

Modalitat signada, modalitat parlada i cervell: és amodal o multimodal, el llenguatge?

Joana Rosselló

Departament de Filologia Catalana i Lingüística General. Universitat de Barcelona (UB)

joana.rossello@ub.edu

Recepció: 04/09/2018, acceptació: 12/12/2018

Resum: Una lesió en les àrees perisilvianes de l'hemisferi esquerre sol produir una afàsia no fluent si és frontal, i fluent si és posterior, tant en parlants com en signants. Principalment per aquesta descoberta, s'afirma que la facultat de llenguatge, que residiria en aquestes àrees perisilvianes esquerreres, és independent de la modalitat parlada o signada. Ara, una avaluació de la recerca recent mostra que no hi ha proves concloents al respecte. La plasticitat transmodal concurrent amb la privació sensorial i un sistema primari multimodal per a la parla contribuirien a explicar una superposició neural per a ambdues modalitats que va més enllà de les àrees perisilvianes, la lateralització de les quals depèn de l'adquisició de la producció de la parla o del signar en la infantesa.

Mots clau: modalitat signada, amodalitat, multimodalitat, cervell i llenguatge

Modalidad signada, modalidad hablada y cerebro: ¿es el lenguaje amodal o multimodal?

Resumen: Una lesión en las áreas perisilvianas del hemisferio izquierdo suele producir una afasia no fluente si es frontal, y fluente si es posterior, tanto en hablantes como signantes. Principalmente por este descubrimiento, se afirma que la facultad de lenguaje, que residiría en dichas áreas, es independiente de la modalidad hablada o signada. Sin embargo, una evaluación de la investigación reciente sobre el tema muestra que no hay pruebas concluyentes al respecto. La plasticidad transmodal concurrente con la privación sensorial y un sistema primario multimodal para el habla contribuirían a explicar una superposición neural para ambas modalidades que va más allá de las áreas perisilvianas cuya lateralización depende de la adquisición de la producción del habla o del signar en la infancia.

Palabras clave: modalidad signada, amodalidad, multimodalidad, cerebro y lenguaje

Signed modality, spoken modality and the brain: Is language amodal or multimodal?

Abstract: Lesions in the perisylvian areas of the left hemisphere give rise to non-fluent or fluent aphasias depending on whether the lesions are frontal or posterior, respectively, both in spoken and signed modalities. Mainly because of this finding, the faculty of language, which would be located in those areas, is said to be independent of the modality. However, an assessment of recent research on the subject shows that there is no conclusive

evidence for an amodal neural system located in these areas. Cross-modal plasticity in sensory deprivation and a primary multimodal speech system might contribute to explain a neural overlap across both modalities that goes beyond left perisylvian areas whose lateralization depends on the acquisition of speech or sign production in childhood.

Key words: signed modality, amodality, multimodality, brain and language

1. INTRODUCCIÓ

El lector d'aquest monogràfic ja sap que les llengües de signes són llengües de ple dret que mostren que el llenguatge natural existeix en dues modalitats de representació primària, la parlada i la signada. Són modalitats naturals perquè els infants aprenen a parlar o a signar sense ensinistrament explícit i sense cap estri i/o suport afegit al propi cos. Per tots dos atributs, el caràcter natural i primari, es diferencien de la modalitat escrita.

El llenguatge natural, s'afegeix, és doncs independent de la modalitat: s'implementa signant o parlant. A continuació, tractem sobre la plasmació cerebral del llenguatge, amb èmfasi en la modalitat signada, i alhora qüestionem la idea de l'amodalitat o independència de la modalitat. Signar i parlar són modalitats igualment aptes per a la comunicació lingüística, que és sempre multimodal, i el que ens caracteritza com a espècie.

2. PRIMERES NOTÍCIES SOBRE EL LLENGUATGE EN EL CERVELL: LES AFÀSIES

En la segona meitat del segle XIX comencen a estudiar-se les afàsies, una patologia de la parla a conseqüència d'una lesió cerebral. Els dos grans tipus, l'afàsia no fluent, aquella que cursa amb problemes principalment de producció, i la fluent, amb problemes sobretot de comprensió, s'anomenen també afàsia de Broca i de Wernicke, respectivament. Aquests noms són els dels metges que van relacionar-les, via autòpsia, amb lesions localitzades en les àrees de l'hemisferi esquerre que des d'aleshores reben el seu nom. L'àrea de Broca està situada en el gir inferior del lòbul frontal i la de Wernicke, en el gir temporal superior (GTS) posterior, que és al seu torn delimitat per la cissura de Silvi a la banda superior (dorsalment) i per la cissura o solc temporal superior (STS) per la banda inferior (ventralment). Broca i Wernicke queden així envoltant la cissura de Silvi de l'hemisferi esquerre, d'aquí el nom d'àrees perisilvianes de l'hemisferi esquerre –vg. gràfic 1. Amb el temps, aquestes àrees s'han identificat com les àrees primordials del llenguatge en el cervell. Com ara veurem, però, centrant-nos en la visió de Broca, aquestes àrees van considerar-se inicialment com àrees de la parla –més que no del llenguatge. Concretament, les àrees de Broca i Wernicke es veien com a dipositàries de la memòria motora i de la memòria auditiva dels sons de les paraules, respectivament –vg. Wernicke 1894/1906.

El Sr. Leborgne, el pacient que va permetre la localització de l'àrea de Broca, tenia una afàsia no fluent: entenia el que se li deia però només podia articular *tan-tan* i algun reneq. Quan va morir, Broca ja sabia que en l'autòpsia la lesió seria a l'hemisferi esquerre –i així ho va fer constar en l'informe de 1861 sobre el cas. No podia ser d'altra manera si es consideraven, d'una banda, els símptomes del pacient, primer dèficits lingüístics i progressivament paràlisi facial esquerra i de les extremitats dretes, i d'altra banda, l'esquema del comandament cerebral del cos, que és ipsilateral pel que fa a la cara, però contralateral coll avall.

La lesió en el seu focus inicial, indicava Broca, afectava el «llenguatge articulat», que ell diferenciava de la «facultat general de llenguatge» pel fet que tant la comprensió com el control voluntari dels músculs per produir la veu i articular sons estaven preservats. Malgrat això, la lesió «abolia el llenguatge articulat» però, d'altra banda, els individus en

què es produïa aquesta «abolició de la parla» no estaven paralitzats ni eren mentalment deficientes. Per tot això, Broca va trobar que estava al davant d'un «síntoma tan singular» que calia un nom a mida per a una facultat tan especial. El nom és el de «facultat del llenguatge articulat» o de la facultat de producció de la parla. Al respecte, Broca contempla aquestes dues hipòtesis: que fos una «facultat superior» de forma que l'afàsia ('afèmia' en deïa ell) seria una «dificultat intel·lectual» que deixa l'individu que la pateix en una situació comparable a la de l'infant que ja té una certa comprensió però no produeix parla o que fos una «facultat d'un ordre molt menys elevat» i l'afàsia, doncs, una «atàxia motora» que afectés únicament l'execució dels sons de la parla. Broca s'inclinava per la primera opció.

Però i la modalitat signada? Era lateralitzada? Podia també desintegrar-se com la parla? Un segle després de Broca, aquestes preguntes no tenien encara resposta. Les coses comencen a canviar quan Stokoe el 1960 demostra que la llengua de signes americana (ASL) és una llengua amb tots els ets i uts. Certament, les llengües signades són sistemes discrets, combinatoris, referencials i il·limitats. Sent així podria esperar-se que signar fos lateralitzat com la parla. Ara, també podria ser que la modalitat signada quedés més sota el control de l'hemisferi dret ja que les habilitats visuoespacials que li són consubstancials són regides per aquest hemisferi, com ja Jackson (1876), en part complementant la descoberta de Broca, havia mostrat.

Des de finals dels anys 60, però, van començar a documentar-se els primers casos d'afàsia en sords signants producte de lesions a les àrees perisilvianes de l'hemisferi esquerre (Poizner et al. 1990) conforme al patró frontal, no fluent, i temporo-parietal, fluent. Complementàriament, sords signants amb lesions a l'hemisferi dret mantenien la capacitat de signar gairebé inalterada. Aquests fets van interpretar-se en general conforme a la idea que l'hemisferi esquerre mostra en els humans una «predisposició innata al llenguatge independent de la modalitat lingüística» (Poizner et al. 1990: 212) o que els correlats neurals essencialment coincidents per al parlar i el signar «apunten cap a un sistema lingüístic neural universal independent en gran mesura de la modalitat» (Friederici 2017: 1).

Veurem a continuació que, a banda del canvi de visió que suposa respecte de la de Broca i Wernicke, que es van referir sempre a la parla –més que no pas al llenguatge–, les dades que tenim sobre la implementació de la modalitat parlada i signada en el cervell no són prou concloents per poder mantenir que el cervell humà sustenta una capacitat per al llenguatge que és independent de la modalitat, amodal.

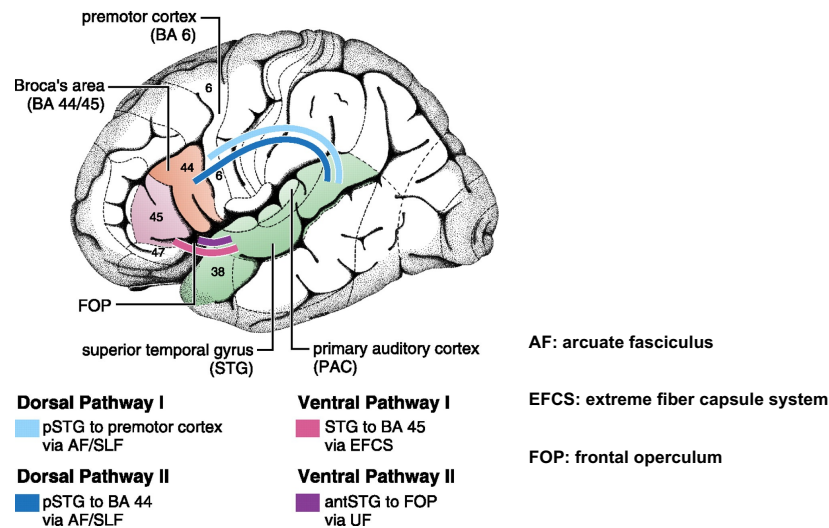
3. LLENGUATGE I CERVELL: EL MODEL DEL TRACTE DUAL

Per començar cal dir que tot i l'incessant augment d'estudis sobre la relació cervell-llenguatge, el nostre coneixement al respecte és incipient i enganyador. Limitacions en les tècniques emprades ((f)MRI (functional Magnetic Resonance Imaging), ERP (Event-Related Potentials), MEG (Magnetoencephalography), etc.), models teòrics absents o que s'estiren excessivament, dissenys limitats (mots/signes aïllats sovint, per exemple) no ecològicament vàlids, tot convida a la interpretació crítica i, especialment, a la comparació amb les dades d'altres àmbits (adquisició, patologies, genètica, etc.).

Així, l'afirmació de manual que les àrees perisilvianes de l'hemisferi esquerre són les encarregades del processament lingüístic és força inexacta, per moltes raons. Una d'elles és que l'hemisferi dret, com ara veurem, hi participa i que, a més, aquestes no són pas les úniques regions implicades. A hores d'ara sabem que altres àrees de matèria grisa cortical, com l'àrea suplementària motora, els girs supramarginal (GSM) i angular ja en el lòbul parietal, i l'ínsula hi participen. Subcorticalment, hi intervien la matèria blanca (àxons),

que fa les connexions a distància, i els nuclis de matèria grisa subcortical (ganglis basals i tàlem); també el cerebel. Quant a la matèria blanca, el model de Wernicke-Lichtheim-(Geschwind) ja havia posat en un lloc central el fascicle arquejat (AF: Arcuate fasciculus) de l'hemisferi esquerre, la lesió del qual s'associava amb l'afàsia de conducció, que afecta la capacitat de repetició de (pseudo-)paraules. Dellà l'AF, la matèria blanca s'ha revelat tant o més important que la grisa. N'és prova que sempre i quan la matèria blanca estigui prou intacta, la subfunció lingüística d'una àrea de matèria grisa eliminada per resecció quirúrgica pot amb temps restablir-se per la migració a l'àrea homòloga de l'altre hemisferi (Duffau et al. 2014). La plasticitat cerebral la sustenten els 'camins' (o «pathways») de matèria blanca. Vg. els «pathways» del gràfic 1. Finalment, el control de la fonació, que és també funcional en els sords, va a càrrec d'una connexió directa entre el còrtex i la laringe (cortico-ambigu-laríngia, de fet), connexió que els simis no humans no presenten.

GRÀFIC 1. El model del tracte dual



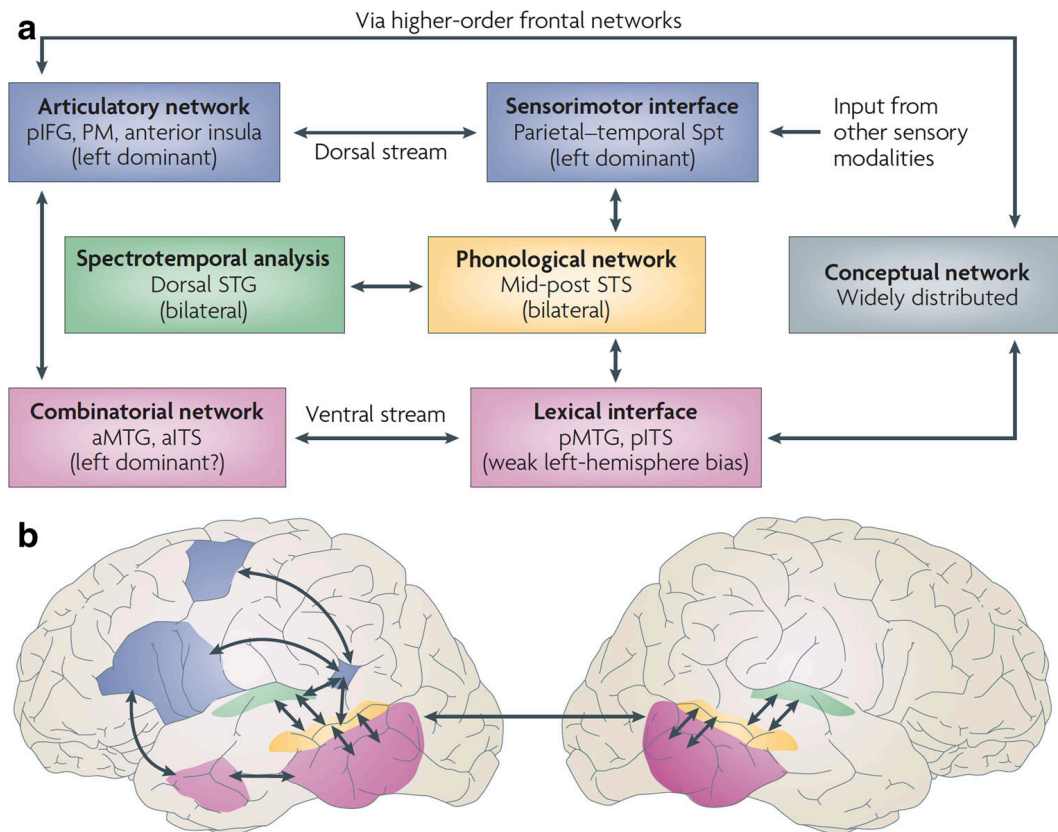
Font: Friederici (2011: 1360)

El model del *tracte dual* (*dual-stream model*) (Hickok i Poeppel 2000), segurament dominant a hores d'ara, també posa especial èmfasi en els tractes de matèria blanca. El model planteja que el processament de la parla s'efectua per dos tractes, un de superior o dorsal, per a la integració auditivo-motora i, doncs, especialitzat en la producció de la parla, i un de ventral o inferior per a la integració auditivo-conceptual i, doncs, en la comprensió. La participació del tracte ventral és bilateral mentre que és lateralitzada a l'esquerra en el cas del tracte dorsal, com es pot veure en el gràfic 2. El tracte dorsal, i en particular l'AF sustenta la capacitat d'imitació vocàlica sense la qual no podríem aprendre els mots. López-Barroso et al. (2013) confirmen que és l'AF esquerre sol que ho permet. Que la tasca dels participants en aquest estudi fos d'aprenentatge i posterior reconeixement de pseudoparaules trisil·làbiques com ara *patemi*, *nulade*, remarca que la lateralització no és induïda pel significat sinó pel processament fonològic –com Wernicke-Lichtheim-(Geschwind) ja assumien. També ho indica l'estimulació directa de l'AF en cirurgia amb el pacient despert (Maldonado et al. 2011), que provoca parafàsies fonèmiques exclusivament, sense cap afectació semàntica. Recentment, un dels encara incipients estudis sobre afàsia en relació al

model del tracte dual (Mckinnon et al. 2018) ha tornat a mostrar que un tracte dorsal dan-
yat en pacients afàsics crònics es correlaciona amb errors fonèmics mentre que danys en el
tracte ventral s'associen amb errors semàntics. Altres estudis, en canvi, (Goucha et al. 2017;
Friederici 2016, 2017) adjudiquen a la branca del tracte dorsal que aterra a la part opercu-
lar de l'àrea de Broca (BA44), un paper en la sintaxi 'complexa', la que es dona en les de-
pendències a llarga distància, com ara aquesta entre *què* i *compressis* a *Què et va dir que
volia que li compressis?*. Computar una dependència a distància i repetir una pseudopa-
raula, tenen un cost en memòria de treball. Que presumiblement sigui més elevat en el
cas sintàctic no treu que la contribució de la part opercular pugui entendre's simplement
com la contribució d'una memòria de treball verbal genèrica no especialitzada per a la sin-
taxi. Així ho sostenen entre d'altres Rogalsky et al. (2008) contra la posició de Friederici.
El tema és, doncs, controvertit. Fins que no es resolgui, no es pot afirmar que el circuit
esquerre dominant tingui un caràcter específicament lingüístic separat de les exigències de
la memòria de treball en el processament *on line*. Més encara, donat el caràcter inequívoc
de les proves que el tracte dorsal està implicat en la conversió de la forma fonològica en
articulació, situar-hi, com fa Friederici, la sintaxi complexa convidaria a especular que les
habilitats computacionals sintàctiques es relacionen precisament amb les exigides per l'ar-
ticulació vocal més que no pas amb les d'una capacitat abstracta completament desvincu-
lada de la parla, com precisament sosté Friederici (2017). Finalment, cal tenir present que
el model del tracte dual aplica a l'audició el que abans ja s'havia observat per a la visió
(Rauschecker i Scott 2009) amb la sospita que la distribució dorsal per a la integració sen-
sori-motora *vs.* ventral per a la integració semàntica respon a un principi arquitectònic
profund de l'organització cerebral.

Amb tot, el model del tracte dual presenta a hores d'ara dues limitacions. Una és la
relació d'aquests tractes de matèria blanca amb els nuclis subcorticals i la resta d'àrees
cerebrals esmentades més amunt i implicades en la base neural del llenguatge. L'altra és la
dificultat d'explicar per què donada la bilateralitat del tracte ventral, lesions temporals
posteriors a l'hemisferi dret no produeixen afàsia de Wernicke mentre que a l'esquerre, sí.
Respecte d'això darrer, donada la centralitat de la correspondència en les afàsies en la
modalitat oral i signada en l'argumentari que el llenguatge és independent de la modalitat
i té la seva seu en l'hemisferi esquerre, són pertinents aquestes tres consideracions. La
primera és que molt sovint lesions importants en l'àrea de Wernicke deixen el pacient amb
una lleugera anòmia, afàsia de conducció o res (Hickok 2018). La segona és que en les
considerades afàsies de Wernicke caldria descomptar-hi el paper que hi pugui fer un dèficit
de comprensió auditiva verbal. I la tercera és que l'afàsia, tal i com s'observa actualment en
la pràctica clínica, és de forma clarament predominant un problema de producció de la
parla. En aquest sentit, a més de no perdre de vista que l'afàsia de Wernicke comporta
paragramatisme en la producció, cal tenir present que tres de les quatre tasques del
Western Aphasia Battery utilitzades per a l'avaluació del quocient afàsic són de producció.
En consonància amb això, el primer gran estudi de les afàsies (159 pacients) en el marc del
model del tracte dual, Fridriksson et al. (2018), ha mostrat que, efectivament, hi ha una
correlació entre l'afectació del tracte dorsal i el quocient afàsic, que no s'observa igualment
en relació amb el tracte ventral.

GRÀFIC 2. El model del tracte dual. Lateralització i funcions



Font: Hickok (2017: 57)

4. MODALITAT SIGNADA I CERVELL

La correspondència de la modalitat signada amb el model del tracte dual és no està ben establerta –i, per força, la interpretació de les afàsies en la modalitat signada en el seu marc. Hi ha cada cop més estudis sobre la distribució i estructura de la matèria blanca en persones sordes, però és més en relació amb la recerca sobre els implants coclears que no pas amb el model del tracte dual pròpiament.

És, però, força intrigant saber quin camí fa el tracte dorsal, el de la producció del signar, en els sords signants i els oients signants. Sent per definició un tracte d'integració sensorimotora que en aquesta modalitat és visual-manual podria esperar-se que estigués ancorat en zones més posteriors en els signants atès el patró general que situa la visió en àrees més posteriors que l'audició tant a gran escala (lòbul occipital, visió; lòbul temporal, audició) com a petita escala (STS en particular: Venezia et al. 2017). La conjectura que el tracte dorsal del signar fos en l'extrem caudal més posterior s'avé amb la repetida observació en diferents estudis que la comprensió en modalitat signada comporta una implicació superior del parietal (Emmorey et al. 2014, MacSweeney et al. 2008) i de zones posteriors del gir temporal mig (que ja és part del tracte ventral). Cal tenir present en aquest context que hi ha dos casos documentats d'afàsia en signants per lesions focals a l'occipital esquerre i l'espleni del cos callós, amb el dèficit clarament decantat cap a la comprensió en el cas d'un signant d'ASL (Hickok et al. 1995), i afectant totalment també la producció en el d'un de JSL (Japanese Sign Language) (Saito, Otsuki, Ueno 2007). En parlants, en canvi,

aquesta combinació de lesions no afecta ni la producció ni la comprensió de la parla sinó que origina una alèxia sense agràfia exclusivament, dèficit que es dona també en els dos casos esmentats.

A favor, en canvi, d'un tracte dorsal ancorat posteriorment igual en sords signants i parlants hi apuntaria la descoberta de MacSweeney et al. (2002) amb la tècnica d'fMRI. Aquests autors van mostrar que en una tasca de jutjar l'acceptabilitat de frases de BSL (British Sign Language), el GTS s'activava significativament més en sords que en oients, ambdós grups integrats per signants nadius. Ells mateixos conclouen que "aquest important descobriment suggereix que les regions auditives temporals esquerres poden ser privilegiades per processar parla sentida fins i tot en signants nadius oients." (MacSweeney et al. 2002: 1583). Així doncs, segons aquest estudi seria la sordesa i no pas la modalitat signada el que provocaria en els sords signants el reclutament d'aquesta regió essencial per al llenguatge. Tot i que els autors no van més enllà, és clar que aquest fet parla en contra de l'amodalitat d'aquesta àrea i convida a veure la superior activació del GTS com un efecte de la plasticitat cerebral concurrent en casos de privació sensorial.

De fet, que el còrtex auditiu processa estímuls visuals en els sords però no pas en els signants nadius oients està ben establert i a més sembla que aquesta plasticitat transmodal es regeix pel principi de la preservació de la tasca originària del sentit malmès (Bola et al. 2016: 1). Així, l'especialització del còrtex auditiu de l'hemisferi dret per a la detecció de la moció del so en els oients es tradueix en una especialització per a la detecció d'estímuls en moviment en els sords (Fine et al. 2005; però vg. Neville 1990). De forma semblant, Bola et al. (2016) han mostrat que en els sords una seqüència rítmica presentada visualment activa les mateixes àrees auditives que en els oients la corresponent seqüència rítmica auditiva, bilateralment en aquest cas.

No s'ha dit l'última paraula, però. Així, pel que respecta a la modalitat signada en particular, Leonard et al. (2012), en un estudi amb MEG combinat amb MRI, han mostrat més recentment que el processament de mots signats i mots orals aïllats activa primer (100ms) el còrtex visual i auditiu, respectivament, per a continuació, amb l'atribució de significat (300ms), coincidir en una àrea comuna, aquesta en el còrtex temporal, sense que hi hagi proves que hi hagi "connexions aferents dels sistemes visuals al còrtex auditiu" (Leonard et al. 2012: 9700); amb la qual cosa conclouen els autors que al voltant del còrtex auditiu hi ha àrees que responen als mots amb independència de la modalitat.

Hi ha, però, un aspecte aparentment no valorat i potencialment rellevant en contra de la tesi de la independència de la modalitat. Es tracta de la reorganització dels circuits cerebrals que en els sords signants s'encarreguen, per exemple, del gest no comunicatiu (Corina et al. 2007) i de la pantomima (Emmorey et al. 2011), en comparació en tots dos casos amb l'ASL. Molt a grans trets, en el primer cas, la contemplació passiva del gest no comunicatiu reflexiu (gratar-se, per exemple) o dirigit a un objecte (menjar una poma, per exemple) va a càrrec principalment d'una àrea temporo-occipital dreta que no s'activa en cap cas en els oients, en qui per contra en les tres situacions (gest reflexiu, transitiu i ASL), s'activa el gir frontal inferior (BA46) només activat per exposició a l'ASL en signants. Aquesta segregació en els sords signants del gest no comunicatiu cap a l'hemisferi dret podria ser el reflex neural de la necessitat de distingir l'acció de la comunicació quan totes dues requereixen les mans, com apunten els autors mateixos.

Semblantment, la pantomima és diferent en sords signants que en oients. Aquí, però, contràriament al cas anterior, la separació en els circuits implicats en la producció del signar i de la pantomima és més dràstica en els oients no signants que en els signants: només en els signants es produeix una activació frontal coincident amb l'activació

observada en la producció de verbs de l'ASL. La superposició parcial que s'observa en aquest cas no contradiu el resultat de Corina et al. (2007) perquè pantomima i ASL són exemples d'acció comunicativa i no és tampoc obstacle per a una segregació complementària: s'han documentat casos d'afàsies en signants amb la capacitat de fer pantomima preservada. Ara, d'aquí no es pot inferir tampoc que no hi hagi relació entre la pantomima i el signar. No, com diuen Emmorey et al. (2011), i MacSweeney et al. (2008) no s'ha observat mai ni s'espera trobar una lesió cerebral que pugui deixar intacte el signar i afecti, per contra, la capacitat de fer pantomima. Complexitat a banda, aquesta reorganització cerebral en els sords signants que es dona quan es tracta de processar gest no comunicatiu i pantomima, conductes totes dues executivament més properes a la modalitat signada que a la parlada, no parla pas a favor de la independència de la modalitat: si s'assumeix que hi ha un sistema amodal, neutral, com s'explica aquesta reorganització cerebral induïda per la modalitat signada?

Dues raons addicionals per dubtar de l'existència d'un reducte amodal en el cervell per al llenguatge són les següents. La primera, que es contempla des d'altres angles, en l'última secció d'aquest article –i que obliga a (re-)llegir i potser reivindicar McNeill (2005)–, és que les àrees polimodals del còrtex, aquelles que responen simultàniament a estímuls de diferent modalitat són objecte preferent de la reorganització transmodal induïda per la privació sensorial (Bavelier i Neville 2002). Aquesta polimodalitat caracteritza particularment l'STS, que és crucial per al llenguatge (Venezia et al. 2017). La segona és que encara no en sabem prou sobre la participació en la modalitat signada de la resta d'àrees implicades en el processament lingüístic del·là el model del tracte dual. En relació amb aquesta qüestió, s'ha descobert recentment que els ganglis basals de l'hemisferi esquerre, a penes si esmentats en algun altre estudi sobre la modalitat signada, són l'única àrea cerebral que respon amb una activació creixent a l'augment de mida de l'estructura de constituents tant si es tracta de la modalitat parlada en oients com signada en sords signants d'LSF (Langue des Signes Française). Sorprenentment, l'activació cortical concurrent (STS esquerre, gir frontal inferior) observada en parlants francesos exposats als mateixos estímuls oralment (Pallier et al. 2011) no es va enregistrar en els sords observant el signar, però sí quan ells mateixos llegien en francès –resultat contradictori amb el de Neville et al. (1998) en què els sords signants nadius d'ASL no activaven les àrees perisilvianes clàssiques en llegir anglès.

En definitiva, amb dades incompletes i resultats no coincidents, sembla precipitat concloure que part de la implementació de la nostra capacitat per al llenguatge sigui amodal i específicament lingüística, transcendent els sentits de l'audició i la visió o capacitats potser merament genèriques com ara la de seqüenciar qualsevol activitat motora. Cal en aquest sentit insistir que el fet que hi hagi superposició d'activació per a una determinada funció en diferent modalitats, tant si és originària com induïda, pot voler dir que els subjau una capacitat genèrica i no lingüística. També hi compta el grau d'activació, com vèiem més amunt; i el de resolució de la tècnica emprada i l'anàlisi corresponent. Amb un exemple, una aparent neutralitat del lòbul temporal posterior respecte de la parla i el gest que l'acompanya (Xu et al. 2009) va esvair-se en considerar-se la microorganització de l'àrea (Rong et al. 2018). Aquests dos últims estudis mostren, a més, que a nivell cerebral, la multimodalitat no pot defugir-se tampoc per a la modalitat parlada.

5. L'HEMISFERI DRET I EL LLENGUATGE

L'hemisferi dret, segons la creença generalitzada, participaria més en la modalitat signada que no en la parlada, sense que aquesta implicació pugui atribuir-se a la part de

gest, que si és comunicatiu és també cosa de l'hemisferi esquerre especialment en signants (Newman et al. 2015), sinó a l'ús topogràfic de l'espai signic. Cert és que en signants sords, certes lesions a l'hemisferi dret poden no afectar el signar; però fins a cert punt. Aquests pacients fàcilment tindrien problemes en l'ús topogràfic de l'espai signic en què aquest s'utilitza a mode de mapa per expressar les relacions espacials entre les entitats denotades (Poizner et al. 1990). Emmorey et al. (2002) van mostrar —amb PET— que, en signants no afàsics, la diferència de l'activació a l'esquerra en la tasca de denominar un objecte vermell emmig d'altres, la descripció de les relacions espacials entre aquests objectes implicava l'activació de l'hemisferi dret, en concret del GSM. De forma congruent amb aquest contrast, l'ús de classificadors d'entitat —una mena de pronoms característics de les llengües de signes que fan de subjecte de predicats locatius i de moviment incorporats al 'pronome'— activava no només el GSM dret sinó també l'esquerre, així com el còrtex inferior temporal esquerre. Això suggereix que la part lèxica del classificador, que denota l'entitat i s'expressa en la configuració de la mà, requereix la contribució de l'hemisferi esquerre, mentre que la part topogràfica, que representa lloc i moviment, va a càrrec del dret, segons Emmorey et al. (2002). Un estudi posterior (Hickok et al. 2009) ha confirmat que els classificadors són competència de l'hemisferi dret mostrant que signants amb dany cerebral fan significativament més errors purament lèxics quan la lesió és a l'hemisfere esquerre mentre que en fan més amb els classificadors quan la lesió és al dret. Sembla, doncs, que cal corregir la posició que diu que «l'espai al servei del llenguatge cau en la competència de l'hemisferi esquerre» (Poizner 1990: intr. xvi). Mantenir-la seria al preu d'acceptar que construccions amb classificador serien meitat lingüístiques, a l'hemisferi esquerre, meitat no lingüístiques, al dret; i de menystenir el paper de l'hemisferi dret també per a la parla.

En la parla, la implicació de l'hemisferi dret es igualment fonamental. A banda que el tracte ventral, per a la comprensió, és bilateral, com ja s'ha assenyalat, hi ha aspectes que sembla que cauen sota el seu control, tant en comprensió com en producció. És el cas, conegut de fa temps, de la prosòdia, però també el de la dixi i certa dimensió gramatical. Què se'n sap de la dixi en el cervell? No gaire, però ara mateix sembla que és l'hemisferi dret que se n'encarrega. Així ho suggereix l'estudi de Committeri et al. (2015) sobre la producció i comprensió del *pointing*, exemple paradigmàtic de dixi en una visió multimodal de la comunicació lingüística. En la mateixa línia, Mizuno et al. (2011), en un estudi del processament de la dixi oral en anglès (*I, you*, en particular) en autistes d'alt funcionament i controls neurotípics, mostren la primacia de l'hemisferi dret per a la dixi. A més, distincions gramaticals entre definits i indefinits, pronoms i noms, etc. requereixen també la participació de l'hemisferi dret: són lesions en aquest hemisferi que comporten problemes específics en aquest domini (Balaban et al. 2016) distingibles de problemes configuracionals en la interpretació dels pronoms (principis de lligam).

El lector atent s'haurà adonat que la distribució de funcions de l'hemisferi dret en una i altra modalitat no és disjunta. A més del tracte ventral, que participa en la comprensió en ambdues modalitats, les tasques/funcions particulars esmentades més amunt són fàcils de relacionar o són, com en el cas del *pointing*, presents en les dues modalitats. Estudis d'fMRI com el de (Braun et al. 2001) en què el signar (ASL) i la parla (anglès) es comparen en la producció de discurs acosten encara més les dues modalitats i mostren que el processament lingüístic va molt més enllà de les àrees perisilvianes i que l'hemisferi dret intervé en ambdues molt més similarment que el que les tasques metalingüístiques explícites mostren.

6. LA MULTIMODALITAT

La dixi, potser l'origen de la gramàtica, quedaria sota el control de l'hemisferi dret; té una dimensió cognitiva indubtable però no es pot definir si no és per l'acte de parla; s'origina, en canvi, en el gest primigeni del *pointing* —assenyalar amb el dit índex— que fan els infants de devers un any: dixi gestual precedint la seva forma oral (*aquest-a*, p. ex.). Com a contrapartida, el control de la fonació i les vocalitzacions comunes a infants oients i sords precedeixen el balbuçeig sigui parlat sigui signat (Oller i Eilers 1988; Petitto i Marentette 1991). L'ontogènia se'ns presenta multimodal per a les dues modalitats, però les vocalitzacions són a l'inici de tot, fins i tot en infants sords: la parla tindria primàcia.

La multimodalitat de la parla és un fet. No ho és, en canvi, que desposseïts radicalment del parlar/signar els humans puguin comunicar-se «amb *pointing*, expressió facial i gests icònics», contràriament al que diu Friederici (2017:1): l'autisme no verbal ens mostra que ser no verbal és estar mancat de gairebé tot això, perquè el *pointing* i el gest icònic només es donen si hi ha parla. També ho apunta la filogènia: els gests icònics i el *pointing* són absents en els primats no humans (Tomasello i Call 2018), que, en canvi, ens són propers en expressió facial; els gests comunicatius intencionals dels primats no humans són per a l'acció, no per a la comunicació declarativa, i si s'aprenen és per ritualització, no per imitació com en la parla; la imitació vocàlica inherent a la parla és compartida amb altres espècies amb *vocal learning* (VL) i també, doncs, bona part dels circuits cerebrals que el fan possible —amb un paper principal per a la connexió cortico-laríngia, el tracte dorsal i els ganglis basals com a motor sequenciador; la imitació del gest articulat, per contra, no existeix a la natura més que en el Sapiens, que assenyala, i signa si hi ha l'exposició corresponent. En absència d'exposició, situació observable en alguns individus sords, la lateralització esquerra no s'assoleix en absolut en el cas que l'exposició no sigui fins a l'edat adulta, com en el cas de Miguel descrit per Mayberry et al. (2018), o feblement si ha estat en l'adolescència (Ferjan Ramírez et al. 2014). En tots aquests casos, la resposta cerebral indica que el processament dels signes roman a l'occipital amb una participació superior de l'hemisferi dret, i en tots ells, la fluència en ASL no treu que hi hagi limitacions en la comprensió d'estructures sintàctiques complexes en aquesta llengua.

Comptat i debatut, potser Broca tenia raó: el que estaria lateralitzat seria la «facultat de llenguatge articulat», i.e. la producció de la parla. Aquesta lateralització, sabem ara, depèn de l'exposició a l'experiència —a més de Mayberry et al. 2018, vg. Romeo et al. 2018—, doncs, de la comunicació, com és obligat en espècies amb VL. A la nostra espècie, el VL està muntat sobre una capacitat de gest comunicatiu intencional compartida amb els grans simis. La integració de totes dues coses és a la base de la parla vista com a sistema multimodal. La multimodalitat de la parla, la disponibilitat d'una motricitat manual fina i la reorganització cortical que la privació sensorial i l'exposició a la modalitat signada indueixen potser ens permetran un dia explicar al detall que signar és com parlar. Sigui com sigui, esperem que s'hagin presentat prou dades i arguments per qüestionar la visió que considera que hi ha un «sistema lingüístic neural universal» de naturalesa cognitiva i separable de la materialitat de la comunicació oral o signada. La visió evolutiva presentada aquí, per continuista, sembla més plausible que no pas aquesta altra que proposa «un salt evolutiu determinat genèticament, la genètica del qual roman encara per especificar» (Friederici 2017:1) i que no és capaç d'explicar com aquesta capacitat pren cos necessàriament en el parlar i/o el signar.

7. REFERÈNCIES BIBLIOGRÀFIQUES

- BALABAN, NOGA; BELLETTI, ADRIANA; FRIEDMANN, NAAMA; RIZZI, LUIGI (2016). «Disentangling principle C: A contribution from individuals with brain damage». *Lingua*, 169(2), 1–20. [HTTP://DOI.ORG/10.1016/J.LINGUA.2015.09.004](http://doi.org/10.1016/j.lingua.2015.09.004)
- BAVELIER, DAPHNE; NEVILLE, HELEN J. (2002). «Cross-modal plasticity: Where and how?». *Nature Reviews Neuroscience*, 3(6), 443–452. <http://doi.org/10.1038/nrn848>
- BLANCO-ELORRIETA, ESTI; KASTNER, ITAMAR; EMMOREY, KAREN; PYLKKÄNEN, LIINA (2018). «Shared neural correlates for building phrases in signed and spoken language». *Scientific Reports*, 8(1), 5492. <http://doi.org/10.1038/s41598-018-23915-0>
- BOLA, ŁUCASZ; ZIMMERMANN, MARIA; MOSTOWSKI, PIOTR; JEDNORÓG, KATARZYNA.; MARCHEWKA, ARTUR; RUTKOWSKI, PAWEŁ; SZWED, MARCIN (2016). «Task-specific reorganization of the auditory cortex in deaf humans» *PNAS* 1–10. <http://doi.org/10.1073/pnas.1609000114>
- BRAUN, ALLEN R. (2001). «The neural organization of discourse: An H215O-PET study of narrative production in English and American sign language». *Brain*, 124(10), 2028–2044. <http://doi.org/10.1093/brain/124.10.2028>
- BROCA, PAUL (1861). «Remarques sur le siège de la faculté du langage articulé, suivies d'une observation d'aphémie (perte de la parole)». *Bulletin de la Société Anatomique* 6: 330–357. <https://web.archive.org/web/20010117174100/http://psychclassics.asu.edu:80/Broca/aphemie.htm>
- COMMITTERI, GIORGIA; CIRILLO, SIMONA; COSTANTINI, MARCELLO; GALATI, GASPARE; ROMANI, GIAN LUCA.; AURELI, TIZIANA (2015). «Brain activity modulation during the production of imperative and declarative pointing». *NeuroImage*, 109, 449–457. <http://doi.org/10.1016/J.NEUROIMAGE.2014.12.064>
- CORINA, DAVID; CHIU, YI SHIUAN; KNAPP, HEATHER; GREENWALD, RALF; SAN JOSE-ROBERTSON, LUCIA; BRAUN, ALLEN (2007). «Neural correlates of human action observation in hearing and deaf subjects». *Brain Research*, 1152(1), 111–129. <http://doi.org/10.1016/j.brainres.2007.03.054>
- DUFFAU, HUGUES; MORITZ-GASSER, SYLVIE; MANDONNET, EMMANUEL (2014). «A re-examination of neural basis of language processing: Proposal of a dynamic hodotopical model from data provided by brain stimulation mapping during picture naming». *Brain and Language*, 131, 1–10. <http://doi.org/10.1016/j.bandl.2013.05.011>
- EMMOREY, KAREN; DAMASIO, HANNA; MCCULLOUGH, STEPHEN; GRABOWSKI, THOMAS; PONTO, LAURA L.B.; HICHWA, RICHARD D.; BELLUGI, URSULA (2002). «Neural Systems Underlying Spatial Language in American Sign Language». *NeuroImage*, 17(2), 812–824. <http://doi.org/10.1006/nimg.2002.1187>
- EMMOREY, KAREN; MCCULLOUGH, STEPHEN; MEHTA, S.; PONTO, LAURA L.B.; GRABOWSKI, THOMAS J. (2011). «Sign language and pantomime production differentially engage frontal and parietal cortices». *Language and Cognitive Processes*, 26(7), 878–901. <http://doi.org/10.1080/01690965.2010.492643>
- EMMOREY, KAREN; MCCULLOUGH, STEPHEN; MEHTA, SONYA; GRABOWSKI, THOMAS J. (2014). «How sensory-motor systems impact the neural organization for language: direct contrasts between spoken and signed language». *Frontiers in Psychology*, 5(May), 484. <http://doi.org/10.3389/fpsyg.2014.00484>
- FERJAN RAMIREZ, NAJA; LEONARD, MATTHEW K.; TORRES, CHRISTINA; HATRAC, MARLA.; HALGREN, ERIC; MAYBERRY, RACHEL I. (2014). «Neural language processing in adolescent first-language learners». *Cerebral Cortex*, 24(10), 2772e2783. <https://doi.org/10.1093/cercor/bht137>

- FINE, IONE; FINNEY, EVA M.; BOYNTON, GEFREY; DOBKINS, KAREN R. (2005). «Comparing the effects of auditory deprivation and sign language within the auditory and visual cortex». *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17(10), 1621–1637.
<http://doi.org/10.1162/089892905774597173>
- FRIDRIKSSON, JULIUS; DEN OUDEN, DIRK-BART; HILLIS, ARGYE E.; HICKOK, GREGORY; RORDEN, CHRIS; BASILAKOS, ALEXANDRA; YOURGANOV, GRIGORI; BONILHA, LEONARDO (2018). «Anatomy of aphasia revisited». *Brain*, 141(3), 848–862.
<http://doi.org/10.1093/brain/awx363>
- FRIEDERICI, ANGELA D. (2011). «The brain basis of language processing: From structure to function». *Physiological Reviews*, 91(4), 1357–92.
<http://doi.org/10.1152/physrev.00006.2011>
- FRIEDERICI, ANGELA D. (2016). «Evolution of the neural language network». *Psychonomic Bulletin & Review*. <http://doi.org/10.3758/s13423-016-1090-x>
- FRIEDERICI, ANGELA D. (2017). *Language in our brain. The origins of a uniquely human capacity*. Cambridge, MA: MIT Press.
- GOUCHA, TOMÁS; ZACCARELLA, EMILIANO; FRIEDERICI, ANGELA D. (2017). «A revival of the Homo loquens as a builder of labeled structures: neurocognitive considerations». *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 1–12.
<http://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2017.01.036>
- HICKOK, GREGORY (2017). «A cortical circuit for voluntary laryngeal control: Implications for the evolution language». *Psychonomic Bulletin & Review*, 24(1), 56-63.
<http://doi.org/10.3758/s13423-016-1100-z>
- HICKOK, GREGORY (2018).
<https://twitter.com/GregoryHickok/status/1042151786956640257>
- HICKOK, GREGORY; BELLUGI, URSULA; KLIMA, EDWARD S. (1998). «The neural organization of language: Evidence from sign language aphasia». *Trends in Cognitive Sciences*, 2(4), 129–136. [http://doi.org/10.1016/S1364-6613\(98\)01154-1](http://doi.org/10.1016/S1364-6613(98)01154-1)
- HICKOK, GREGORY; KLIMA, EDWARD; KRITCHEVSKY, MARK; BELLUGI, URSULA (1995). «A case of “sign blindness” following left occipital damage in a deaf signer». *Neuropsychologia*, 33(12). [http://doi.org/10.1016/0028-3932\(95\)00111-5](http://doi.org/10.1016/0028-3932(95)00111-5)
- HICKOK, GREGORY; PICKELL, HERBERT; KLIMA, EDWARD; BELLUGI, URSULA (2009). «Neural dissociation in the production of lexical versus classifier signs in ASL: Distinct patterns of hemispheric asymmetry». *Neuropsychologia*, 47(2), 382–387.
<http://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2008.09.009>
- HICKOK, GREGORY; POEPEL, DAVID (2000). «Towards a functional neuroanatomy of speech perception». *Trends in Cognitive Sciences*, 4, 131–138
- JACKSON, JOHN HUGHLINGS (1876) «Case of large cerebral tumor without optic neuritis and with left hemiplegia and inperception». *Royal London Ophtalmic Hospital Reports* 8:434-44.
- LEONARD, MATTHEW K.; FERJAN RAMIREZ, NAJA; TORRES, CHRISTINA; TRAVIS, KATHERINE E.; HATRAK, MARLA; MAYBERRY, RACHEL I.; HALGREN, ERIC (2012). «Signed Words in the Congenitally Deaf Evoke Typical Late Lexicosemantic Responses with No Early Visual Responses in Left Superior Temporal Cortex». *Journal of Neuroscience*, 32(28), 9700–9705. <http://doi.org/10.1523>
- LÓPEZ-BARROSO, DIANA; CATANI, MARCO; RIPOLLÉS, PABLO; DELL’ACQUA, FABIO; RODRÍGUEZ-FORNELLS, ANTONI; DE DIEGO-BALAGUER, RUTH. (2013). «Word learning is mediated by the left arcuate fasciculus». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United*

States of America, 110(32), 13168–73. <http://doi.org/10.1073/pnas.1301696110>

MACSWEENEY, MAIRÉAD; CAPEK, CHERYL M.; CAMPBELL, RUTH; WOLL, BENCIE (2008). «The signing brain: the neurobiology of sign language». *Trends in Cognitive Sciences* 11, 432–440. <http://doi.org/10.1016/j>.

MACSWEENEY, MAIRÉAD; WOLL, BENCIE; CAMPBELL, RUTH; MCGUIRE, PHILIP K.; DAVID, ANTHONY S.; WILLIAMS, STEVEN C.R.; SUCKLING, JOHN; CALVERT, GEMMA; BRAMMER, MICHAEL J. (2002). «Neural systems underlying British Sign Language and audio-visual English processing in native users». *Brain*, 125, 1583–1593. <http://doi.org/10.1093/brain/awf153>

MALDONADO, IGOR LIMA; MORITZ-GASSER, SYLVIE; DUFFAU, HUGUES (2011). «Does the left superior longitudinal fascicle subserve language semantics? A brain electrostimulation study». *Brain Structure and Function*, 216(3), 263–274. <http://doi.org/10.1007/s00429-011-0309-x>

MAYBERRY, RACHEL I.; DAVENPORT, TRISTAN; ROTH, AUSTIN; HALGREN, ERIC (2018). «Neurolinguistic processing when the brain matures without language». *Cortex*, 99, 390–403. <http://doi.org/10.1016/j.cortex.2017.12.011>

MCKINNON, EMILIE T.; FRIDRIKSSON, JULIUS; BASILAKOS, ALEXANDRA; HICKOK, GREGORY; HILLIS, ARGYE E.; SPAMPINATO, M. VITTORIA; GLEICHGERRCHT, EZEQUIEL; RORDEN, CHRIS; JENSEN, JENS A.; HELPERN, JOSEPH H.; BONILHA, LEONARDO (2018). «Types of naming errors in chronic post-stroke aphasia are dissociated by dual stream axonal loss». *Scientific Reports*, 8(1), 1–12. <http://doi.org/10.1038/s41598-018-32457-4>

MCNEILL, DAVID (2005). *Gesture and Thought*. Chicago: Chicago University Press.

MIZUNO, AKIKO; LIU, YANNI; WILLIAMS, DIANE L.; KELLER, TIMOTHY A; MINSHEW, NANCY J.; JUST, MARCEL ADAM (2011). «The neural basis of deictic shifting in linguistic perspective-taking in high-functioning autism». *Brain*, 134(Pt 8), 2422–35. <http://doi.org/10.1093/brain/awt151>

MORENO, ANTONIO; LIMOUSIN, FANNY; DEHAENE, STANISLAS; PALLIER, CHRISTOPHE (2018). «Brain correlates of constituent structure in sign language comprehension». *NeuroImage*, 167(April 2017), 151–161. <http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2017.11.040>

NEVILLE, HELEN J. (1990). «Intermodal Competition and Compensation in Development. Evidence from studies of the visual system in congenitally deaf adults». *Annals of the New York Academy of Sciences*, 608, 71–91. <http://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1990.tb48892.x>

NEVILLE, HELEN. J.; BAVELIER, DAPHNE; CORINA, DAVID; RAUSCHECKER, JOSEF P.; KARNI, AVI; KAKWANU, ANIL; BRAUN, ALLEN; CLARK, VINCE; JEZZARD, PETER; TURNER, ROBERT (1998). «Cerebral organization for language in deaf and hearing subjects: Biological constraints and effects of experience». *PNAS*, 95, 922–929. <http://doi.org/10.1073/pnas.95.3.922>

NEWMAN, AARON.; SUPALLA, TED R.; FERNANDEZ, NINA; NEWPORT, ELISSA L.; BAVELIER, DAPHNE. (2015). «Neural systems supporting linguistic structure, linguistic experience, and symbolic communication in sign language and gesture». *PNAS*, 112(37), 11684e11689. <https://doi.org/10.1073/pnas.1510527112>.

OLLER, D. KIMBROUGH; EILERS, REBECCA.E. (1988). «The role of audition in infant babbling». *Child Development*, 59 (2), 441-449.

PALLIER, CHRISTOPHE.; DEVAUCHELLE, ANNE-DOMINIQUE; DEHAENE, STANISLAS. (2011). «Cortical representation of the constituent structure of sentences». *PNAS* 108(6), 2522–2527. <http://doi.org/10.1073/pnas.1018711108//DCSupplemental.www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1018711108>

PETITTO, LAURA; MARENTETTE, PAULA (1991). «Babbling in the manual mode: evidence for the ontogeny of language». *Science*, 251(5000), 1493–1496.
<http://doi.org/10.1126/science.2006424>

POIZNER, HOWARD; KLIMA, EDWARD; BELLUGI, URSULA (1990). *What the Hands Reveal About the Brain*. Cambridge, MA: MIT Press.

RAUSCHECKER, JOSEF. P.; SCOTT, SOPHIE K. (2009). «Maps and streams in the auditory cortex: nonhuman primates illuminate human speech processing». *Nature Neuroscience*, 12(6), 718–24. <http://doi.org/10.1038/nn.2331>

ROGALSKY, CORIANNE; MATCHIN, WILLIAM; HICKOK, GREGORY (2008). «Broca's area, sentence comprehension, and working memory: an fMRI study». *Frontiers in Human Neuroscience*, 2. <http://doi.org/10.3389/neuro.09.014.2008>

ROMEO, RACHEL R.; LEONARD, JULIA A.; ROBINSON, SIDNEY T.; WEST, MARTIN R.; MACKEY, ALLYSON P.; ROWE, MEREDITH L.; GABRIELI, JOHN D. E. (2018). «Beyond the 30-Million-Word Gap: Children's Conversational Exposure Is Associated With Language-Related Brain Function». *Psychological Science*, 095679761774272.
<http://doi.org/10.1177/0956797617742725>

RONG, FENG; XU, JIANG; EMMOREY, KAREN; BRAUN, ALLEN R.; HICKOK, GREGORY (2018). «Is there an amodal “semàntic” area in the left posterior temporal lobe?» *PsyArxiv*, 1–32.
<https://dx.doi.org/10.31219/osf.io/2dczh>

SAITO, KOZUE; OTSUKI, MIKA; UENO, SATOSHI (2007). «Sign language aphasia due to left occipital lesion in a deaf signer». *Neurology*, 69(14), 1466–1468.
<http://doi.org/10.1212/01.wnl.0000277455.08067.9c>

TOMASELLO, MICHAEL; CALL, JOSEP (2018). «Thirty years of great ape gestures». *Animal Cognition*, (0123456789). <http://doi.org/10.1007/s10071-018-1167-1>

VENEZIA, JONATHAN. H.; VADEN, KENNETH I.; RONG, FENG; MADDOX, DALE; SABERI, KOUROSH; HICKOK, GREGORY (2017). Auditory, Visual and Audiovisual Speech Processing Streams in Superior Temporal Sulcus. *Frontiers in Human Neuroscience*, 11(April), 1–17.
<http://doi.org/10.3389/fnhum.2017.00174>

WERNICKE, CARL (1894/1906) *An outline of psychiatry in clinical lectures*. Edició anglesa editada i traduïda per John Dennison i Robert Miller (2015). Springer.

XU, JIANG; GANNON, PATRICK J.; EMMOREY, KAREN; SMITH, JASON F.; BRAUN, ALLEN R. (2009). «Symbolic gestures and spoken language are processed by a common neural system». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(49), 20664–20669.
<http://doi.org/10.1073/pnas.0909197106>