

Przedni zakręt kory obręczy – perspektywa neurokognitywna

Magdalena Fafrowicz*, Tadeusz Marek
Zakład Neuroergonomii Uniwersytetu Jagiellońskiego

ANTERIOR CINGULATE CORTEX
– A NEUROCOGNITIVE PERSPECTIVE

Abstract. The aim of this paper is to review and synthesize recent findings stemming from neurocognitive studies on the subdivisions of anterior cingulate cortex – the main structure of the executive attention system – in the context of specific neurocognitive functions, and of the whole network activity. Two types of studies providing evidence for activation in the anterior cingulate cortex subdivisions are reviewed. The first category comes from neuroimaging studies (PET, fMRI, and efmRI studies) while the second one is based on event-related potentials in EEG recordings. Executive control, which is attributed to the anterior cingulate cortex subdivisions, involves functions that must be used in situations requiring planning, conflict monitoring, error detection, execution of novel action, alerting to danger, and inhibition of routine behavior. The anterior cingulate cortex executive properties emerge through interactions with other brain structures and areas. In this paper, we are largely concerned with attempts to assign specific cognitive functions to certain subdivisions of the anterior cingulate cortex.

Przedni zakręt kory obręczy (*anterior cingulate cortex* – ACC) jest jednym z najbardziej istotnych z punktu widzenia procesów poznawczych obszarem kory. Wielu badaczy identyfikuje ów obszar z egzekucyjnym systemem uwagi (Posner, Raichle, 1994; Raz, 2004; Marek i in., 2004). System ten jest odpo-

* Adres do korespondencji: Instytut Psychologii Stosowanej, Uniwersytet Jagielloński, ul. Józefa 19, 31-056 Kraków; e-mail: vonfrovitz@psychologia-stosowana-uj.pl

Artykuł opiera się na pracach naukowych finansowanych ze środków na naukę w latach 2006-2009, jako projekt badawczy nr N106 034 31/3110, oraz grantu Wydziału Zarządzania i Komunikacji Społecznej UJ („Funkcje przedniego zakrętu obręczy w egzekwowaniu i kontrolowaniu ruchów skokowych gałek ocznych”).

wiedzialny za identyfikowanie, rozpoznawanie, przetwarzanie informacji i egzekwowanie działań (włącznie z działaniami poznawczymi). Jak podkreślają Posner i Raichle (1994), o kolejności przetwarzania informacji przez systemy neuronalne decydują procesy zainicjowane przez ten system. Zgodnie z klasycznym modelem Normana i Shallice (1986) system egzekucyjny uwagi jest aktywny w sytuacjach: (1) planowania działań i podejmowania decyzji; (2) wymagających działań korekcyjnych związanych z popełnianymi błędami oraz (3) działań niestandardowych, niewyuczonych, nierutynowych; (4) trudnych i niebezpiecznych oraz 5) wymagających wyhamowywania reakcji niepożądanych.

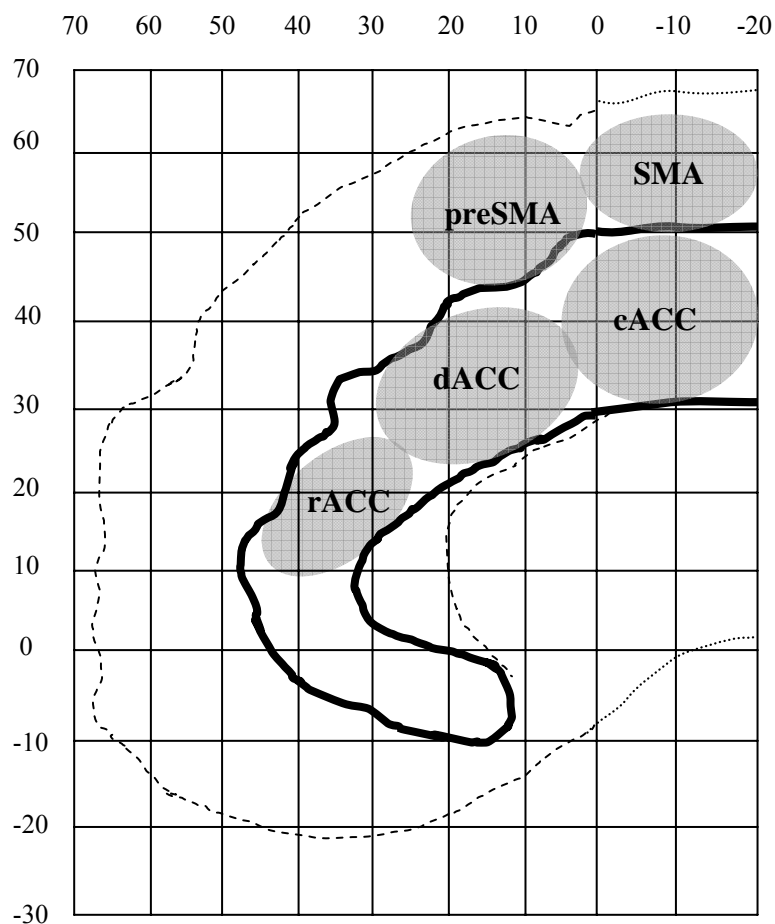
Anatomicznie obszar ACC jawi się jako względnie jednolity i wyraźnie zarysowany, jednak z punktu widzenia funkcjonalnego jest wysoce zróżnicowany. Owa funkcjonalna heterogeniczność jest jednym z większych wyzwań współczesnej neurokogniistyki. Zasadniczy problem związany z badaniem funkcji obszaru ACC wiąże się od wielu lat z niejednoznacznością odpowiedzi różnych jej części na specyficzne warunki stymulacyjne. Co więcej, te same struktury w omawianym obszarze reagują na różnorodną stymulację (Frith i in., 2004). Problem stojący przed neurokogniistami polega na określeniu funkcji poznawczych związanych z ACC. Jest to problem natury metodologicznej, sprowadzający się do umiejętnego konstruowania zadań zezwalających na precyzyjne selekcjonowanie owych funkcji, a także problem natury teoretycznej, polegający na zbudowaniu teorii wyjaśniającej wszystkie wyniki badań, niejednokrotnie wysoce konfundujące (np. niejednoznaczne odpowiedzi poszczególnych obszarów ACC na określone warunki stymulacyjne) (Fąfrowicz, Marek, 2007b). W artykule dokonujemy przeglądu badań zmierzających do określenia funkcji ACC i stworzenia spójnej teorii wyjaśniającej działanie owego obszaru kory.

STRUKTURA PRZEDNIEGO ZAKRĘTU KORY OBRĘCZY W PERSPEKTYWIE ANATOMICZNEJ

ACC stanowi część zakrętu obręczy (tak zwanej starej kory), rozciągającej się wokół spoidła wielkiego. Anatomicznie struktura przedniego zakrętu obręczy charakteryzuje się znacznymi różnicami indywidualnymi. Zróżnicowanie jest tak znaczne, iż uważa się, że stanowi charakterystykę indywidualną odpowiadającą odciskowi palca. Różnice dotyczą przebiegu bruzd oraz wzajemnego położenia poszczególnych obszarów tworzących ACC. Obserwuje się znaczące różnice w zakresie prawej i lewej półkuli. Pewne cechy charakterystyczne można również zaobserwować w zależności od płci (Vogt, 2004).

W obrębie przedniego zakrętu kory obręczy wyróżnia się – z funkcjonalnego punktu widzenia – począwszy od części rostralnej (dziobowej), trzy zasadnicze obszary: rostralny obszar ACC (*rostral ACC* – rACC), czasem określane w literaturze jako przedni (*anterior rostral cingulate zone*); obszar grzbietowy (*dorsal ACC* – dACC), określane też jako tylna część rostralnej części ACC (*posterior rostral cingulate zone*) oraz obszar położony w tylnej, ogonowej czę-

ści przedniego zakrętu obręczy – kora motoryczna zakrętu (*caudal cingulate zone* – cACC). Wspomniane trzy obszary położone są nad spoidłem wielkim (*corpus callosum*). Bezpośrednio nad korą motoryczną zakrętu (cACC) oraz dorsalną częścią ACC (dACC), idąc od tyłu, wyróżnia się korę motoryczną dodatkową (*supplementary motor area* – SMA), i nieco z przodu w stosunku do niej – korę przedmotoryczną (*presupplementary motor area* – preSMA). Rysunek 1 ilustruje położenie wspomnianych pięciu obszarów kory.



Rysunek 1. Schemat ilustrowujący położenie: rostralnego obszaru przedniego zakrętu obręczy – rACC; grzbietowego obszaru przedniego zakrętu obręczy – dACC; ogonowego obszaru przedniego zakrętu obręczy – cACC; obszaru motorycznego dodatkowego – SMA oraz obszaru przedmotorycznego dodatkowego – preSMA w przestrzeni Talairacha (Marek i in., 2008)

Pomiędzy poszczególnymi częściami ACC występują liczne wzajemne połączenia (np. Devinsky i in., 1995; Bush i in., 2000; Etkin i in., 2006). Charakterystyczne jest również wielkie bogactwo połączeń z innymi obszarami mózgu. Część grzbietowa (dACC) ma silne połączenia z przedmotorycznym (preSMA) i motorycznym dodatkowym (SMA) obszarem ACC oraz z korą przedczołową i ciemieniową.

Z części rostralnej (rACC) wychodzą drogi łączące ją z ciałem migdałowatym, podwzgórzem, hipokampem, jądrami pnia mózgu (*periaqueductal gray*), jądrem półleżącym (*nucleus accumbens*) oraz korą przedczołową. Obszar ten ma również połączenia zstępujące z systemami autonomicznym, czuciowo-motorycznym oraz endokrynnym (Bush i in., 2000).

Obszary SMA i preSMA oprócz połączeń występujących w ramach ACC wykazują połączenia z systemami motorycznymi mózgu oraz systemami pamięci roboczej.

Przednia część zakrętu obręczy (ACC) razem z korą przedczołową (*prefrontal cortex* – PFC) stanowią jedną z bardziej tajemniczych części mózgu. Tradycyjnie ACC kojarzona była głównie z systemem odpowiedzialnym za koordynację reakcji ruchowych dowolnych (np. Longstaff, 2002). Jednakże w świetle najnowszych badań, realizowanych z użyciem nowoczesnych technik obrazowania (głównie PET, fMRI i efMRI) oraz technik EEG, prowadzonych na przełomie ubiegłego i nowego stulecia oraz obecnie, pogląd ten musiał ulec przebudowaniu.

FUNKCJE ACC W PERSPEKTYWIE BADAŃ TECHNIKAMI NEUROOBRAZOWANIA (EFMRI, FMRI I PET)

Analizując literaturę przedmiotu z zakresu badań nad ACC widać wyraźnie, iż techniki obrazowania odegrały zasadniczą rolę w poznawaniu funkcji owej części kory. Są to głównie badania wykorzystujące fMRI i PET. Szczególnie znaczące są badania realizowane z zastosowaniem tak zwanych potencjałów zdarzeniowych fMRI (*event-related fMRI* – efMRI).

Botvinick wraz ze współpracownikami (2001) wyróżniają dwa typy badań realizowanych z użyciem wspomnianych technik. W zadaniach pierwszego typu osoby badane proszone są o reagowanie na bodźce w sposób nierutynowy/nieautomatyczny lub o powstrzymanie się od automatycznego/rutynowego reagowania (zadania typu test Stroopa). W zadaniach drugiego typu wymaga się od osób badanych, by dokonały wyboru jednej spośród kilku równoważnych reakcji. Wymienia się tu zadania wymagające tak zwanej podzielności uwagi, zadania wymagające selekcjonowania i wyboru konkurujących ze sobą reakcji, zdania z dużym ładunkiem obciążenia pamięci roboczej.

Generalnie rzecz ujmując, wyniki wspomnianych badań wskazują jednoznacznie, iż ACC odgrywa fundamentalną rolę w poznawczym funkcjonowaniu człowieka. Część grzbietowa (dACC) wykazuje wysoką aktywność w przypadku wykonywania zadań wymagających dużego wysiłku poznawczego (np. Marek i in., 2007). Opierając się na przeglądowych analizach można stwierdzić,

że obszar ten związany jest z funkcjami kontroli motorycznej, selekcją reakcji, przetwarzaniem złożonych poznawczo informacji, z procesami motywacyjnymi, wykrywaniem nowych bodźców oraz błędnych reakcji, monitorowaniem konkurencyjnych reakcji, z antycypacją, pamięcią operacyjną oraz podejmowaniem pozytywnie wzmocnianych decyzji (np. Bush i in., 2000).

W odróżnieniu od dACC obszar rostralny (rACC) aktywowany jest przez zadania o dużym ładunku emocjonalnym. Wyniki badań (np. Devinsky i in., 1995; Bush i in., 2000) wskazują na nierozdzielne powiązanie aktywności w obszarze rostralnym zakrętu obręczy (rACC) z warunkowaniem emocjonalnym, wyrażaniem oceny w zakresie stanów wewnętrznych związanych z motywacją i oceny wartości emocji związanych z wewnętrznymi i zewnętrznymi determinantami działania oraz z regulacją w zakresie reakcji na bodźce o charakterze emocjonalnym, a także z oceną informacji o charakterze emocjonalnym i motywacyjnym. Wzmocniona aktywność wspomnianego obszaru obserwowalna jest również w sytuacji rozwiązywania konfliktów natury emocjonalnej (Etkin i in., 2006).

Z prowadzonych w ostatnich latach badań wynika, iż zadania charakteryzujące się wysokim poziomem obciążenia poznawczego, aktywując dACC, jednocześnie deaktywują rACC. Podobnie zadania o charakterze emocjonalnym – aktywując rACC, deaktywują dACC (Bush, 2004; Fafrowicz, Marek, 2008).

W wielu metaanalizach ACC jawi się jako struktura heterogeniczna kontrolująca funkcjonowanie poznawcze i zarazem emocjonalne człowieka. Kontrolna funkcja systemu ujawnia się w sytuacjach z wysokim ładunkiem nowości, w sytuacjach wymagających decyzji, w przypadku działań i zachowań o niskim lub wręcz zerowym poziomie wyuczenia, w sytuacjach zawierających elementy zagrożenia oraz wymagających wyboru między konfliktowymi reakcjami i/lub bodźcami, w sytuacjach, w których występują (lub potencjalnie mogą wystąpić) błędy, a także w sytuacjach działań korekcyjnych i działań polegających na wygaszaniu błędnych lub niepożądanych reakcji (zachowań) (np. Duncan, Owen, 2000; Fafrowicz, Marek, 2008).

Wspólnym mianownikiem sytuacji, w których dochodzi do aktywowania struktur ACC, są pojawiające się konflikty i/lub błędne reakcje. Metaanalizy wykazują, iż zadaniami aktywującymi ACC są tak zwane zadania konfliktowe. Obecnie neurokognitywiści są zgodni, iż ACC stanowi kluczowy element egzekucyjnego systemu odpowiedzialnego za mechanizmy monitorowania i przygotowywania rozwiązań konfliktów na poziomie bodźców oraz na poziomie reakcji związanych z tradycyjnie ujmowanym komponentem poznawczym oraz emocjonalnym (Raz, 2004).

Ożywioną dyskusję i wymianę poglądów – wspartą dziesiątkami eksperymentów realizowanych głównie z wykorzystaniem fMRI w kilkunastu ośrodkach badawczych – wzbudziło pytanie dotyczące udziału struktur tworzących ACC w procesie „monitorowania konfliktu” oraz procesie „rozwiązywania konfliktu”. Zgodnie z wynikami najnowszych badań (np. Etkin i in., 2006) monitorowanie konfliktu wywołuje wzmocnioną aktywność tylko jednego obszaru przedniego zakrętu obręczy – dACC. Dodatkowo aktywowana jest grzbietowo-

-przyśrodkowa część kory przedczołowej (*dorsomedial prefrontal cortex* – DMPFC). Proces rozwiązywania konfliktu nie znajduje natomiast odzwierciedlenia w aktywności struktur ACC. Aktywność w tym przypadku wykazuje boczna część kory przedczołowej (*lateral prefrontal cortex* – LPFC). Wyniki wspomnianych badań są zgodne z wcześniejszymi doniesieniami Cartera i współpracowników (1998, 1999). Badacze ci wskazują, iż aktywność ACC (dokładniej zaś dACC) wiąże się z monitorowaniem konfliktów, a nie z ich rozwiązywaniem.

Współcześnie wielu badaczy skłania się do poglądu, zgodnie z którym dACC aktywowane jest w przypadkach występowania konfliktu między stanem zakładanym przez system poznawczo-emocjonalny a stanem osiąganym. Wysoce analityczne podejście badawcze (zastosowanie technik fMRI) zezwoliło na rozróżnienie profili aktywności struktur w zależności od tego, czy mamy do czynienia z konfliktem występującym na poziomie bodźców, czy też na poziomie reakcji. Otóż obszarem aktywowanym przez konflikt występujący na poziomie bodźców jest obszar preSMA. Konflikty związane z reakcją uaktywnia natomiast dACC. Z badań Petit i współpracowników (1998), prowadzonych nad pamięcią roboczą (pamięć twarzy i pamięć przestrzenna) przy zastosowaniu techniki fMRI, wynika, iż aktywność dACC i preSMA związana jest z przygotowywaniem reakcji w sytuacji, gdy jest ona potencjalnie wielowariantowa (sytuacji potencjalnie konfliktowej, wymagającej wyboru adekwatnego rozwiązania).

Wyniki licznych badań wykazują, iż rACC aktywowana jest w wyniku pojawiającego się błędu (np. Luu, Pederson, 2004; Raz, Buhle, 2006; Marek i in., 2007; Fafrowicz, Marek, 2008). Różnice w funkcjach dACC i rACC potwierdzają również badania realizowane z użyciem PET. Przykładowo, badania Elliot i Dolan (1988) wskazują wyraźnie, iż dACC aktywowana jest w fazie generowania hipotez związanych z podejmowanymi działaniami, natomiast rACC wykazuje aktywność po dokonaniu wyboru między generowanymi hipotezami.

FUNKCJE ACC W PERSPEKTYWIE BADAŃ EEG W PARADYGMACIE POTENCJAŁÓW WYWOŁANYCH

Osobną grupę badań nad funkcjami ACC tworzą badania realizowane przy zastosowaniu zapisu EEG w paradygmacie potencjałów wywołanych (Botvinnick i in., 2001). Technika pomiaru potencjałów zdarzeniowych EEG (*event-related potentials* – ERP) zezwala na rejestrację aktywności neuronalnej z niezwykle dokładnością w zakresie rozdzielczości czasowej. A zatem badania techniką ERP aktywności ACC umożliwiają precyzyjne przyporządkowywanie pojawiających się aktywności neuronalnych ściśle określonym sytuacjom bodźcowym.

Ten typ badań wiąże aktywność ACC z procesami wykrywania i ewentualnego korygowania błędnych reakcji/błędnych działań. Wysiłki badawcze skupiają się tutaj na analizowaniu komponentów ERP.

Zjawisko negatywnej polaryzacji odnoszącej się do błędu (*error negativity* – Ne, lub *error-related negativity* – ERN) po raz pierwszy raportowane było przez Falkensteina i współpracowników (1991) oraz Gehringa (Gehring i in., 1993). Zaobserwowali oni, iż w sytuacji, gdy osoba badana, wykonując zadania, w których rejestrowane były czasy reakcji, popełniała błąd – w zapisie aktywności mózgu mierzonej przy użyciu metody potencjałów wywołanych – występowała duża negatywna polaryzacja. Pojawiała się ona w momencie wystąpienia błędu i osiągała maksimum 50-100 ms później. Najwyższe wyniki negatywnej polaryzacji występowały w przypadku pomiarów dokonywanych w centralnej (górnej) części czaszki.

Wystąpienie ERP/Ne uznane jest za czynnik wskazujący na zaistnienie rozbieżności pomiędzy oczekiwaną reakcją a reakcją zrealizowaną. Amplituda ERP/Ne odzwierciedla stopień niespójności pomiędzy reprezentacją błędnej i poprawnej reakcji. Jak wynika z badań (np. Falkenstein i in., 1991; Gehring i in., 1993), amplituda ta wzrasta w przypadku błędów o dużym znaczeniu dla osób badanych. Istnieje wyraźna relacja pomiędzy poprawnością reakcji oraz amplitudą ERN/Ne. Na amplitudę ERN/Ne wpływać mogą różnorodne czynniki. Ulega ona zmianie w zależności od znaczenia błędu (większe znaczenie – większa amplituda) (Falkenstein i in., 1995) oraz w sytuacji obniżenia sprawności działania spowodowanego zmęczeniem (niższe wartości amplitudy) (Scheffers i in., 1999). Amplituda ERN/Ne zależy również od stopnia trudności wykonywanych zadań (West, Alain, 1999), od niejednoznaczności bodźców i reakcji (Pailing, Segalowitz, 2004), procesu starzenia się (Falkenstein i in., 2001), zmienia się również w sytuacji spożycia alkoholu (Ridderinkhof i in., 2002).

Innym komponentem aktywności mózgu mierzonej przy użyciu metody potencjałów wywołanych jest podobna do ERP/Ne negatywna polaryzacja związana z aktywnością neuronalną towarzyszącą procesom monitorowania poprawności reakcji. Zjawisko to określane jest w literaturze przedmiotu jako zwrotna negatywna polaryzacja odnosząca się do błędu (*feedback ERN*) i występuje jedynie w sytuacji, gdy popełnienie błędu jest uświadomione. Komponent ów rejestrowany jest w przednio-środkowej części mózgu, 250-350 ms od momentu wystąpienia błędnej reakcji. Zdaniem Luu i Tuckera (2004) zwrotna negatywna polaryzacja odnosząca się do błędu poprzedzona jest wystąpieniem ERN/Ne i niewątpliwie wiąże się z uświadomieniem popełnienia błędu.

Wyniki wielu badań prowadzonych z zastosowaniem fMRI, PET, MEG oraz rejestracji aktywności pojedynczych komórek (np. Dehaene i in., 1994; Luu i in., 2004) zdają się wskazywać, iż u podłoża występowania zjawiska ERN/Ne leży aktywność przedniego zakrętu obręczy. Analizy (np. Botvinick i in., 2001; Kiehl i in., 2000) pozwalają stwierdzić, że grzbietowa część ACC (*dorsal* – dACC) jest aktywowana w wyniku pojawienia się poznawczego konfliktu, a aktywacja dziobowej części ACC (*rostral*) występuje w sytuacji popełnienia błędu (Luu, Pederson, 2004; Raz, Buhle, 2006). Menon i współpracownicy (2001) stwierdzili aktywację dziobowo-brzuszną części ACC w sytuacji popełnienia błędu oraz aktywację części ogonowej w sytuacji konfliktu reakcji.

Warto jednak przytoczyć opinię van Veena i współpracowników (2004), których zdaniem występowanie zwrotnej negatywnej polaryzacji odnoszącej się do błędu może być generowane nie przez korę przedniego zakrętu obręczy, ale przez inne elementy sieci neuronalnej związanej z procesem ewaluacji działania.

Kolejnym komponentem aktywności mózgu rejestrowanej przy użyciu metody potencjałów wywołanych jest pozytywna polaryzacja (*error positivity* – Pe) pojawiająca się od 200 do 400 ms po wystąpieniu niepoprawnej reakcji (Falkenstein i in., 2000; Nieuwenhuis i in., 2001). Jest ona rejestrowana w rejonie środkowo-ciemieniowym. Pojawia się jedynie w sytuacji świadomej percepcji błędu (w przeciwieństwie do ERN/Ne) (Leudhold, Sommer, 1999; Falkenstein, 2004). Zdaniem van Veen i Cartera (2002) jednym ze źródeł pojawiającego się Pe jest dziobowa (rACC) część ACC związana z emocjonalnym przetwarzaniem błędu. Jak wynika z badań Hsieha i współpracowników (2007), znaczącym czynnikiem, wpływającym zarówno na zdolność korekty błędu (Pe), jak i na efektywność procesu monitorowania błędów (ERN/Ne), jest deprivacja snu.

FUNKCJE PRZEDNIEGO ZAKRĘTU KORY OBREČZY – PRÓBA SYNTEZY

W ostatnich latach wśród badaczy przeważa pogląd, zgodnie z którym badania nad ACC realizowane z perspektywy konfliktu oraz perspektywy błędu mają wspólny mianownik. Błędna reakcja zawsze analizowana jest w kontekście reakcji prawidłowej. Innymi słowy, błąd zawsze jest odchyleniem od zakładanej wartości, zatem mamy tu do czynienia z konfliktem typu reakcja prawidłowa vs reakcja błędna. Nakładanie się na siebie obu ścieżek (prawidłowej i błędnej) może być *de facto* traktowane jako konflikt (Fafrowicz, Marek, 2008).

Luu i Tucker (2003) oraz Luu i Pedersen (2004) stawiają hipotezę, zgodnie z którą dACC monitoruje kontekst podejmowanych działań w zakresie założonego celu, osiągnięcia owego celu, czasowych charakterystyk działania oraz informacji zwrotnych dotyczących rozbieżności między zakładanymi a osiąganymi celami i parametrami działań. Powołując się na prezentowane wcześniej badania Petita i współpracowników (1998) wypada dodać, iż preSMA monitoruje kontekst bodźcowy. W odróżnieniu od dACC i preSMA, rACC monitoruje reakcje w perspektywie oczekiwanych konsekwencji emocjonalnych. Hipoteza ta znajduje potwierdzenie zarówno w wynikach badań EEG, jak również w wynikach badań PET, omawianych wcześniej (Elliot, Dolan, 1988).

Zgodnie z prezentowaną tu koncepcją, ACC zaangażowana jest w proces regulacji zachowań o charakterze czynności. Regulacja ta ma charakter kontekstowy, a jej „zadaniem” jest przygotowywanie modeli wykorzystywanych do wprowadzania korekt w ramach realizowanych czynności. Inicjowanie budowania modeli korekcyjnych jest możliwe dzięki trzem procesom monitorującym: (1) procesowi monitorującemu rozbieżności między zakładanymi wartościami a występującymi realnie w zakresie szeroko rozumianego kontekstu dzia-

łania; (2) procesowi monitorującemu rozbieżności wynikające z niedopasowania reakcji do kontekstu oraz (3) procesowi monitorującemu motywacyjne i emocjonalne konsekwencje oczekiwań dotyczących wszystkich rozbieżności występujących między stanem zakładanym a rzeczywistym (Luu, Pederson, 2004). Luu i Tucker (2003) wysuwają hipotezę, zgodnie z którą ACC zaangażowana jest w czynności, działania o dużym ładunku nieokreśloności zarówno w sensie parametru czasowego (duża presja czasowa), jak i parametru poznawczego (wysoki poziom nieokreśloności w zakresie potencjalnych modeli podejmowanych działań). Innymi słowy, wspomniani autorzy sugerują, iż ACC jest związane z działaniami typu alarmowego (typu *fight-flight*), natomiast – w odróżnieniu od ACC – PCC jest aktywne w sytuacjach działań rutynowych, dobrze wyuczonych. Za tą koncepcją przemawia fakt silnych połączeń ACC z ciałem migdałowatym aktywnym – jak wiadomo – w sytuacjach „alarmowych”. Analogicznie, silne połączenia PCC z hipokampem również przemawiają za wiodącą rolą owej struktury w regulacji działań dobrze wyuczonych, działań typu rutynowego.

*

Zgoda panująca wśród neurokogniwiistów co do tego, iż ACC jest systemem egzekucyjno-kontrolnym, formuje jedynie wspólny punkt wyjścia do dalszych badań i interpretacji. Obecna wiedza z tego zakresu jest zaledwie uchyleniem rąbka tajemnicy. Wielowymiarowość procesu egzekucyjnego stwarza bowiem problemy natury metodologiczno-eksperymentalnej. Bardzo trudno jest zaprogramować zadanie testowe tak, aby wyodrębnić jedną dymensję egzekucyjną. Większość zadań stosowanych w badaniach realizowanych przy zastosowaniu nowoczesnych technik obrazowania oraz EEG to tzw. zadania brudne, uaktywniające jednocześnie kilka procesów egzekucyjnych. Jedyną drogą do wyodrębnienia pojedynczych wymiarów egzekucji jest iteratywna interpretacja uzyskiwanych wyników. Metaanalizy oraz iteratywna interpretacja wyników badań w kontekście uzyskiwanych profili aktywności zespołu struktur mózgowych funkcjonujących w obrębie ACC, dokonywane w perspektywie funkcji egzekucyjnych, zezwalają na poszerzanie wiedzy oraz wgląd w istotę (esencję) funkcjonowania owych struktur (np. Frith i in., 2004; Fafrowicz, Marek, 2007a). Poszukiwanie funkcji poznawczych specyficznych dla regionu ACC to jedno z większych wyzwań neurokogniwiistyki. Jak podkreślają niektórzy badacze, jedno jest obecnie pewne – ACC nie jest strukturą, której funkcja sprowadza się do reagowania na zadania typu test Stroopa czy też zadania sortowania kart (Frith i in., 2004).

Aktywność ACC wiązana jest z subiektywnie odczuwanym wysiłkiem pojawiającym się w momentach wymagających koncentracji i skupienia uwagi na określonym działaniu (Fernandez-Duque i in., 2000). Liczne połączenia z układem limbicznym, korą asocjacyjną oraz korą motoryczną tłumaczą zaangażowanie ACC w szeroki zakres złożonych reakcji w obrębie procesów

uwagowych, motywacyjnych oraz działań ukierunkowanych na osiągnięcie określonego celu.

Przednia część kory zakrętu obręczy jest postrzegana przez większość badaczy jako centrum zawiadujące funkcjonowaniem sieci neuronalnej integrującej informacje z zakresu motywacji, reprezentacji poznawczej, emocji, oceny oraz modulujące reakcje w pełnym spektrum ich różnorodności (poznawczym, emocjonalnym, motorycznym, wisceralnym i endokrynnym) (Bush i in., 2000). Główne funkcje kontrolne ACC to funkcja monitorowania konfliktów oraz funkcja przygotowywania reakcji. Są one realizowane niezależnie od modalności i obejmują szerokie spektrum funkcjonowania poznawczego.

BIBLIOGRAFIA

- Botvinick, M. M., Braver, T. S., Barch, D. M., Carter, C. S., Cohen, J. D. (2001). Conflict monitoring and cognitive control. *Psychological Review*, 108, 3, 624-652.
- Bush, G. (2004). Multimodal studies of cingulate cortex. [W:] M. I. Posner (red.), *Cognitive neuroscience of attention* (s. 207-218). New York: Guilford Press.
- Bush, G., Luu, P., Posner, M. I. (2000). Cognitive and emotional influences in the anterior Cingulate cortex. *Trends in Cognitive Sciences*, 4, 215-222.
- Carter, C. S., Botvinick, M. M., Cohen, J. D. (1999). The contribution of the anterior cingulate cortex to executive processes in cognition. *Reviews in Neuroscience*, 10, 49-57.
- Carter, C. S., Braver, T. S., Barch, D. M., Botvinick, M. M., Noll, D., Cohen, J. D. (1998). Anterior cingulate cortex, error detection, and on-line monitoring of performance. *Science*, 280, 747-749.
- Dehaene, S., Posner, M. I., Tucker, D. M. (1994). Localization of a neural system for error detection and compensation. *Psychological Science*, 5, 303-305.
- Devinsky, O., Morrell, M. J., Vogt, B. A. (1995). Contributions of anterior cingulate cortex to behaviour. *Brain*, 118, 279-306
- Duncan, J., Owens, A. M. (2000). Dissociative methods in the study of frontal lobe function. [W:] S. Monsell, J. Driver (red.), *Control of cognitive processes* (vol. 18, s. 567-576). Cambridge: MIT Press.
- Elliot, R., Dolan, R. J. (1988). Activation of different anterior cingulate foci in association with hypothesis testing and response selection. *NeuroImage*, 8, 17-29.
- Etkin, A., Egner, T., Peraza, D. M., Kandel, E. R., Hirsch, J. (2006). Resolving emotional conflict: A role for the rostral anterior cingulate cortex in modulating activity in the amygdala. *Neuron*, 51, 1-12, 2596-2607.
- Fałrowicz, M., Marek, T. (2007a). Neuronal attention networks, task demands, and human error. *Occupational Ergonomics*, 7, 2, 73-81.
- Fałrowicz, M., Marek, T. (2007b). Quo vadis, neuroergonomics? *Ergonomics*, 50, 11, 1941-1949.
- Fałrowicz, M., Marek, T. (2008). Attention, selection for action, error processing, and safety. [W:] O. Y. Chebykin, G. Bedny, W. Karwowski (red.), *Ergonomics and psychology: Developments in theory and practice* (s. 201-216). Washington: Taylor & Francis.

- Falkenstein, M. (2004). ERP correlates of erroneous performance. [W:] M. Ullsperger, M. Falkenstein (red.), *Errors, conflicts, and the brain. Current opinions on performance monitoring* (s. 5-14). Leipzig: MPI for Human Cognitive and Brain Sciences.
- Falkenstein, M., Hielscher, H., Dziobek, I., Schwarzenau, P., Hoormann, J., Sundermann, B. [i in.] (2001). Action monitoring, error detection, and the basal ganglia: An ERP study. *Neuroreport*, 12, 157-161.
- Falkenstein, M., Hohnsbein, J., Hoormann, J. (1995). Event-related potential correlates of errors in reaction tasks. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology* (Supplement), 44, 287-296.
- Falkenstein, M., Hohnsbein, J., Hoormann, J., Blanke, L. (1991). Effects of crossmodal divided attention on late ERP components. II: Error processing in choice reaction tasks. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 78, 447-455.
- Falkenstein, M., Hoormann, J., Christ, S., Hohnsbein, J. (2000). ERP components on reaction errors and their functional significance: A tutorial. *Biological Psychology*, 51, 87-107.
- Fernandez-Duque, D., Baird, J. A., Posner, M. I. (2000). Executive attention and meta-cognitive regulation. *Consciousness Cognition*, 9, 2, 288-307.
- Frith, C., Gallagher, H., Maguire, E. (2004). Mechanisms of control. [W:] R. S. J. Frackowiak, K. J. Friston, C. D. Frith, R. J. Dolan, C. J. Price, S. Zeki, J. Ashburner, W. Penny (red.), *Human brain function* (s. 329-362). San Diego, CA: Elsevier Academic Press.
- Gehring, W. J., Goss, B., Coles, M. G. H., Meyer, D. E., Donchin, E. (1993). A neural system for error detection and compensation. *Psychological Science*, 4, 385-390.
- Hsieh, S., Cheng, I.-Ch., Tai, L.-L. (2007). Immediate error correction process following sleep deprivation. *Journal of Sleep Research*, 16, 137-147.
- Kiehl, K. A., Liddle, P. F., Hopfinger, J. B. (2000). Error processing and the rostral anterior cingulate: An event-related fMRI study. *Psychophysiology*, 37, 216-223.
- Leudhold, H., Sommer, W. (1999). ERP correlates of error processing in spatial S-R compatibility tasks. *Clinical Neurophysiology*, 110, 342-357.
- Longstaff, A. (2002). *Neurobiologia*. Warszawa: PWN.
- Luu, P., Pederson, S. M. (2004). The anterior cingulate cortex. Regulation actions in context. [W:] M. I. Posner (red.), *Cognitive neuroscience of attention* (s. 232-242). New York: Guilford Press.
- Luu, P., Tucker, D. M. (2003). Self-regulation and the executive functions: Electrophysiological clues. [W:] A. Zany, A. M. Preverbal (red.), *The cognitive electrophysiology of mind and brain* (s. 199-223). San Diego: Academic Press.
- Luu, P., Tucker, D. M. (2004). Self-regulation by the medial frontal cortex: Limbic representation of motive set-points. [W:] M. Beauregard (red.), *Consciousness, emotional self-regulation and the brain* (s. 123-161). Amsterdam: John Benjamin.
- Luu, P., Tucker, D. M., Makeig, S. (2004). Frontal midline theta and the error-related negativity: Neurophysiological mechanisms of action regulation. *Clinical Neurophysiology*, 115, 1821-1835.

- Marek, T., Fałrowicz, M., Pokorski, J. (2004) Mechanisms of visual attention and driver error. *Ergonomia IJE&HF*, 26, 3, 201-208.
- Marek, T., Fałrowicz, M., Golonka, K., Mojsa-Kaja, J., Ogińska, H., Tucholska, K. (2007). Neuroergonomics, neuroadaptive technologies, human error, and executive neuronal network. [W:] L. M. Pacholski, S. Trzcielinski (red.), *Ergonomics in contemporary enterprise* (s. 13-27). Madison: International Ergonomics Association Press.
- Marek, T., Fałrowicz, M., Golonka, K., Mojsa-Kaja, J., Tucholska, K., Ogińska, H., Orzechowski, T., Urbanik, A. (2008). Changes of the anterior cingulate cortex due to prolonged simulated driving – fMRI study. [W:] W. Karwowski, G. Salvendy (red.), *Applied Human Factors and Ergonomics*. Louisville: USA Publishing.
- Menon, V., Adelman, N. E., White, C. D., Glover, G. H., Reiss, A. L. (2001). Error-related brain-activation during go/nogo response inhibition task. *Human Brain Mapping*, 12, 131-143.
- Nieuwenhuis, S., Ridderinkhof, K. R., Blom, J., Band, G. P., Kok, A. (2001). Error-related brain potentials are differentially related to awareness of response errors: Evidence from an antisaccade task. *Psychophysiology*, 38, 752-760.
- Norman, D. A., Shallice, T. (1986) Attention to action: Willed and automatic control of behavior. [W:] R. J. Davidson, G. E. Schwartz, D. Shapiro (red.), *Consciousness and self-regulation* (s. 1-18). New York: Plenum.
- Pailing, P. E., Segalowitz, S. J. (2004). The error-related negativity (ERN/Ne) as a state and trait measure: Motivation, personality and ERPs in response to errors. *Psychophysiology*, 41, 84-95.
- Petit, L., Courtney, S. M., Ungerleider, L. G., Haxby, J. V. (1998). Sustained activity in the medial wall during working memory delays. *Journal of Neuroscience*, 18, 22, 9429-9437.
- Posner, M. I., Raichle, M. E. (1994). *Image of Mind*. New York: HPHLP.
- Raz, A. (2004). Anatomy of attentional networks. *The Anatomical Record*, 281B, 21-36.
- Raz, A., Buhle, J. (2006). Typologies of attentional networks. *Nature Reviews Neuroscience*, 7, 367-379.
- Ridderinkhof, R., De Vlugt, Y., Bramlage, A., Spaan, M., Elton, M., Snel, J., Band, G. P. H. (2002). Alcohol consumption impairs detection of performance errors in medial frontal cortex. *Science*, 298, 2209-2211.
- Scheffers, M. K., Humphrey, D. G., Stanny, R. R., Kramer, A. F., Coles, M. G. H. (1999). Error-related processing during a period of extended wakefulness. *Psychophysiology*, 36, 149-157.
- Van Veen, V., Carter, C. S. (2002). The timing of action monitoring processes in the anterior cingulate cortex. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 14, 4, 593-602.
- Van Veen, V., Holroyd, C. B., Cohen, J. D., Stenger, A., Carter, C. S. (2004). Errors without conflict: Implications for performance monitoring theories of anterior cingulate cortex. *Brain and Cognition*, 56, 267-276.
- Voght, B. A. (2004). Cingulate cortex. [W:] G. Adelman, B. H. Smith (red.), *Encyclopedia of neuroscience*. New York: Elsevier B.V.
- West, R., Alain, C. (1999). Event-related neural activity associated with the Stroop task. *Cognitive Brain Research*, 8, 157-164.