wpływy zachowań rodzicielskich (zależnych od genotypów nieprzekazanych potomstwu) oraz innych, często ukrytych wpływów środowiska, ręczność, w przeciwieństwie np. do lateralizacji języka, nie ma wyrazistego podłoża genetycznego (SCHMITZ i współaut. 2017, WIBERG i współaut. 2019) i tak jasno zlateryzowanej organizacji powiązanych z nią struktur i funkcji (KRÓLICZAK i współaut. 2019a). Jednak nadal zasadnym jest pytanie, czy te funkcje i leżące u ich podłoża regiony mózgu pozostają w jakichś wzajemnych relacjach? Dokładniej, czy te dość odmienne kategorie poznawcze i/lub kategorie zachowań są ściśle ze sobą powiązane? Jeśli tak, to czy ich rozwój również pozostaje w jakichś wzajemnych sprzężeniach (MICHEL i współaut. 2013, MICHEL 2018)?

JEZYK, PRAKSJA I RĘCZNOŚĆ: CHARAKTERYSTYKI OPISOWE

Na poziomie populacji, rozkład mózgowej organizacji języka i praktyki jest bardzo nierównomierny, tzn. bez względu na to, jak będziemy testować te dwie interesujące nas funkcje, u zdecydowanej większości osób badanych znajdziemy je w lewej półkuli (RASMUSSEN i MILNER 1977, KRÓLICZAK i FREY 2009, CAREY i JOHNSTONE 2014, GOLDENBERG i RANDERATH 2015, BUXBAUM i RANDERATH 2018, POTOK i współaut. 2019, STYRKOWIEC i współaut. 2019). Podobnie jest z ręcznością, gdyż zdecydowana większość ludzi, tj. ok. 90% całej populacji, jest praworęczna (COREN i PORAC 1977, McMANUS 1980, BRYDEN i współaut. 1997), co potocznie, ale niestety błędnie, łączy się z dominacją lewej półkuli mózgu w kontroli praktyki. Tymczasem, sama ręczność, jeśli w ogóle wiąże się z językiem i praktyką, to w bardzo skomplikowany sposób (HEILMAN 1997, ELIAS i BRYDEN 1998, GRABOWSKA i współaut. 2012, VINGERHOETS i współaut. 2012, VAN DER HAEGEN i współaut. 2013, JOLIOT i współaut. 2016, KRÓLICZAK i współaut. 2016, CAREY i KARLSSON 2019). Niezwykle wnikliwa metaanaliza z 2014 r. (CAREY i JOHNSTONE 2014) sugeruje zaledwie 20% spadek dominacji lewej półkuli w kontroli języka u osób niepraworęcznych. Innymi słowy, aż u 80% ludzi z tej populacji język jest nadal reprezentowany

w lewej półkuli, mimo że preferowaną jest ręka lewa (której podstawowe funkcje manualne są kontrolowane przez półkulę prawą), lub mamy do czynienia z brakiem jakiegokolwiek preferencji ręki. Statystyki opisowe z innej pracy (VINGERHOETS 2019) przedstawia Tabela 1.

Dla badacza, którego fascynują zależności pomiędzy językiem, prakcją i ręcznością, najbardziej interesujące są przypadki osób niepraworęcznych, a już szczególnie osoby silnie leworęczne. Wynika to z faktu, że znalezienie odmiennych konfiguracji asymetrycznych systemów, owych różnych fenotypów organizacji funkcji, jest najbardziej prawdopodobne właśnie u osób leworęcznych, u których, choć raczej rzadko, najczęściej znaleźć można nietypowo uorganizowany język lub prakcję (BIDUŁA i współaut. 2017, KRÓLICZAK i współaut. 2018, VINGERHOETS 2019). Podejście to jest zgodne z intuicjami jakie mieli badacze w drugiej połowie XX w. (BRYDEN 1965, BOLES 1996), a stoi w dość ostrym kontraście do częstego wykluczania osób leworęcznych, uważanych właśnie za nietypowe, z badań neuroobrazowych na przełomie XX i XXI w. (WILLEMS i współaut. 2014). Tymczasem, znalezienie choćby najbardziej subtelnych różnic w rozkładach kilku funkcji u osób typowych i nietypowych może rzucić zupełnie nowe światło na relację, czy też wzajemne powiązania między tymi funkcjami (KARLSSON i współaut. 2019)

WYNIKI BADAŃ NA MAŁEJ PRÓBCE OSÓB LEWORĘCZNYCH

Po publikacji jednego z pierwszych raportów z badań nad zmiennością w rozkładach funkcji komplementarnych, takich jak produkcja mowy, percepcja twarzy oraz przetwarzanie zależności przestrzennych (BADZAKOVA-TRAJKOV i współaut. 2010), nie trzeba było długo czekać na artykuły, w których badano rozkład i przejawy powiązań w neuronalnym podłożu dwóch funkcji, o których sądzi się, że są pokrewne, tj. języka i prakcji (KRÓLICZAK i współaut. 2011, VINGERHOETS i współaut. 2013). Zgodnie z zarysowanymi powyżej sugestiami, w pierwszej z tych prac (KRÓLICZAK i współaut. 2011) skupiono się wyłącznie na testowaniu osób leworęcznych, gdyż to wśród nich najłatwiej znaleźć przypadki osób z nietypowym obszarem reprezentacji języka (tu: podłoża bezgłośnego generowania słów) i prakcji (tu: planowania gestów użycia narzędzi i gestów znaczeniowych). Testowano hipotezę, że zmiana w organizacji (bądź też lateralizacji) jednej z tych funkcji, np. bardziej zbalansowanej, czy też obupółkulowej reprezentacji języka, nie zapominając też o możliwości jego całkowitego

przeniesienia do półkuli prawej, będzie towarzyszyć analogiczna reorganizacja prakcji.

Hipotezę tę wsparło wykazanie istotnych korelacji pomiędzy indeksami lateralizacji języka i prakcji, a ich najjaskrawszym przejawem było zaobserwowanie zależności pomiędzy nimi także u większości osób zakwalifikowanych jako nietypowe (tj. z obustronnie lub prawostronnie reprezentowanym językiem lub prakcją). Istnienie tych silnych korelacji jest również zgodne z hipotezą, że u podstaw obu tych funkcji leży wspólna specjalizacja mózgowa, np. do reprezentowania w postaci symbolicznej złożonych ruchów oraz organizowania ich wieloparametrycznych hierarchii (KIMURA i ARCHIBALD 1974, GREENFIELD 1991). Wreszcie, odnotowanie tych istotnych korelacji wspiera ponadto tezę, że lokalizacja mechanizmów, czy też większych procesów leżących u podłoża języka i prakcji, ma niewiele wspólnego z samą ręcznością, gdyż zarówno język i prakcja miały w mózgach większości osób badanych typowe reprezentacje lewostronne.

Uzyskane przez KRÓLICZAKA i współaut. (2011), i opisane powyżej wyniki oraz przeprowadzone z nich konkluzje, stały po części w sprzeczności z rezultatami badań nad prakcją i językiem u większej liczby pacjentów z zaburzeniami tych zdolności, tj. odpowiednio apraksją i afazją (GOLDENBERG 2013a, b). Goldenberg nie odnotował bowiem częstego współwystępowania tych zaburzeń, co powinno być dość powszechne, jeśli te funkcje się ze sobą wiążą. Jednak podobnie jak u jego pacjentów leworęcznych (GOLDENBERG 2013a), u żadnej ze zdrowych osób badanych techniką neuroobrazowania mózgu przez KRÓLICZAKA i współaut. (2011) nie wykryto zwierciadlanego odbicia, tzn. całkowitego przeniesienia do półkuli przeciwnej (tj. prawej), języka oraz jego pełnego rozdzielania od prakcji. (Tylko jeden z uczestników wykazał wzór odwrotny, tj. miał dość silnie prawostronnie zlateralizowaną prakcję, przy dość typowej lewostronnej organizacji języka.) Wprawdzie znalezienie takiej skrajnej dysocjacji nie powinno być łatwe, z uwagi na ich postulowane wspólne pochodzenie ewolucyjne (ARBIB 2005, CORBALLIS 2017), ale mogłoby się zdarzyć w przypadku dzielenia zasobów neuronalnych z jeszcze innymi pokrewnymi funkcjami (KRÓLICZAK i współaut. 2019b, VINGERHOETS 2019).

Na koniec tych wstępnych rozważań warto dokonać dwóch kluczowych zastrzeżeń. Całkiem łatwo, a zarazem w zgodzie ze wspomnianym powyżej wyjątkiem, można sobie wyobrazić, że prakcja u osób leworęcznych znajduje podatny grunt na swą reprezentację w prawej półkuli, gdyż ta jest odpowiedzialna także za ręczność. (Jest to zresz-

Tabela 1. Dominacja półkul mózgowych w kontroli języka i prakcji (w %)

Półkula:	Osoby praworęczne		Osoby leworęczne		Poziom populacji	
	Lewa	Prawa	Lewa	Prawa	Lewa	Prawa
Język	86	14	66	34	84	16
Praksja	100	0	79	21	98	2

Zaadoptowane z artykułu przeglądowego VINGERHOETS (2019). Szacunki te, jak wskazuje ich autor, są oparte na założeniu, że 90% ludzi wykazuje preferencję do używania ręki prawej, a 10% do używania ręki lewej. Więcej szczegółów znaleźć można w samej pracy. Osoby niewykazujące preferencji którejś z rąk nie są często badane i dlatego w ogóle nie zostały przez jej autora uwzględnione.

tą intuicja dość potoczna.) O wiele trudniej, natomiast, wskazać z jakimi funkcjami prawopółkulowymi miałyby dzielić zasoby neuronalne język, aby zostać samodzielnie (tj. bez prakcji) przeniesiony do półkuli prawej. Tylko wówczas mielibyśmy bowiem do czynienia z niezwykle rzadką dysocjacją typu prawostronny język – lewostronna prakcja (KRÓLICZAK i współaut. 2018). Tymczasem, w świetle Tabeli 1, taki wzór rozdzielności nie powinien być czymś wyjątkowym, gdyż prawostronnie reprezentowane funkcje językowe nie należą do rzadkości, a prakcja już tak; szczególnie u osób praworęcznych, gdzie takich przypadków dotąd nie odnotowano (VINGERHOETS 2019). Nasze dwie powyższe tezy są więc niespójne z wynikami badań wcześniejszych, ale nieco bardziej intuicyjne.

NAJNOWSZE WYNIKI BADAŃ NA DUŻEJ PRÓBIE OSÓB LEWORĘCZNYCH

Co zatem mówią nam wyniki z badań języka i prakcji u dużej liczby (tj. 56) osób leworęcznych (KRÓLICZAK i współaut. 2020)? Średnie grupowe wzory aktywności mózgu zostały przedstawione na Ryc. 1. Na podstawie analiz zbiorczych aktywności mózgu towarzyszącej realizacji zadania językowego (generowania tak wielu słów jak to możliwe, zaczynających się na zadaną literę, czyli tzw. biegłości werbalnej) oraz prakcji (planowania i egzekucji gestów użycia narzędzi; PRZYBYLSKI i KRÓLICZAK 2017), przedstawionych na osobnych panelach Ryc. 1 (A–F), widać wiele obszarów zachodzenia na siebie sygnału neuroobrazowego w przypadkach typowych (tj. średniej aktywności mózgu u osób z dominacją lewej półkuli) i nietypowych (tj. średniej aktywności mózgu u osób z obustronną organizacją języka i prakcji, lub z dominacją półkuli prawej). Nie dziwi, że zachodzenie to widać szczególnie w obszarach krytycznych dla realizowanych funkcji, czyli brzuszno-bocznych polach czołowych i w dolnym płaciku ciemieniowym. Można rów-

nież zauważyć, że prawdopodobnie z uwagi na zdecydowanie większą zmienność międzyosobniczą, uśredniona aktywność mózgu ograniczona tylko do osób nietypowych nie jest prostym odwróceniem (tj. przeniesieniem do prawej półkuli) aktywności obserwowanej u osób z typową organizacją tych funkcji.

Pomimo że wyniki przedstawione na Ryc. 1 zostały otrzymane od osób leworęcznych, wspólna uśredniona aktywność dla obu badanych grup ujawniła przewagę lewej półkuli w obu zadaniach. Efekt ten jest pokazany na Ryc. 2.

W badaniach nad lateralizacją funkcjonalną, najbardziej wymowne są jednak tzw. indeksy lateralizacji, które na podstawie wielkości aktywnych obszarów mózgu (tzw. rozciągłości sygnału), a rzadziej siły tej aktywności, informują o dominacji którejś z półkul (lub też braku dominacji półkulowej) w badanej funkcji. Indeksy lateralizacji oblicza się najczęściej w obszarach krytycznych dla analizowanych funkcji (AMUNTS i współaut. 2004, CHLEBUS i współaut. 2007), gdzie dają efekty najlepiej korelujące z wynikami testu Wady (https://pl.wikipedia.org/wiki/Test_Wady), pozwalającym chwilowo wyłączyć półkulę mózgu u pacjentów, w celu zdiagnozowania u nich lateralizacji języka przed operacją mózgu. W przypadku badania funkcji językowych obszar zainteresowania obejmuje środkowo-tylną część dolnego zakrętu czołowego, czyli odpowiednik tzw. obszaru Broki (AMUNTS i współaut. 1999). Natomiast w przypadku prakcji jest to dziołowa część dolnego płacika ciemieniowego, obejmująca przedni i środkowy podpodział zakrętu nadbrzeżnego (CASPERIS i współaut. 2006, KRÓLICZAK i współaut. 2011).

Indeksy lateralizacji są zwykle obliczane wg. wzoru:

$$[(L-P)/(L+P)] \times 100,$$

gdzie za L i P najczęściej podstawia się liczbę wokseli (najmniejszych jednostek aktywności mózgu, przy danej rozdzielczości analiz) zarejestrowanych po lewej i prawej

Ryc. 1. Wyniki analiz grupowych.

(A-C) Obszary mózgu wykazujące istotnie większą aktywność w zadaniu językowym (bezglównym generowaniu słów), pokazane na częściowo „nadmuchanych” powierzchniach lewej i prawej półkuli (A) oraz ich wersji rozplaszczonych, gdzie (B) obrazuje półkulę lewą, a (C) półkulę prawą. (D-F) Obszary mózgu wykazujące istotnie większą aktywność w zadaniu na prakcję (planowaniu i realizacji gestów użycia narzędzi), pokazane analogicznie na częściowo „nadmuchanych” powierzchniach lewej i prawej półkuli (D) oraz ich wersji rozplaszczonych, gdzie (E) znów obrazuje półkulę lewą, a (F) półkulę prawą. Ciepłe kolory (żółto-czerwone) pokazują aktywność neuronalną u uczestników typowych, zimne (odcienie niebieskiego) u uczestników nietypowych, a kolor lawendowy (karmazynowy) odzwierciedla obszary, w których dochodziło do ich zachodzenia na siebie. Zaadoptowane z pracy KRÓLICZAKA i współautorów (2020). Uzyskane wyniki rzutowane są na płaszczyzny mózgu, wraz z granicami obszarów funkcjonalnych, zaczerpniętych z Connectome Workbench (GLASSER i współaut. 2016a, b) of the Human Connectome Project.

stronie mózgu. Te pokazane na Ryc. 3, zaadoptowanej z pracy KRÓLICZAKA i współaut. (2020), otrzymano po uśrednieniu wartości uzyskanych z sześciu poziomów (tu: mierzonych w procentach progów) odcięcia wzglę-

dem maksymalnej siły aktywności zarejestrowanej w lewym lub prawym obszarze zainteresowania (KRÓLICZAK i współaut. 2011, 2018). Co nam mówią o lateralizacji języka i prakcji indeksy kluczowej dla zadania roz-

Ryc. 2. Zbiorcze wyniki dla obu testowanych grup, tj. typowej – którą charakteryzuje dominacja lewej półkuli oraz nietypowej – którą charakteryzuje obustronna organizacja języka i praksi, lub dominacja półkuli prawej.

(A) Obszary mózgu wykazujące istotnie większą aktywność w zadaniu językowym. (B) Obszary mózgu wykazujące istotnie większą aktywność w trakcie testowania praksi.

Ryc. 3. Indeksy lateralizacji dla języka i praksi.

Przedstawione indeksy lateralizacji (LIs) wyrażają stosunek wielkości (rozciągłości) pól aktywnych dla danej funkcji w lewostronnym i prawostronnym obszarze zainteresowania z danej półkuli mózgu. Jak w naszej pierwszej pracy (KRÓLICKAK i współaut. 2011) indeks końcowy jest średnią z sześciu kolejnych indeksów lateralizacji obliczonych z osobna na obranych progach (tu: procentach, tj. 90%, 80%, 70%, 60%, 50% i 40%) wzgl. wartości aktywności maksymalnej (ang. per cent of maximum, POM). Indeksy te są obliczane według wzoru: $[(L-P)/(L+P)] \times 100$, gdzie za L i P podstawia się liczbę wokseli (najmniejszych jednostek aktywności mózgu, przy danej rozdzielczości analiz) zaobserwowanych na wybranych progach odcięcia w lewej oraz prawej półkuli mózgu. Wartość (+)100 oznacza całkowitą dominację lewej półkuli (tu: lewostronnego obszaru zainteresowania) w danym zadaniu, wartość -100 całkowitą dominację prawej półkuli (obszaru prawostronnego) w danym zadaniu, natomiast wartości pomiędzy +50 i -50 oznaczają lateralizację czy już raczej organizację względnie obustronnie zbalansowaną. 0 oznacza identyczne (pod względem liczby wokseli) obszary w obu półkulach, niezależnie od tego czy oba są duże, czy też małe. Różne symbole pokazują wyniki z różnych badań. Zaadoptowane z pracy KRÓLICKAKA i współaut. (2020).

ciągłości sygnału w lewym i prawym obszarze zainteresowania?

Wyniki te, uzyskane na 56 osobach leworęcznych, pokazują istotne zależności pomiędzy indeksami lateralizacji dla języka i prakcji (KRÓLICZAK i współaut. 2020). U większości osób (30; 54%), zarówno dla języka jak i prakcji, widać dominację lewej półkuli (symbole znajdujące się w prawym górnym rogu wykresu). Zmiana w reprezentacji jednej z funkcji pociąga za sobą najczęściej (14 osób; 25% przypadków) zmianę w organizacji drugiej funkcji (co ilustruje poglądowo zielona linia trendu). Na rycinie widać także liczne wyjątki od reguły, mówiącej o wzajemnych zależnościach pomiędzy językiem a prakcją. Najczęstszym wyjątkiem (10 zbadanych; 18% oznaczonych elipsą niebieską) były osoby, dla których język był silnie reprezentowany w lewej półkuli, a prakcja bardziej symetrycznie, w obu półkulach, lub nawet była przesunięta do półkuli prawej. Niezmiernie rzadkie były natomiast przykłady odwrotne (2 osoby; 3,6% oznaczone elipsą czerwoną), dla których język był reprezentowany głównie w półkuli prawej, a prakcja dość silnie zlateralizowana w lewej półkuli.

DELIKATNA TRIADA Z PERSPEKTYWY LEWORĘCZNOŚCI

Wyniki badań zgromadzone na Ryc. 3 ujawniły całą gamę fenotypów organizacji funkcji, (począwszy od typowych, lewopółkulowych, po nietypowe, z dominacją półkuli prawej, w których język nadal łączył się z prakcją, lub się od niej oddzielał), potwierdzając, że w celu testowania reguł neurobiologicznych kierujących rozkładem reprezentacji mózgowych silnie (zazwyczaj) zlateralizowanych funkcji oraz ich wzajemnych relacji dobrze jest badać osoby niepraworęczne (CAREY i KARLSSON 2019, THIEBAUT DE SCHOTTEN i współaut. 2019, TZOURIO-MAZoyer i współaut. 2019). Przy czym, z uwagi na znacznie większą częstość występowania przypadków nietypowych u osób silnie leworęcznych, najlepiej w tym celu rekrutować ochotników z tej populacji (KRÓLICZAK i współaut. 2019b). Niektórzy badacze preferują eksplorację zależności pomiędzy funkcjami komplementarnymi, tj. takimi, które najczęściej zlokalizowane są w przeciwnych półkulach mózgu (HABERLING i współaut. 2011, BADZAKOVA-TRAJKOV i współaut. 2016, GERRITS i współaut. 2019). Jednak stanowisko to ma również pewne ograniczenia, gdyż brane pod uwagę funkcje mogą nie być ze sobą w ogóle skorelowane (KARLSSON i współaut. 2019). Równie, jeśli nie bardziej efektywnym i informatywnym jest rozpatrywanie funkcji, które są ze sobą ściśle po-

wiązane (KRÓLICZAK i współaut. 2011, VINGERHOETS i współaut. 2013). Szukanie zarówno siły takich związków, jak i przypadków tych funkcji jest tym bardziej intrygujące, im więcej nietypowych przypadków powiązań (asocjacji) i rozdzielności (dysocjacji) uda się wykryć w dużych próbach badanych osób (KRÓLICZAK i współaut. 2018, 2020).

Nasze najnowsze wyniki (KRÓLICZAK i współaut. 2020) ujawniają istnienie silnych, istotnych korelacji pomiędzy indeksami lateralizacji języka i prakcji. Jednak nie tylko replikują one rezultaty z badań wcześniejszych (KRÓLICZAK i współaut. 2011), ale są źródłem nawet bardziej przekonujących danych na to, że na poziomie kory mózgowej, a przynajmniej wybranych obszarów zainteresowań oraz innych ściśle z nim komunikujących się rejonów mózgu, ich podłoże neuronalne jest podobnie zlateralizowane lub uorganizowane (W ostatnim przypadku, mowa jest o bardziej zbalansowanym wkładzie obu półkul). Zgodnie z wcześniejszą hipotezą, że język i prakcja są ze sobą powiązane (KRÓLICZAK i współaut. 2011), nasze nowe badania również pokazują, że organizacja języka w płatach czołowych pozwala przewidywać organizację prakcji w płatach ciemieniowych mózgu. Należy jednak wyraźnie zaznaczyć, że słowo „przewidywanie” nie sugeruje tu jednokierunkowych i bezwarunkowych związków przyczynowych; idzie tu bowiem o swoistą relację w organizacji, na pozór dość odmiennych funkcji, które często ujawniają współzależność w analizie grupowej.

W kontekście wzajemnych relacji pomiędzy reprezentacjami tych pokrewnych funkcji, bardzo ciekawym jest również zestawienie wyników uzyskanych na dwóch porównywalnie dużych próbach osób leworęcznych: 50 pacjentach neuropsychologicznych (GOLDENBERG 2013a) oraz omawianej tu próbie 56 osób zdrowych testowanych przy pomocy fMRI (KRÓLICZAK i współaut. 2020). W obu projektach, przy okazji badania prakcji (zarówno wyuczonych zdolności manualnych powiązanych z funkcjonalnym użyciem narzędzi, np. wiedzy o tym, jak się nimi manipuluje, jak i umiejętności faktycznie wykorzystywanych w trakcie ich używania), analizowano także lateralizację zdolności językowych (m.in. generowania słów). Jak podkreśla GOLDENBERG (2013a), problemy z symulowaniem (pantomimą) użycia narzędzi lub ich faktycznym użyciem rzadko pojawiały się bez afazji, ale miało to zazwyczaj miejsce w kontekście urazów lewopółkulowych. Z drugiej strony, nieczęsto odnotowywane też były przypadki globalnej apraksji i afazji, co sugeruje, że u osób leworęcznych mamy nie-

rzadko do czynienia z bardziej zbalansowanym wkładem obu półkul w realizację tych zadań. W podobny sposób można interpretować wyniki dla osób zdrowych, gdyż większość z nich miała prakcję i język reprezentowane w lewej półkuli, przez co ewentualna apraksja i afazja (tu: przewidywane tylko na podstawie indywidualnej lateralizacji aktywności neuroobrazowej mózgu) raczej by ze sobą współwystępowały. Mało prawdopodobne byłoby też wywołanie globalnej apraksji i afazji, nawet po urazie lewostronnym, u osób ze zmienioną organizacją obu tych funkcji.

Jednak analiza przypadków, w których dochodzi do rozdzielenia (dysocjacji) języka i prakcji u pacjentów i osób zdrowych uwiadcza też pewne różnice. Tylko w trzech przypadkach uszkodzeń prawej półkuli (na 22 pacjentów z takim problemem, czyli u 14%), zaobserwowano niezależną od rodzaju testu apraksję, ale bez afazji (GOLDENBERG 2013a). Ten wzór rozdzielności funkcji, nietypowej, prawostronnej lateralizacji prakcji i typowej, lewostronnej lateralizacji języka, jest spójny z obserwacjami dokonanymi u osób zdrowych, ale nieco rzadszy. W naszym badaniu (KRÓLICZAK i współaut. 2020) było aż 10 takich przypadków (co stanowi 18%). Dużo częstsze u pacjentów po urazach prawostronnych były trudności ograniczone jedynie do imitacji postawy rąk, ale GOLDENBERG (2013a) łączy je z zaburzeniami przetwarzania przestrzennego (a nie zaburzeniami samej prakcji) i w takich przypadkach nie może być mowy o typowej rozdzielności prakcji i języka. W innych trzech przypadkach, tym razem po uszkodzeniach lewostronnych, pacjenci z afazją mieli także uogólnioną apraksję, ujawniającą się we wszystkich użytych testach (GOLDENBERG 2013a). U osób leworęcznych oznacza to zarazem wyraźne oddzielenie mechanizmów prakcyjnych od tych, które leżą u podłoża ręczności. Ten odsetek przypadków (14%) byłby spójny z obrazem wyłaniającym się z naszych badań na osobach zdrowych, o ile tylko osoby ze skrajnie zlateralizowanym do lewej półkuli językiem i prakcją mogłyby wykazywać taki wzór zaburzeń po uszkodzeniach lewej półkuli. Tymczasem, częściowe dysocjacje apraksji i ręczności, czy też apraksji i afazji, zdarzały się u pacjentów Goldenberga dość często, ale ujawniały się one u różnych pacjentów w odmiennych testach zdolności manualnych (GOLDENBERG 2013a).

Co nowego do tej dyskusji wnoszą wyniki uzyskane u naszych 56 zdrowych osób badanych, tj. uczestników bez medycznie udokumentowanych zaburzeń neurologicznych (KRÓLICZAK i współaut. 2020)? Odnoto-

waliśmy zaledwie dwa, ale za to nieobecne u GOLDENBERGA (2013a), przypadki dość silnie prawostronnie zlateralizowanego języka, przy prakcji zlateralizowanej do lewej półkuli. Niezwykła rzadkość występowania tego fenotypu organizacji funkcji (ok. 4%) może sugerować przynajmniej dwie możliwości. Albo są to przypadki świadczące o nieprzystosowaniu, lub nawet nierozpoznanej we wczesnym rozwoju patologii, albo łączą się one z pewnymi korzyściami płynącymi z całkowitego zintegrowania w prawej półkuli funkcji językowych. W tym drugim przypadku, produkcja mowy dołączyłaby bowiem do innych funkcji językowych, które są zazwyczaj prawostronnie reprezentowane (np. prozodii, intonacji, czy też kontroli rytmu mówienia). Nasza powyższa hipoteza stoi w sprzeczności do dość nieoczekiwanej tezy GOLDENBERGA (2013b), który na przykładzie odnotowanego przez siebie rozkładu reprezentacji funkcji u osób leworęcznych wyciągnął wniosek, że jedną z głównych zasad organizacji funkcji językowych i prakcji w mózgu jest przypadkowe ich „przetasowanie”. Oparty na innych przesłankach głos krytyczny do tej tezy ukazał się również nieco wcześniej (VINGERHOETS 2014).

ZASADY ORGANIZACYJNE JĘZYKA I PRAKSJI W PRZYPADKACH NIETYPOWYCH

W dość dużej próbie (n=56) testowanych przez nas osób (KRÓLICZAK i współaut. 2020), które w powszednim życiu preferowały korzystanie z ręki lewej, a u których widać dużą naturalną zmienność w reprezentacji badanych funkcji (znajdowanych nie tylko w lewej półkuli), zaobserwowano istotny, prostoliniowy rozkład korelacji języka i prakcji (których organizację mierzono przy pomocy indeksów lateralizacji). Nasza obserwacja przeczy więc idei „przypadkowego przetasowywania” funkcji do lewej bądź prawej półkuli w mózgach osób leworęcznych. Ponadto, wykazane przez nas dość ściśle powiązanie języka i prakcji w trakcie ich reorganizacji, jak już przekonywaliśmy wcześniej (KRÓLICZAK i współaut. 2011), świadczy o tym, że u podłoża obu tych funkcji leży wspólna specjalizacja mózgowa do reprezentowania w postaci symbolicznej złożonych ruchów ciała oraz organizowania wiedzy o nich w wieloparametryczne czy wielopłaszczyznowe hierarchie (KIMURA i ARCHIBALD 1974, GREENFIELD 1991).

Natomiast wyłonienie się w tym badaniu znaczącej liczby osób (n=12, tj. 21% przypadków), u których istnieje rozdzielność reprezentacji języka i prakcji, każe poszukiwać dodatkowych zasad organizacyjnych,

które mogą wchodzić w grę. Jak już postulowaliśmy (KRÓLICZAK i współaut. 2020), fenotyp z prawostronną prakcją i lewostronnym językiem można wyjaśnić dążeniem do eliminacji w mózgu nadmiarowych mechanizmów dedykowanych do kontroli prakcji i ręczności oraz postulatem, że zjawisko to może wzmacniać mechanizm przetwarzania równoległego (VALLORTIGARA i współaut. 1999, VINGERHOETS 2019). Na przykład, jeśli podstawę przyszłych procesów leżących u podłoża prakcji stanowią będą mechanizmy odpowiedzialne za zdolności manipulacyjne palców i dłoni, wówczas (przynajmniej u osób leworęcznych) istnieje duże prawdopodobieństwo prawostronnej lateralizacji prakcji. Za takim scenariuszem rozwojowym przemawia także późniejsze nabywanie języka, co zdarza się dość często wśród dzieci leworęcznych (JOHNSTON i współaut. 2009). Wówczas mechanizmy rozwojowe odpowiedzialne za zapobieganie konfliktom obliczeniowym (a przynajmniej konfliktom miejsca/lokalizacji funkcji), mogłyby niejako „wypchnąć” reprezentację języka do lewej półkuli. Tym samym doszłoby do oddzielenia języka nie tylko od mechanizmów ręczności, ale także od nadbudowanej nad nimi prakcji. Tak uwarunkowany wzór rozdzielności języka i prakcji byłby wręcz czymś naturalnym wśród osób leworęcznych, choć jak pokazują nasze wyniki (KRÓLICZAK i współaut. 2020), nie jest on aż tak powszechny (18%) w tej populacji osób.

Natomiast wyjaśnienie powstawania fenotypu z lewopółkulową prakcją i prawostronnie zlateralizowanym językiem jest już nieco trudniejsze. Może to być bowiem kanoniczny (choć niezwykle rzadki, bo ujawniający się tylko w ok. 4% przypadków) przykład przetwarzania funkcji, wspierany przez czynniki przyczyniające się do leworęczności (BROWN i HECAEN 1976). Jednak może to być także wspomniany już przypadek korzyści płynących z prawopółkulowej „kolokalizacji” większości funkcji językowych (tj. zarówno produkcji, jak i prozodii, intonacji, akcentowania oraz rytmiki mowy), który stanowiłby jedynie pseudo-stłoczenie funkcji (BADZAKOVA-TRAJKOV i współaut. 2016). Ostatecznie, wszystkie te funkcje byłyby ze sobą powiązane.

KONKLUZJE

U osób leworęcznych częściej dochodzi do sytuacji rozdzielności pomiędzy organizacją korową kontroli języka i prakcji. Przypadki prawostronnie zlateralizowanej lub obustronnie zorganizowanej prakcji da się przekonująco wyjaśnić przy pomocy zasady redukcji nadmiarowości mechanizmów neuronalnych,

dzięki której zdolności manualne wyższego rzędu zostają nadbudowane nad mechanizmami niskopoziomowymi, odpowiedzialnymi za ręczność. Wzór odwrotny, tj. prawostronnie zlateralizowany język, przy lewostronnej lateralizacji prakcji, jest niezwykle rzadki, gdyż może być nieadaptacyjny. Zastanawiającym jest jednak, dlaczego niekorzystnym adaptacyjnie byłoby stłoczenie wszystkich funkcji językowych do jednej, tj. prawej półkuli. Bez względu na przyszłe rozstrzygnięcie tej ostatniej kwestii, w swej organizacji topograficznej, obszary kontrolujące język i prakcję zdają się być w większości przypadków skolokalizowane. Ich wspólne relacje z ręcznością nadal pozostają zagadką, i wymagają dalszych badań.

Streszczenie

Współczesne prace neuroobrazowe ujawniają istnienie, niezależnych od ręczności, różnych fenotypów rozkładu funkcji mózgowych, za którymi stoją złożone i wielowymiarowe obwody neuronalne. Eksplorację i wyjaśnienie przejść pomiędzy odmiennymi fenotypami funkcji może ułatwić badanie osób leworęcznych, wśród których znacznie częściej występują przypadki nietypowe. Szczególnie pomocne jest badanie funkcji, które są ze sobą ściśle powiązane. Dociekanie siły związków oraz kierunków segregacji funkcji jest tym bardziej informatywne, im więcej nietypowych przypadków powiązań i rozdzielności da się wykryć. Niniejsza praca przedstawia badania, które mogą dać nowy wgląd w organizację funkcjonalną mózgu na przykładzie lateralizacji/organizacji języka oraz prakcji i ich skomplikowanych związków z ręcznością.

LITERATURA

- AMUNTS K., SCHLEICHER A., BURGEL U., MOHLBERG H., UYLINGS H. B., ZILLES K., 1999. *Broca's region revisited: cytoarchitecture and intersubject variability*. J. Comp. Neurol. 412, 319-341.
- AMUNTS K., WEISS P. H., MOHLBERG H., PIEPERHOFF P., EICKHOFF S., GURD J. M., MARSHALL J. C., SHAH N. J., FINK G. R., ZILLES K., 2004. *Analysis of neural mechanisms underlying verbal fluency in cytoarchitecturally defined stereotaxic space - the roles of Brodmann areas 44 and 45*. Neuroimage 22, 42-56.
- ARBIB M. A., 2005. *From monkey-like action recognition to human language: an evolutionary framework for neurolinguistics*. Behav. Brain Sci. 28, 105-124; discussion 125-167.
- BADZAKOVA-TRAJKOV G., HABERLING I. S., ROBERTS R. P., CORBALLIS M. C., 2010. *Cerebral asymmetries: complementary and independent processes*. PLoS ONE 5, e9682.
- BADZAKOVA-TRAJKOV G., CORBALLIS M. C., HABERLING I. S., 2016. *Complementarity or independence of hemispheric specializations? A brief review*. Neuropsychologia 93, 386-393.
- BIDUŁA S. P., KRÓLICZAK G., 2015. *Structural asymmetry of the insula is linked to the lateralization of gesture and language*. Eur. J. Neurosci. 41, 1438-1447.
- BIDUŁA S. P., PRZYBYLSKI L., PAWLAK M. A., KRÓLICZAK G., 2017. *Unique neural characteristics*

- of atypical lateralization of language in healthy individuals. *Front. Neurosci.* 11, 1-21.
- BOLES D. B., 1996. Factor analysis and the cerebral hemispheres: "unlocalized" functions. *Neuropsychologia* 34, 723-736.
- BROWN J. W., HECAEN H., 1976. Lateralization and language representation. Observations on aphasia in children, left-handers, and "anomalous" dextrals. *Neurology* 26, 183-189.
- BRYDEN M. P., 1965. Tachistoscopic recognition, handedness, and cerebral dominance. *Neuropsychologia* 3, 1-8.
- BRYDEN M. P., ROY E. A., MCMANUS I. C., BULMAN-FLEMING M. B., 1997. On the genetics and measurement of human handedness. *Laterality* 2, 317-336.
- BUXBAUM L. J., RANDERATH J., 2018. Limb apraxia and the left parietal lobe. *Handbook of clinical neurology* / edited by P.J. Vinken and G.W. 151, 349-363.
- CAREY D. P., JOHNSTONE L. T., 2014. Quantifying cerebral asymmetries for language in dextrals and adextrals with random-effects meta analysis. *Front. Psychol* 5, 1128.
- CAREY D. P., KARLSSON E. M., 2019. A bright future for the study of multiple cerebral asymmetries?: Comment on "Phenotypes in hemispheric functional segregation? Perspectives and challenges" by Guy Vingerhoets. *Phys. Life Rev.* 30, 19-21.
- CASPERS S., GEYER S., SCHLEICHER A., MOHLBERG H., AMUNTS K., ZILLES K., 2006. The human inferior parietal cortex: cytoarchitectonic parcellation and interindividual variability. *Neuroimage* 33, 430-448.
- CHLEBUS P., MIKL M., BRAZDIL M., PAZOURKOVA M., KRUPA P., REKTOR I., 2007. fMRI evaluation of hemispheric language dominance using various methods of laterality index calculation. *Exp. Brain Res.* 179, 365-374.
- CORBALLIS M., 2017. The Evolution of Lateralized Brain Circuits. *Front. Psychol.* 8:1021.
- COREN S., PORAC C., 1977. Fifty centuries of right-handedness: the historical record. *Science* 198, 631-632.
- DRAGOVIC M., 2004. Towards an improved measure of the Edinburgh Handedness Inventory: a one-factor congeneric measurement model using confirmatory factor analysis. *Laterality* 9, 411-419.
- ELIAS L. J., BRYDEN M. P., 1998. Footedness is a better predictor of language lateralisation than handedness. *Laterality* 3, 41-51.
- FISCHER R. S., ALEXANDER M. P., GABRIEL C., GOULD E., MILONE J., 1991. Reversed lateralization of cognitive functions in right handers. Exceptions to classical aphasiology. *Brain* 114, 245-261.
- GERRITS R., VAN DER HAEGEN L., BRYLSBAERT M., VINGERHOETS G., 2019. Laterality for recognizing written words and faces in the fusiform gyrus covaries with language dominance. *Cortex* 117, 196-204.
- GLASSER M. F., COALSON T. S., ROBINSON E. C., HACKER C. D., HARWELL J., YACOB E., UGURBIL K., ANDERSSON J., BECKMANN C. F., JENKINSON M., SMITH S. M., VAN ESSEN D. C., 2016a. A multi-modal parcellation of human cerebral cortex. *Nature* 536, 171-178.
- GLASSER M. F., SMITH S. M., MARCUS D. S., ANDERSSON J. L., AUERBACH E. J., BEHRENS T. E., COALSON T. S., HARMS M. P., JENKINSON M., MOELLER S., ROBINSON E. C., SOTIROPOULOS S. N., XU J., YACOB E., UGURBIL K., VAN ESSEN D. C., 2016b. The Human Connectome Project's neuroimaging approach. *Nat Neurosci* 19, 1175-1187.
- GOLDENBERG G., 2013a. Apraxia in left-handers. *Brain* 136, 2592-2601.
- GOLDENBERG G., 2013b. *Apraxia: The cognitive side of motor control*. Oxford University Press, Oxford.
- GOLDENBERG G., RANDERATH J., 2015. Shared neural substrates of apraxia and aphasia. *Neuropsychologia* 75, 40-49.
- GRABOWSKA A., GUT M., BINDER M., FORSBERG L., RYMARCYK K., URBANIK A., 2012. Switching handedness: fMRI study of hand motor control in right-handers, left-handers and converted left-handers. *Acta Neurobiol. Exp.* 72, 439-451.
- GREENFIELD P. M., 1991. *Language, tools and brain: The ontogeny and phylogeny of hierarchically organized sequential behavior*. *Behav. Brain Sci.* 14, 531-551.
- HABERLING I. S., BADZAKOVA-TRAJKOV G., CORBALLIS M. C., 2011. Callosal tracts and patterns of hemispheric dominance: a combined fMRI and DTI study. *Neuroimage* 54, 779-786.
- HEILMAN K. M., 1997. *Handedness*. [W] *Apraxia: The neuropsychology of action*. ROTH L. J. G., HEILMAN K. M. (red.). Psychology Press/Erlbaum (UK) Taylor & Francis, Hove, England, 19-28.
- HOWELLS H., THIEBAUT DE SCHOTTEN M., DELL'ACQUA F., BEYH A., ZAPPALA G., LESLIE A., SIMMONS A., MURPHY D. G., CATANI M., 2018. Frontoparietal Tracts Linked to Lateralized Hand Preference and Manual Specialization. *Cereb Cortex* 28, 2482-2494.
- JANG H., LEE J. Y., LEE K. I., PARK K. M., 2017. Are there differences in brain morphology according to handedness? *Brain Behav.* 7, e00730.
- JOHNSTON D. W., NICHOLLS M. E., SHAH M., SHIELDS M. A., 2009. Nature's experiment? Handedness and early childhood development. *Demography* 46, 281-301.
- JOLIOT M., TZOURIO-MAZOYER N., MAZOYER B., 2016. Intra-hemispheric intrinsic connectivity asymmetry and its relationships with handedness and language lateralization. *Neuropsychologia* 93, 437-447.
- KARLSSON E. M., JOHNSTONE L. T., CAREY D. P., 2019. The depth and breadth of multiple perceptual asymmetries in right handers and non-right handers. *Laterality* 24, 707-739.
- KIMURA D., ARCHIBALD Y., 1974. Motor functions of the left hemisphere. *Brain* 97, 337-350.
- KLICHOWSKI M., KRÓLICZAK G., 2017. Numbers and functional lateralization: a visual half-field and dichotic listening study in proficient bilinguals. *Neuropsychologia* 100, 93-109.
- KNECHT S., DRAGER 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, 2512-2518.
- KONG A., THORLEIFSSON G., FRIGGE M. L., VILHJALMSSON B. J., YOUNG A. I., THORGEIRSSON T. E., BENONISDOTTIR S., ODDSSON A., HALLDORSSON B. V., MASSON G., GUDBJARTSSON D. F., HELGASON A., BJORNSDOTTIR G., THORSTEINSDOTTIR U., STEFANSSON K., 2018. The nature of nurture: Effects of parental genotypes. *Science* 359, 424-428.
- 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, 2396-2410.

- KRÓLICZAK G., PIPER B. J., FREY S. H., 2011. *Atypical lateralization of language predicts cerebral asymmetries in parietal gesture representations*. *Neuropsychologia* 49, 1698-1702.
- KRÓLICZAK G., PIPER B. J., FREY S. H., 2016. *Specialization of the left supramarginal gyrus for hand-independent praxis representation is not related to hand dominance*. *Neuropsychologia* 93, 501-512.
- KRÓLICZAK G., BUCHWALD M., POTOK W., PRZYBYLSKI L., 2018. *Ręczność, prakcja i język: nowe spojrzenie na delikatną triadę*. *Polskie Forum Psychologiczne* 23, 22-34.
- KRÓLICZAK G., GONZALEZ C., CAREY D., 2019a. *Editorial: Manual Skills, Handedness, and the Organization of Language in the Brain*. *Front. Psychol.* 10: 930, 1-4.
- KRÓLICZAK G., GONZALEZ C. L. R., CAREY D. P., 2019b. *Manual Skills, Handedness, and the Organization of Language in the Brain*. *Frontiers Media, Lausanne*.
- KRÓLICZAK G., PIPER B. J., POTOK W., BUCHWALD M., KLEKA P., PRZYBYLSKI L., STYRKOWIEC P. P., 2020. *Praxis and language organization in left-handers*. *Acta Neuropsychol.* 18.
- MCMANUS I. C., 1980. *Handedness in twins: a critical review*. *Neuropsychologia* 18, 347-355.
- MICHEL G. F., 2018. *How Might the Relation of the Development of Hand Preferences to the Development of Cognitive Functions be Examined During Infancy: A Sketch?* *Front. Neurosci.* 11, 739.
- MICHEL G. F., BABIK I., NELSON E. L., CAMPBELL J. M., MARCINOWSKI E. C., 2013. *How the development of handedness could contribute to the development of language*. *Dev. Psychobiol.* 55, 608-620.
- MILENKOVIC S., DRAGOVIC M., 2013. *Modification of the Edinburgh Handedness Inventory: a replication study*. *Laterality* 18, 340-348.
- POTOK W., MASKIEWICZ A., KRÓLICZAK G., MARANGON M., 2019. *The temporal involvement of the left supramarginal gyrus in planning functional grasps: A neuronavigated TMS study*. *Cortex* 111, 16-34.
- PRZYBYLSKI L., KRÓLICZAK G., 2017. *Planning functional grasps of simple tools invokes the hand-independent praxis representation network: an fMRI study*. *J. Int. Neuropsychol. Soc.* 23, 108-120.
- RASMUSSEN T., MILNER B., 1977. *The role of early left-brain injury in determining lateralization of cerebral speech functions*. *Ann. NY Acad. Sci.* 299, 355-369.
- SCHMITZ J., LOR S., KLOSE R., GUNTURKUN O., OCKLENBURG S., 2017. *The functional genetics of handedness and language lateralization: insights from gene ontology, pathway and disease association analyses*. *Front. Psychol.* 8, 1144.
- STYRKOWIEC P. P., NOWIK A. M., KRÓLICZAK G., 2019. *The neural underpinnings of haptically guided functional grasping of tools: An fMRI study*. *Neuroimage* 194, 149-162.
- THIEBAUT DE SCHOTTEN M., FRIEDRICH P., FORKEL S. J., 2019. *One size fits all does not apply to brain lateralisation: Comment on "Phenotypes in hemispheric functional segregation? Perspectives and challenges" by Guy Vingerhoets*. *Phys. Life Rev.* 30, 30-33.
- TZOURIO-MAZOYER N., ZAGO L., MAZOYER B., 2019. *What can we learn from healthy atypical individuals on the segregation of complementary functions?: Comment on "Phenotypes in hemispheric functional segregation? Perspectives and challenges" by Guy Vingerhoets*. *Phys. Life Rev.* 30, 34-37.
- VALLORTIGARA G., ROGERS L. J., BISAZZA A., 1999. *Possible evolutionary origins of cognitive brain lateralization*. *Brain Res. Brain Res. Rev.* 30, 164-175.
- VAN DER HAEGEN L., WESTERHAUSEN R., HUGDAHL K., BRYSSBAERT M., 2013. *Speech dominance is a better predictor of functional brain asymmetry than handedness: a combined fMRI word generation and behavioral dichotic listening study*. *Neuropsychologia* 51, 91-97.
- VEALE J. F., 2014. *Edinburgh Handedness Inventory - Short Form: a revised version based on confirmatory factor analysis*. *Laterality* 19, 164-177.
- VINGERHOETS G., 2014. *Praxis, language, and handedness: a tricky triad*. *Cortex* 57, 294-296; discussion 306-298.
- VINGERHOETS G., 2019. *Phenotypes in hemispheric functional segregation? Perspectives and challenges*. *Phys. Life Rev.* 30, 1-18.
- 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, 763-777.
- VINGERHOETS G., ALDERWEIRELDT A. S., VANDEMAELE P., CAI Q., VAN DER HAEGEN L., BRYSSBAERT M., ACHTEN E., 2013. *Praxis and language are linked: evidence from co-lateralization in individuals with atypical language dominance*. *Cortex* 49, 172-183.
- WIBERG A., NG M., AL OMRAN Y., ALFARO-ALMAGRO F., MCCARTHY P., MARCHINI J., BENNETT D. L., SMITH S., DOUAUD G., FURNISS D., 2019. *Handedness, language areas and neuropsychiatric diseases: insights from brain imaging and genetics*. *Brain* 142, 2938-2947.
- WILLEMS R. M., VAN DER HAEGEN L., FISHER S. E., FRANCKX C., 2014. *On the other hand: including left-handers in cognitive neuroscience and neurogenetics*. *Nat. Rev. Neurosci.* 15, 193-201.

KOSMOS Vol. 69, 1, 123–134, 2020

GRZEGORZ KRÓLICZAK, WERONIKA POTOK, AGNIESZKA M. NOWIK

*Faculty of Psychology and Cognitive Science, Adam Mickiewicz University, 89 Szamarzewskiego Str., 60-568 Poznań, E-mail:
krolgreg@amu.edu.pl*

LANGUAGE, PRAXIS AND HANDEDNESS: A TRICKY TRIAD FROM THE PERSPECTIVE OF LEFTHANDEDNESS

Summary

Current neuroimaging work reveals the existence of, handedness independent, different phenotypes of the layout of brain functions, which are supported by complex and multidimensional neural circuits. Exploration and explanation of transitions between different functional phenotypes can be made easier by studying left-handed people, among whom atypical cases are more common. Certain advantage can be gained from examining functions which are closely related with each other. Investigations of the strength of their relationships, as well as directions of segregation of such functions are the more informative, the more cases of atypical relationships and dissociations can be found. This work shows that such research can give new insights into functional organization of the brain, and lateralization/organization of language and praxis, as well as their unclear links to handedness are used as examples.

Key words: functional magnetic resonance imaging, lateralization of functions, laterality indices, regions of interest, segregation, dissociations