

Korowe mechanizmy pamięci w ujęciu funkcjonalnym. Perspektywa biolingwistyczna¹

Cortical memory mechanisms in the functional grasp: A biolinguistic perspective

Adrian P. Krysiak

INSTYTUT JĘZYKOZNAWSTWA, UNIWERSYTET IM. ADAMA MICKIEWICZA
AL. NIEPODLEGŁOŚCI 4, 61-874 POZNAŃ

adrian_krysiak@wp.pl

Dedykowane Zofii i Piotrowi Maduziom

Abstract

This paper presents correlations between language and memory with specific focus given to working memory. Cortico-cortical and cortical-striatal-cortical interactions for language processing are proposed, and therein, a neurocognitive network connecting temporal, parietal and prefrontal cortices is discussed. This approach is explored with the framework of Baddeley's model of working memory, language origins, and some psychopathologies and genetic linguistics.

1. Wprowadzenie

Pamięć jest zjawiskiem niejednorodnym. W literaturze fachowej bywa opisywana w rozmaity sposób (np. Longstaff 2006: sekcja Q; Sadowski 2006: rozdział 20). Przyjmując, że zasadnie jest mówić o dwóch głównych paradygmatach badań nad pamięcią: magazynowej koncepcji pamięci (model modalny) (Atkinson, Shiffrin 1968) oraz koncepcji pamięci operacyjnej (Baddeley, Hitch 1974; Baddeley 1992, 2000, 2003), skupimy się tutaj na drugim modelu (część 2 artykułu).

Pamięć operacyjna to „zdolność do zapamiętania informacji przez krótki czas i manipulowania nimi. Odgrywa ona istotną rolę w organizacji

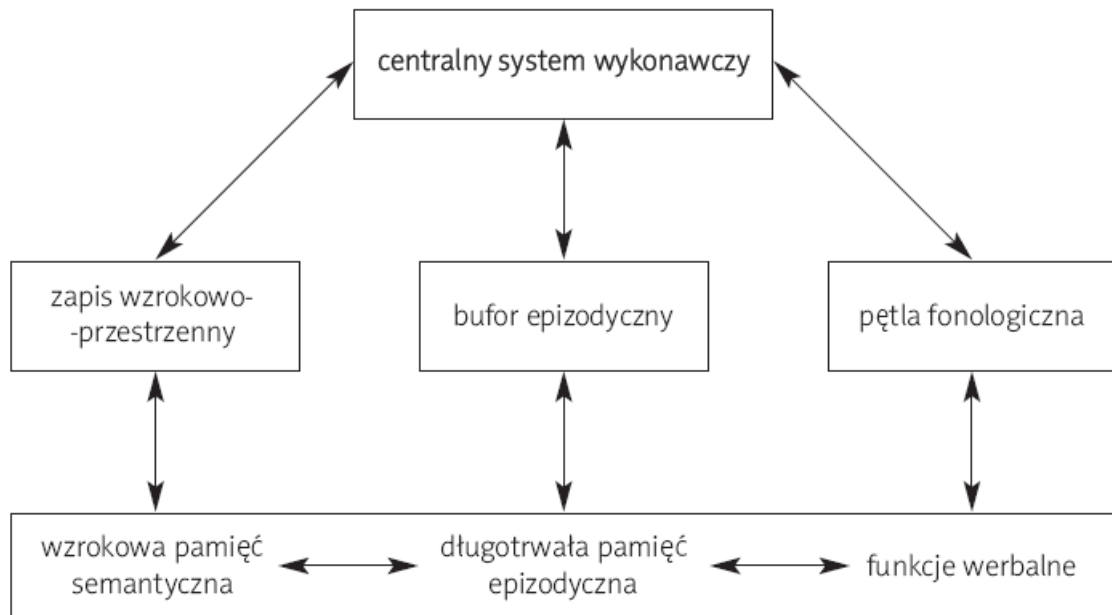
¹ Autor pragnie podziękować Dr. P. Nowakowskiemu z Instytutu Językoznawstwa za przejrzanie pierwszej wersji tekstu. Oczywiście za wszelkie niedociągnięcia odpowiada wyłącznie niżej podpisany.

złożonych funkcji poznawczych, procesach adaptacyjnych, plastyczności psychicznej i świadomości” (Borkowska 2006). Ta ogólna definicja czyni zadość intuicjom wielu badaczy. Należy jednak zaznaczyć, iż klasycznie pojmowany system pamięci operacyjnej nie pełni wszystkich tych funkcji. Niektórzy naukowcy (np. Aboitiz *et al.* 2006) zwracają uwagę, iż korowe mechanizmy pamięci krótkoterminowej obsługują jeszcze procesy uwagowe oraz angażują więcej modalności niż założono w modelu Baddeleya. Proponują zatem wprowadzenie nowego terminu, np. „pamięć aktywna” (*active memory*), co nie wydaje nam się tutaj dobrym rozwiązaniem. Pozostając przy zastanej nomenklaturze, będziemy więc pisać o „korowych mechanizmach pamięci” ze szczególnym uwzględnieniem systemu pamięci operacyjnej.

Prowadzi się obecnie zakrojone na szeroką skalę badania nad związkami między systemem pamięci operacyjnej a funkcjami wykonawczymi oraz nabywaniem i przetwarzaniem języka (część 5), jak również dysfunkcjami tego systemu a występowaniem niektórych zaburzeń psychicznych (część 3). Warto nadmienić, iż udało się anatomicznie zlokalizować niektóre elementy tak rozumianego systemu (część 4) oraz wskazuje się na ich funkcjonowanie w ujęciu ewolucyjnym (część 6).

2. Model pamięci operacyjnej

W systemie pamięci operacyjnej wyróżnia się uwagowo-kontrolny centralny system wykonawczy (*central executive*), pełniący funkcje kontrolne i regulacyjne w stosunku do trzech podsystemów: diagramu wzrokowo-przestrzennego (*visuospatial sketchpad*), buforu epizodycznego² (*episodic buffer*) i pętli fonologicznej (*phonological loop*) (por. ryc. 1).



² Element wprowadzony w Baddeley (2000).

Ryc. 1 Model pamięci operacyjnej (za: Borkowska 2006). W tym modelu wzrokowa pamięć semantyczna (*visual semantics*), długotrwała pamięć epizodyczna (*episodic LTM*) oraz funkcje werbalne (*language*) to systemy skryształizowane (*crystallized systems*). Reszta to struktury płynne (*fluid systems*).

Centralny system wykonawczy odbiera informacje z różnych modalności zmysłowych i przechowuje je przez krótki czas, potrzebny do wykonania danego zadania. Pętla fonologiczna składa się z magazynu fonologicznego, który przechowuje dźwięki mowy, oraz kontrolnego systemu artykulacyjnego, pozwalającego na odświeżanie informacji poprzez powtarzanie subwokalne (powtórki wewnętrzne), dzięki czemu pętla fonologiczna ułatwia akwizycję języka (Baddeley *et al.* 1998; Baddeley 2003). Odświeżona informacja trafia z powrotem do magazynu fonologicznego, do którego docierają też informacje z pamięci sensorycznej oraz długoterminowej. Jako że artykulacja jest procesem przebiegającym w czasie rzeczywistym, pojemność magazynu fonologicznego nie zależy od liczby elementów, tylko ograniczona jest czasowo (1,5–2 sekund, bez odświeżenia³). Diagram wzrokowo-przestrzenny przechowuje informacje wzrokowe i przestrzenne (pojemność: 3–4 elementów pamięciowych), pochodzące z pamięci ikonicznej lub magazynu pamięci długotrwałej. Zaangażowany jest podczas wykonywania zadań wzrokowych i przestrzennych. Bufor epizodyczny z kolei, tymczasowo przechowując podobne, ale pochodzące z różnych źródeł informacje, tworzy kontekst niezbędny dla oceny nowych informacji i, w konsekwencji, przyspiesza procesy decyzyjne (na podst. Baddeley, Hitch 1974; Baddeley 1992, 2000, 2003; Borkowska 2006; Sadowski 2006).

Tak pojęty system pozwala zgromadzić i manipulować informacją niezbędną do wykonania złożonych czynności i procesów, takich jak rozumowanie, nabywanie języka, rozumienie mowy, uczenie się L2, porządkowanie chronologiczne, planowanie przestrzenne i wiele innych (zob. też części 4 i 5).

3. Neuroanatomia korowych mechanizmów pamięci

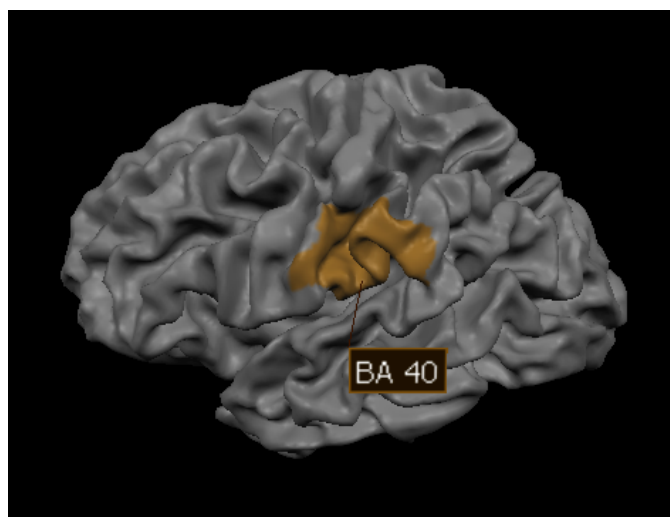
Cytoarchitektonika obszarów językowych (Broki i Wernickego) mózgu wynika z braku bezpośredniego połączenia między pierwszorzędową korą słuchową (BA 41) a, odpowiadającą za kontrolę artykulatorów, pierwszorzędową korą ruchową (BA 4). Ich połączenia przebiegają przez dolne okolice czołowe (BA 44, 45) oraz górne okolice skroniowe (BA 22, 42⁴) (Deacon 1992; Pulvermüller 2002).

Na anatomie neuroanatomii korelatów pamięci operacyjnej należy spojrzeć w szerszym kontekście. Zarówno u człowieka (*Homo sapiens*), jak i makaka (*Macaca mulatta*) wyróżnić możemy dwa strumienie słuchowe: brzuszny, przebiegający przez tylne okolice górnego zakrętu skroniowego (*anterior superior temporal gyrus*) oraz grzbietowy, dający projekcje do dolnej okolicy ciemieniowej (*inferior parietal lobe*) (Kaas, Hackett 1999;

³ Baddeley, Hitch (1974); Baddeley *et al.* (1975); Baddeley (2002).

⁴ Zakręt skroniowy przedni poprzeczny (zakręt Heschla) (*transverse temporal gyrus*).

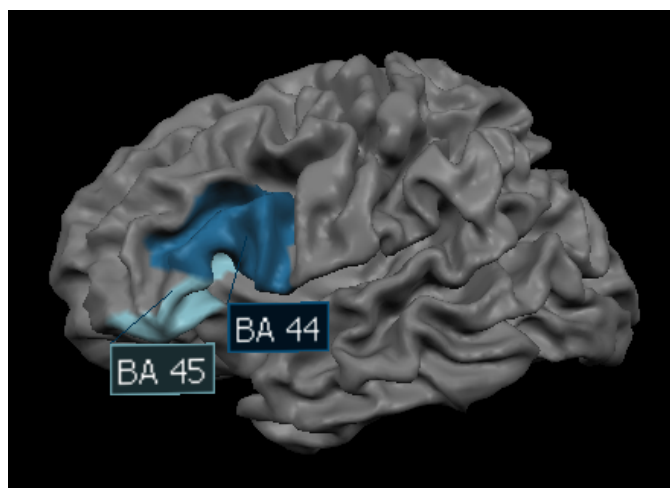
Tian *et al.* 2001). Ponadto, pierwszy daje projekcje do brzusznobocznych okolic przedczołowych (12 i 45), a drugi do grzbietowobocznych⁵ (8, 46) (Romanski *et al.* 1999; Aboitiz *et al.* 2006). Pasternak i Greenlee (2005) podają, iż szlaki te zaangażowane są przy zadaniach obciążających słuchową pamięć operacyjną. Co więcej, w wyżej opisywanym szlaku skroniowym wyróżnić można dodatkowo część zlokalizowaną przy korowej płaszczyźnie nadskroniowej (*supratemporal cortical plane*), która bierze udział w wytwarzaniu mowy, oraz znajdującą się w tylnych obszarach lewej górnej bruzdy skroniowej (*posterior left superior temporal sulcus*), związanej z pamięcią werbalną (*verbal recall*) (Wise *et al.* 2001; za: Aboitiz *et al.* 2006). Pamięć werbalna z kolei obsługuje mechanizm powtórek (pętla fonologiczna). Tak więc pętla fonologiczna jest wyspecjalizowanym słuchowo-głosowym sensomotorycznym szlakiem nerwowym, łączącym tylne obszary skroniowe z dolną okolicą płata ciemieniowego (BA 39, 40) oraz brzusznoboczną (wentrolateralną) korą przedczołową (BA 44, 45) (Aboitiz *et al.* 2010). Ściślej, magazyn fonologiczny lokalizuje się w okolicy lewego zakrętu nadbrzeżnego (BA 40) (ryc. 2⁶), kontrolny system artykulacyjny z kolei — w polu Broki (BA 44, 45) (ryc. 3) (Baddeley 2003; Aboitiz *et al.* 2006). Liczne badania potwierdziły funkcjonalne związki między polami Wernickego i Broki a zakrętem nadbrzeżnym przy przetwarzaniu języka, jak i zlokalizowały sieci odpowiedzialne za krótkoterminową werbalną pamięć nazw w obszarach skroniowo-ciemieniowych oraz dolnego zakrętu czołowego (Ojemann 1991, 2003).



Ryc. 2 Zakręt nadbrzeżny (BA 40) lewej półkuli, gdzie znajduje się magazyn fonologiczny.

⁵ Borkowska (2006) pisze, że grzbietowoboczne okolicy kory przedczołowej są najważniejszym obszarem dla funkcjonowania pamięci roboczej, gdyż stanowią neuronalne podłoże centralnego systemu wykonawczego.

⁶ Wszystkie skany zostały wykonane przy pomocy programu „BrainVoyager Brain Tutor”.



Ryc. 3 Obszar Broki (BA 44, 45), gdzie zlokalizowany został kontrolny system artykulacyjny.

4. Dysfunkcje systemu pamięci operacyjnej w etiopatogenezie schorzeń psychicznych, SLI oraz wybranych chorób neurodegeneracyjnych

Rozpoznanie zaburzeń pamięci operacyjnej u chorych na schizofrenię i chorobę afektywną dwubiegunową⁷ oraz u ich zdrowych krewnych pierwszego stopnia doprowadziło do uznania tych deficytów za kognitywne markery endofenotypowe predyspozycji do zachorowania (Rybakowski, Borkowska 2002; Zalla *et al.* 2004; Borkowska 2006, 2009; Hintze *et al.* 2007). W ocenie dysfunkcji pamięci operacyjnej korzysta się najczęściej z testów psychometrycznych, takich jak: Test Sortowania Kart Wisconsin (*Wisconsin Card Sorting Test* — WCST), badający wzrokową pamięć operacyjną Test N-back, składający się z części RCNb (*reading color names in black*) i NCWd (*naming color of word — different*) Test Łączenia Punktów Reitana A i B (*Trail Making Test A&B*), a także Test Stroopa (*Color Word Interference Test*), Test Symboli Cyfr, Test Powtarzania Cyfr, Test Wieży Hanoi, Test Fluencji Słownej oraz Test Powtarzania Cyfr Wspak (Rybakowski, Borkowska 2002; Rybakowski *et al.* 2003; Rybakowski *et al.* 2005; Borkowska 2006, 2009; Hintze *et al.* 2007).

Dowodzono, iż układy neuroprzekaźnikowe mają znaczenie dla funkcjonowania systemu pamięci operacyjnej. Dotyczy to przede wszystkim układu dopaminergicznego, chociaż układy glutaminergiczny i gabaergiczny oraz przekąźnictwo noradrenergiczne, serotoninericzne oraz neurotrofiny (w tym czynnik neurotropowy pochodzenia mózgowego — *brain-derived neurotrophic factor* — BDNF; patrz niżej) również odgrywają istotną rolę. Warto nadmienić, że dopamina jest istotnym neuromodulatorem w korze przedczołowej, a pozostałe wymienione układy przynajmniej pośrednio regulują jej aktywność (na podstawie Goldman-

⁷ Obraz kliniczny tych schorzeń — zob. np. Dacre, Kopelman (2004), rozdział 11: Ocena psychiatryczna.

Rakic *et al.* 2000; Rybakowski *et al.* 2005; Borkowska 2006; Longstaff 2006; Rybakowski *et al.* 2006). Jak podaje Borkowska (2006: 40):

Badania z zakresu genetyki molekularnej wykazały związek pomiędzy polimorfizmem genów dla układu dopaminergicznego i glutaminergicznego mózgu a sprawnością pamięci operacyjnej w schizofrenii oraz pomiędzy polimorfizmem genu BDNF a pamięcią operacyjną w chorobie afektywnej dwubiegunowej.

Ściślej, badano związki między funkcjonowaniem pamięci operacyjnej a polimorfizmem Val158Met⁸ genu katecholotlenometylotransferazy (*catechol-O-methyl transferse*) (COMT)⁹, polimorfizmem genu receptora D1¹⁰, polimorfizmem 141 ins/del genu receptora D2, polimorfizmem genu transportera dopaminy (DAT), 1287 A/G NET, a także polimorfizmami genów DISC-1 (gen predyspozycji do schizofrenii), G72 (gen dotyczący przekąźnictwa glutaminergicznego) oraz różne polimorfizmy BDNF¹¹ — Val66Met i C-270T¹².

Bądź co bądź, nowe badania, skupiające się na wpływie genów związanych z układem glutaminergicznym mózgu na system pamięci operacyjnej w normie i patologii, dobrze oddają złożoność zagadnienia i nie pozwalają traktować schorzeń psychicznych *en bloc*.

[S]twierdzono, że chorzy na schizofrenię z genotypem T/T polimorfizmu Ex12+894T/G genu FYN uzyskali mniej błędów perseweracyjnych w teście WCST, w porównaniu z chorymi posiadającymi inne genotypy. Zależności takich nie stwierdzono w grupie pacjentów z chorobą afektywną dwubiegunową i osób zdrowych (...) Wyniki tych badań wskazują na możliwe związki pomiędzy polimorfizmem genu FYN, determinującym czynność układu glutaminergicznego a sprawnością pamięci operacyjnej u chorych na schizofrenię. W badaniach innego polimorfizmu — 93A/G podobne zależności

⁸ Jest to polimorfizm związany z zamianą aminokwasu waliny na metioninę w kodonie 108/158 (Borkowska 2006).

⁹ O-metylotransferaza katecholowa jest głównym enzymem biorącym udział w degradacji katecholamin (w tym dopaminy w korze przedczołowej).

¹⁰ Chorzy na schizofrenię z genotypem G/G tego genu uzyskali gorsze wyniki we wszystkich wymiarach Testu Sortowania Kart Wisconsin, w porównaniu z chorymi mającymi inne genotypy (Rybakowski *et al.* 2005).

¹¹ BDNF jest jednym z ważniejszych czynników biorących udział w procesach pamięci i uczenia się (Borkowska 2006).

¹² Dodatkowo badanie porównujące zdolności pacjentów z chorobą afektywną dwubiegunową posiadających genotypy BDNF Val/Val i Val/Met w rozwiązywaniu Testu Wisconsin wykazało, iż chorzy posiadający allel metioninowy uzyskali gorsze wyniki we wszystkich obszarach testu (Rybakowski *et al.* 2003; Borkowska 2006). Takiej zależności nie zaobserwowano w przypadku chorych na schizofrenię, którzy jednak (z genotypem Val/Val) lepiej wykonali Test N-back, czego nie stwierdzono w przypadku chorych na chorobę afektywną dwubiegunową.

stwierdzono u chorych na schizofrenię i u osób zdrowych, ale nie u osób z chorobą afektywną dwubiegunową (Borkowska 2006: 40).

Poza schorzeniami psychicznymi również specyficzne zaburzenie rozwoju językowego (*Specific Language Impairment* — SLI) jest łączone z dysfunkcją werbalnej pamięci operacyjnej (model fonologiczny i funkcjonalny) (Montgomery 2003; Webster, Shevell 2004). Oprócz tego badania z zakresu neurobiologii SLI sugerują rolę takich czynników etiologicznych jak dysplazja korowa, obustronny zanik tkanki nerwowej w okolicach bruzdy Sylwiusza i wyspy (*isnula*), nieprawidłowości w strukturze istoty białej oraz polimorfizm pojedynczego nukleotydu genu *CNTNAP2* (Montgomery 2003; Webster, Shevell 2004; Vernes *et al.* 2008; Krysiak 2010b).

Poza tym liczne badania wskazują na dysfunkcje pamięci operacyjnej (zwłaszcza centralnego systemu wykonawczego i mechanizmów uwagowych) u chorych na choroby neurodegeneracyjne, takie jak choroba Parkinsona czy Alzheimerera (Baddeley *et al.* 1991; Baddeley 1992; Baddeley, Della Sala 1996; Baddeley *et al.* 2001; Kensinger *et al.* 2003; Germano, Kinsella 2005; Hochstadt *et al.* 2006; Krysiak 2011b).

5. Rola korowych mechanizmów pamięci w przetwarzaniu języka

System pamięci operacyjnej zaangażowany jest w procesy nabywania i przetwarzania języka (Baddeley 1992, 2000, 2003; Baddeley *et al.* 1998) na różnych poziomach; nie tylko fonologicznym, ale też semantycznym, syntaktycznym i leksykalnym (Just, Carpenter 1992; Caplan, Waters 1999; Hickock, Poeppel 2000; Bookheimer 2002; Montgomery 2003).

Mimo iż nadal szeroko dyskutuje się o charakterze mechanizmów przetwarzania języka (Pinker 1991, 1998; Alegre, Gordon 1999; Barrett, Kurzban 2006; Gupta, Tisdale 2009; Koziarski, Krysiak 2010), to bezspornie mówić można o neuronalnych korelatach języka. Do najważniejszych należą, zlokalizowane najczęściej w lewej półkuli, okolica trzeciego dolnego zakrętu czołowego (BA 44, 45)¹³, okolica zakrętu skroniowego górnego (tylna trzecia część) (BA 22)¹⁴, łącząca je wiązka włókien kojarzeniowych — pęczek łukowaty (*arcuate fasciculus*), a także zakręty: nadbrzeżny (*supramarginal gyrus*) (BA 40), kątowy (*angular gyrus*) (BA 39), wrzecionowaty (*fusiform gyrus*) (BA 37). Dane te pozostają aktualne, mimo iż obecnie rezygnuje się ze ścisłego przyporządkowania funkcji językowych konkretnym obszarom mózgowia, podkreślając rolę neuroplastyczności (Plaza *et al.* 2009) oraz sieci neuronowych wraz z ich wzajemnymi powiązaniem (ang. *interconnected neural networks; neurocognitive networks*) (Aboitiz, García 1997).

¹³ Obszar Broki.

¹⁴ Obszar Wernickego.

Aboitiz (1995), Aboitiz, García (1997) i Aboitiz *et al.* (2006) piszą o korowo-korowych szlakach nerwowych dla przetwarzania języka, a dokładniej o systemie skroniowo-ciemieniowo-przedczołowych sieci neuronowych pamięci operacyjnej (*temporoparietal-prefrontal working memory networks*). Ich propozycję rozszerzyć można o struktury podkorowe. Niektórzy naukowcy (Ojemann 1991; Lieberman 2002, 2007) sugerują szlak korowo-prążkowiowo-korowy (*cortical-striatal-cortical*), wskazując na rolę jąder podstawy (*basal ganglia*) i innych podkorowych struktur zaangażowanych w kontrolę motoryczną (w tym produkcję mowy) i składnię¹⁵. Interakcje podkorowo-korowe oraz ich znaczenie funkcjonalne zostały potwierdzone w badaniach empirycznych. Na przykład populacje neuronów skorupy (*putamen*) dają projekcje przez struktury podkorowe do korowych, odpowiedzialnych za wyższe czynności psychiczne, takie jak uwaga czy rozumienie znaczenia na poziomie składniowym. Szlaki nerwowe jąder podstawy dają projekcje również do grzbietowobocznej części kory przedczołowej (*dorsolateral prefrontal cortex*) (Cummings 1993; Lieberman 2007).

W kontekście tego artykułu szczególnie istotne wydają się wyniki badań nad aktywnością mózgu w trakcie wykonywania Testu Sortowania Kart Wisconsin (WCST) (Monchi *et al.* 2001). Czynnościowe obrazowanie metodą jądrowego rezonansu magnetycznego (efMRI) wykazało obustronną aktywność kory przedczołowej, jąder podstawy i wzgórza (*thalamus*). W przypadku, gdy badani musieli odwołać się do informacji przechowywanych przez pamięć operacyjną, zaobserwowano aktywność grzbietowobocznej części kory przedczołowej, a konieczność zmiany kryterium sortowania kart wiązała się z aktywnością szlaku korowo-prążkowiowo-korowego, w tym jądra ogoniastego (*caudate nucleus*), skorupy, wzgórza i części środkowej brzuszobocznej kory przedczołowej (*mid-ventrolateral*).

6. Korowe mechanizmy pamięci a przetwarzanie języka w perspektywie ewolucyjnej

Z ewolucyjnego punktu widzenia zdolność do odbierania dźwięków jest starsza niż zdolność do ich wydawania (Gorzelańczyk, Nowakowski 1999). Sugestia Hurforda (2003), iż naśladowanie dźwięków mowy ludzkiej jest prostsze niż naśladowanie ekspresji mimicznej, ponieważ osobnik słyszy swój głos, wskazuje na dodatkowe zastosowania mechanizmu pętli fonologicznej. Uwaga, że najpierw pojawiły się te poziomy języka, które odnoszą się do rzeczywistości pozajęzykowej, mianowicie fonetyka, semantyka i pragmatyka, a dopiero później strukturalne — fonologia i morfosyntaktyka jest zaś zgodna z koncepcjami preadaptacji na różnych poziomach oraz egzaptacji neurolanych. Lieberman (2002, 2007) za

¹⁵ O związkach między aktywnością *FOXP2*, genu zaangażowanego w proces embrionalnego rozwoju tych struktur podkorowych, a upośledzeniem funkcji motorycznych mowy, zob. Lieberman (2002, 2007) i Vargha-Khadem *et al.* (2005) oraz część 6 niniejszej pracy.

egzaptacje, stanowiące podstawę dla składni oraz wielu złożonych ludzkich zachowań, uznaje neuronalne (korowe i podkorowe) mechanizmy kontroli motorycznej.

Jak napisaliśmy w części 3, okolice brzusznobocznej kory przedczołowej makaków (44/45) odbierają sygnały z brzuszno strumienia słuchowego (z grzbietowego też, tyle że w mniejszym stopniu), a także z dolnego obszaru skroniowego i śródcieniowego (*intraparietal*)/dolnego obszaru ciemieniowego. U człowieka okolice te stanowią neuronalne korelaty pętli fonologicznej. Tak więc postuluje się (Aboitiz 1995; Aboitiz, García 1997; Aboitiz *et al.* 2006) istnienie korowego sensomotorycznego słuchowo-głosowego szlaku nerwowego (*cortical sensorimotor auditory-vocal circuit*), który ewolucyjnie poprzedzał pojawienie się korowych szlaków językowych (m.in. obszarów Broki i Wernickego). Badania wykonane przy pomocy pozytonowej emisyjnej tomografii komputerowej (PET) (Gil-da-Costa *et al.* 2006) stwierdziły aktywność obszarów homologicznych do obszarów Broki i Wernickego w mózгах makaków podczas przetwarzania audytywnego. Reasumując, dane te potwierdzają, iż język powstał w wyniku złożonego procesu o znaczeniu przystosowawczym, który wymagał rozmaitych preadaptacji na poziomie korowym i podkorowym.

Wyniki badań genetycznych również wspierają przedstawioną tu hipotezę. Mutacja *FOXP2*, genu zaangażowanego między innymi w rozwój struktur podkorowych, o których roli w przetwarzaniu języka wspominaliśmy wcześniej, powoduje zaburzenia praktyki oralnej (Lai *et al.* 2000; Vargha-Khadem *et al.* 2005; Krysiak 2010b). Wskazuje się też (Dediu, Ladd 2007) na związki między genami *MCPH2* i *ASPM* (*MCPH5*), których mutacje powodują mikrocefalię (małogłowie), a dystrybucją tonów w językach świata. Istnieją poza tym dowody na działanie pozytywnej presji selekcyjnej na te geny u człowieka, ale nie u innych prymatów (Culotta 2005; Evans *et al.* 2005).

Rozwój korowego sensomotorycznego słuchowo-głosowego szlaku nerwowego umożliwił zdolność lepszego przywoływania zdarzeń minionych¹⁶ (Aboitiz 1995) oraz oznaczał zwiększenie pojemności pamięci słuchowej w zakresie roboczym (Aboitiz, Garcia 1997), co mogło być preadaptacją do powstania języka (Krysiak 2010a). Aboitiz i Schröter (2004) twierdzą ponadto, że w procesie ewolucji języka istniała presja selekcyjna na rozwój wokalizacji zwrotnych (*reciprocal vocalizations*) pomiędzy matką a dzieckiem.

Bądź co bądź, proponowane podejście mocno wspiera adaptacjonistyczny podgląd na ewolucję języka. Wymienione szlaki nerwowe mogły być elementem umożliwiającym lepsze wykorzystanie oraz modyfikację istniejącego systemu komunikacji symbolicznej, jak proponowało wielu autorów (m.in. Gorzelańczyk, Nowakowski 1999; Krysiak 2011a), a co było kluczowe w wyścigu zbrojeń, jaki się wtedy rozgrywał. Hauser, Chomsky i Fitch (Hauser *et al.* 2002) konstatują, iż

¹⁶ Inne korzyści selekcyjne, zob. np. Krysiak (2011a).

zdolność do rekursji jest tym, co wyróżnia ludzki sposób komunikacji. Twierdzą oni, że jest to różnica jakościowa. Jeśli jednak przyjąć, że rekursja zależna jest od sieci neuronowych pamięci operacyjnej, a te, jako się rzekło, powstały z wcześniejszych ewolucyjnie szlaków nerwowych, obecnych dziś u innych prymatów, to niezależnie od tego, czy zgadzamy się z propozycją Hausera, Chomsky'ego i Fitcha, musimy uznać, iż rekursja powstała jako adaptacja, w procesie stopniowym i kumulatywnym.

Większość autorów zgadza się, iż kanały wizualny i słuchowo-głosowy koewoluowały¹⁷, co w praktyce mogło oznaczać, iż ewolucja mowy była wspierana przez gestykulację (Hewes 1973; Gorzelańczyk, Nowakowski 1999). Niektórzy jednak (Bosman *et al.* 2005; Aboitiz *et al.* 2006) odnoszą się sceptycznie do hipotezy wyłożonej w (Arbib 2005), wedle której na pewnym etapie przed powstaniem mowy decydującą rolę w komunikacji symbolicznej miała odgrywać modalność inna niż słuchowo-głosowa. Zamiast tego sugerują, że neuroanatomicznym poprzednikiem obszaru przedczołowego człowieka mógł być układ podobny do korowego dolnego obszaru czołowego (*inferior frontal cortical domain*) u małp, odpowiedzialnego za wokalizację i kontrolę na poziomie krtani (*laryngeal control*).

Podsumowując, omawiane podejście wspiera, *mutatis mutandis*, zarówno ewolucyjną hipotezę pochodzenia języka (Pinker, Bloom 1990; Gorzelańczyk, Nowakowski 1999), jak i koncepcję koewolucji języka i mózgu (Deacon 1997), czy propozycję uznania języka za element fenotypu rozszerzonego (Krysiak 2011a) oraz wpisuje się w ogólny trend badań biolingwistycznych (Krysiak 2010a).

Bibliografia

- Aboitiz F. (1995) Working memory networks and the origin of language areas in the human brain. *Med Hypotheses* 44(6): 504–6.
- Aboitiz F., Aboitiz S., García R.R. (2010) The Phonological Loop: A Key Innovation in Human Evolution. *Curr Anthropol* 51(S1): S55–S65.
- Aboitiz F., García R.R., Bosman C., Brunetti E. (2006) Cortical memory mechanisms and language origins. *Brain Lang* 98: 40–56.
- Aboitiz F., García R.V. (1997) The evolutionary origin of the language areas in the human brain. A neuroanatomical perspective. *Brain Res Rev* 25(3): 381–96.
- Aboitiz F., Schröter C.G. (2004) Prelinguistic Evolution and Motherese: A Hypothesis on the Neural Substrates. *Behav Brain Sci* 27(4): 503–4.
- Alegre M., Gordon P. (1999) Rule-based versus associative processes in derivational morphology. *Brain Lang* 68: 347–54.
- Arbib M.A. (2005) From monkey-like action recognition to human language: An evolutionary framework for neurolinguistics. *Behav Brain Sci* 28: 105–67.
- Atkinson R.C., Shiffrin R.M. (1968) Human memory: A proposed system and its control processes. [w:] Spence K.W., Spence J.T. (red.) *The Psychology of learning and motivation: Advances in research and theory*. Tom 2. New York: Academic Press.

¹⁷ Okolica oczodołowa kory przedczołowej ma charakter multimodalny. Przyjmuje informacje zarówno słuchowe, jak i wzrokowe, dotykowe oraz smakowe. Uwagę tę można odnieść do zdania z Wprowadzenia, iż „korowe mechanizmy pamięci krótkoterminowej angażują więcej modalności niż założono w modelu Baddeleya”.

- Baddeley A.D. (1992) Working memory. *Science* 255, 556–9.
- Baddeley A.D. (2000) The episodic buffer: a new component of working memory? *Trends Cogn Sci* 4: 417–23.
- Baddeley A.D. (2002) Is Working Memory Still Working? *Eur Psychol* 7(2): 85–97.
- Baddeley A.D. (2003) Working memory: Looking back and looking forward. *Nat Rev Neurosci* 4: 829–39.
- Baddeley A.D., Baddeley H.A., Bucks R.S., Wilcock G.K. (2001) Attentional control in Alzheimer's disease. *Brain* 124: 1492–508.
- Baddeley A.D., Bressi S., Della Sala S., Logie R., Spinnler H. (1991) The decline of working memory in Alzheimer's disease. A longitudinal study. *Brain* 114: 2521–42.
- Baddeley A.D., Della Sala S. (1996) Working memory and executive control. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 351: 1397–404.
- Baddeley A.D., Gathercole S.E., Papagno C. (1998) The phonological loop as a language learning device. *Psychol Rev* 105: 158–173.
- Baddeley A.D., Hitch G. (1974) Working memory. [w:] Bower G. (ed.) *The Psychology of Learning and Motivation*. Academic Press: 47–89.
- Baddeley A.D., Thompson N., Buchanan M., (1975) Word Length and the Structure of Memory. *J Verb Learn Verb Behav* 14: 575–89.
- Barrett H.C., Kurzban R. (2006) Modularity in Cognition: Framing the Debate. *Psychol Rev* 113(3): 628–47.
- Bookheimer S. (2002) Functional fMRI of language: New approaches to understanding the cortical organization of semantic processing. *Annu Rev Neurosci* 25: 151–88.
- Borkowska A. (2006) Neuropsychologiczne i neurobiologiczne aspekty pamięci operacyjnej. *Neuropsychiatria i Neuropsychologia* 1: 31–42.
- Borkowska A. (2009) Znaczenie zaburzeń funkcji poznawczych i możliwości ich oceny w chorobach psychicznych. *Psychiatria w Praktyce Klinicznej* 2(1): 30–40.
- Bosman, C., López V., Aboitiz F. (2005) Sharpening Occam's razor: Is there necessity of a hand-signing stage prior to vocal communication? *Behav Brain Sci* 28: 128–9.
- Caplan D., Waters G.S. (1999) Verbal working memory and sentence comprehension. *Behav Brain Sci* 22: 77–126.
- Culotta E. (2005) What Genetic Changes Made Us Uniquely Human? *Science* 309: 91.
- Cummings J.L. (1993) Frontal-subcortical circuits and human behavior. *Arch Neurol* 50: 873–80.
- Dacre J., Kopelman P. (2004) *Badanie kliniczne* (tytuł oryginału: *A Handbook of Clinical Skills*). Przeł. B. Kamiński. Warszawa: Wydawnictwo Lekarskie PZWL.
- Deacon T.W. (1992) Cortical connections of the inferior arcuate sulcus cortex in the macaque brain. *Brain Res* 573(1): 8–26.
- Deacon T.W. (1997). *The symbolic species: The co-evolution of language and the brain*. New York: W.W. Norton.
- Dediu D., Ladd D.R. (2007) Linguistic tone is related to the population frequency of the adaptive haplogroups of two brain size genes, ASPM and Microcephalin. *Proc Natl Acad Sci USA* 104: 1944–9.
- Evans P.D., Gilbert S.L., Mekel-Bobrov N., Vallender E.J., Anderson J.R., Vaez-Azizi L.M., Tishkoff S.A., Hudson R.R., Lahn B.T. (2005) Microcephalin, a

Adrian P. Krysiak: Korowe mechanizmy pamięci w ujęciu funkcjonalnym. Perspektywa biolingwistyczna

- Gene Regulating Brain Size, Continues to Evolve Adaptively in Humans. *Science* 309: 1717–20.
- Germano C., Kinsella G.J. (2005) Working memory and learning in early Alzheimer's disease. *Neuropsychol Rev* 15(1): 1–10.
- Gil-da-Costa R., Martin A., Lopes M.A., Muñoz M., Fritz J.B., Braun A.R. (2006) Species-specific calls activate homologs of Broca's and Wernicke's areas in the macaque. *Nat Neurosci* 8: 1064–70.
- Goldman-Rakic P.S., Muly E.C., Williams G.V. (2000) D(1) receptors in prefrontal cells and circuits. *Brain Res Rev* 31(2–3): 295–301.
- Gorzelańczyk E.J., Nowakowski P. (1999) Pamięć, świadomość i biologiczne podłoże pochodzenia języka. *Investigationes Linguisticae* 7: 161–72.
- Gupta P., Tisdale J. (2009) Does phonological short-term memory causally determine vocabulary learning? Toward a computational resolution of the debate. *J Mem Lang* 61(4): 481–502.
- Hauser M.D., Chomsky N., Fitch W.T. (2002) The faculty of language: What it is, Who has it, and how did it evolve? *Science* 298: 1569–79.
- Hewes G.W. (1973) Primate communication and the gestural origin of language. *Curr Anthropol* 14(1–2): 5–24.
- Hickock G., Poeppel D. (2000) Towards a functional neuroanatomy of speech perception. *Trends Cognit Sci* 4: 131–8.
- Hintze B., Wciórka J., Borkowska A. (2007) Zaburzenia pamięci operacyjnej i funkcji wykonawczych u chorych na schizofrenię w okresie częściowej remisji objawów psychopatologicznych. *Psychiatria* 4(2): 45–52.
- Hochstadt J., Nakano H., Lieberman P., Friedman J. (2006) The roles of sequencing and verbal working memory in sentence comprehension deficits in Parkinson's disease. *Brain Lang* 97: 243–57.
- Hurford J. (2003) The Language Mosaic and its Evolution. [w:] Christiansen M.H., Kirby S. (red.) *Language Evolution: The States of the Art*. New York: Oxford University Press.
- Just M.A., Carpenter P.A. (1992) A capacity theory of comprehension: individual differences in working memory. *Psychol Rev* 99(1): 122–49.
- Kaas J.H., Hackett T.A. (1999) 'What' and 'where' processing in auditory cortex. *Nat Neurosci* 2: 1045–7.
- Kensinger E.A., Shearer D.K., Locascio J.J., Growdon J.H., Corkin S. (2003) Working memory in mild Alzheimer's disease and early Parkinson's disease. *Neuropsychology* 17(2): 230–9.
- Koziarski M., Krysiak A.P. (2010) Two Ways of Processing the Language: Associative Memory and Computational Rules. A Case of Modern Polish Language (w druku).
- Krysiak A.P. (2010a) Perspektywa bio- i neurolingwistyczna jako nowa determinanta w badaniach nad językiem. [w:] Mikołajczyk B., Taborek J., Zabrocki W. (red.): *Język w Poznaniu 1*. Poznań: Wydawnictwo Rys: 97–118.
- Krysiak A.P. (2010b) (Poli)geny na język. Prolegomena do lingwistyki genetycznej. *Investigationes Linguisticae* XX: 33–39.
- Krysiak A.P. (2011a) Język jako element rozszerzonego fenotypu. Przyczynek do aplikacji koncepcji rozszerzonego fenotypu w badaniach nad językiem. [w:] Juszczyk K., Mikołajczyk B., Taborek J., Zabrocki W. (red.) *Język w Poznaniu 2*. Poznań: Wydawnictwo Rys: 95–105.
- Krysiak A.P. (2011b) Zaburzenia języka, mowy i komunikacji w chorobie Parkinsona. *Neuropsychiatria i Neuropsychologia* 6(1): 36–42.

- Lai C.S.L., Fisher S.E., Hurst J.A., Levy E.R., Hodgson S, Fox M., Jeremiah S, Povey S., Jamison D.C., Green E.D., Vargha-Khadem F., Monaco A.P. (2000) The SPCH1 Region on Human 7q31: Genomic Characterization of the Critical Interval and Localization of Translocations Associated with Speech and Language Disorder. *Am J Hum Genet* 67: 357–368.
- Lieberman P. (2002) On the nature and evolution of the neural bases of human language. *Am J Phys Anthropol Suppl* 35: 36–62.
- Lieberman P. (2007) The evolution of human speech; Its Anatomical and neural bases. *Curr Anthropol* 48: 39–66.
- Longstaff A. (2006) *Neurobiologia* (tytuł oryginału: *Instant Notes Neuroscience*). Przekład zbiorowy pod redakcją A. Wróbla. Warszawa: Wydawnictwo Naukowe PWN.
- Monchi O., Petrides P., Petre V., Worsley K., Dagher A. (2001) Wisconsin Card Sorting Revisited: Distinct neural circuits participating in different stages of the task identified by event-related functional magnetic resonance imaging. *J Neurosci* 21:7733–41.
- Montgomery J.W. (2003) Working memory and comprehension in children with specific language impairment: what we know so far. *J Commun Disord* 36(3): 221–31.
- Ojemann G.A. (1991) Cortical organization of language. *J Neurosci* 11(8): 2281–7.
- Ojemann G.A. (2003) The neurobiology of language and verbal memory: observations from awake neurosurgery. *Int J Psychophysiol* 48(2): 141–6.
- Pasternak T., Greenlee M.W. (2005) working memory in primate sensory systems. *Nat Rev Neurosci* 6: 97–107.
- Pinker S. (1991) Rules of Language. *Science* 253: 530–5.
- Pinker S. (1998) Words and rules. *Lingua* 106: 219–42.
- Pinker S., Bloom P. (1990) Natural language and natural selection. *Behav Brain Sci* 13(4): 707–84.
- Plaza M., Gatignol P., Leroy M., Duffau H. (2009) Speaking without Broca's area after tumor resection. *Neurocase* 15(4): 294–310.
- Pulvermüller F. (2002) *The Neuroscience of Language*. Cambridge University Press.
- Romanski L.M., Tian B., Mishkin M., Goldman-Rakic P.S., Rauschecker J.P. (1999) Dual streams of auditory afferents target multiple domains in the primate prefrontal cortex. *Nat Neurosci* 2: 1131–6.
- Rybakowski J, Borkowska A. (2002) Eye movement and neuropsychological studies in first-degree relatives of schizophrenic patients. *Schizophr Res* 54: 105–10.
- Rybakowski J.K., Borkowska A., Czernski P.M., Dmitrzak-Weglarz M., Skibińska M., Kapelski P., Hauser J. (2006) Performance on the Wisconsin Card Sorting Test in schizophrenia and genes of dopaminergic inactivation (COMT, DAT, NET). *Psychiatry Res* 143(1):13–9.
- Rybakowski J.K., Borkowska A., Czernski P.M., Kapelski P., Dmitrzak-Weglarz M., Hauser J. (2005) An association study of dopamine receptors polymorphisms and the Wisconsin Card Sorting Test in schizophrenia. *J Neural Transm* 112: 1575–82.
- Rybakowski J.K, Borkowska A., Czernski P.M., Skibińska M., Hauser J. (2003) Polymorphism of the brain-derived neurotrophic factor gene and performance on a cognitive prefrontal test in bipolar patients. *Bipolar Disord* 5(6): 468–72.
- Sadowski B. (2006) *Biologiczne mechanizmy zachowania się ludzi i zwierząt*. Warszawa: Wydawnictwo Naukowe PWN.

Adrian P. Krysiak: Korowe mechanizmy pamięci w ujęciu funkcjonalnym. Perspektywa biolingwistyczna

- Tian B., Reser D., Durham A., Kustov A., Rauschecker J.P. (2001) Functional specialization in rhesus monkey auditory cortex. *Science* 292: 290–3.
- Vargha-Khadem F., Gadian D.G., Copp A., Mishkin M. (2005) FOXP2 and the neuroanatomy of speech and language. *Nat Rev Neurosci* 6(2):131–8.
- Vernes S.C., Newbury D.F., Abrahams B.S., Winchester L., Nicod J., Groszer M., Alarcón M., Oliver P.L., Davies K.E., Geschwind D.H., Monaco A.P., Fisher S.E. (2008) A functional genetic link between distinct developmental language disorders. *N Engl J Med* 359: 2337–45.
- Webster R.I., Shevell M.I. (2004) Neurobiology of specific language impairment. *J Child Neurol* 19: 471–81.
- Wise R.J., Scott S.C., Blank S.C., Mummery C.J., Murphy K., Warburton E.A. (2001) Separate neural subsystems within 'Wernicke's area'. *Brain* 124 (1): 83–95.
- Zalla T., Joyce C., Szöke A., Schürhoff F., Pillon B., Komano O., Perez-Diaz F., Bellivier F., Alter C., Dubois B., Rouillon F., Houde O., Leboyer M. (2004) Executive dysfunctions as potential markers of familial vulnerability to bipolar disorder and schizophrenia. *Psychiatry Res* 121(3):207–17.