
Wolicjonalne mechanizmy inicjowania ruchu

MACIEJ RAŚ

Uniwersytet im. Adama Mickiewicza

Streszczenie. *Artykuł stanowi przegląd wiedzy nad procesami mózgowymi odpowiedzialnymi za proste wolicjonalne działania motoryczne. Procesy te manifestują się pod postacią potencjału gotowości – aktywności elektrycznej mózgu (rejestrowanej przez elektroencefalograf) pojawiającej się na moment przed wykonaniem ruchu w okolicach czubka głowy. W artykule omówiona zostaje zarówno charakterystyka tego potencjału – jego kształt i zależność od warunków specyficznych dla wykonywanego zadania, jak również jego dokładniejsza lokalizacja mózgową. Zrozumienie mechanizmów odpowiedzialnych za powstawanie najbardziej podstawowych działań jest pierwszym koniecznym do uczynienia krokiem na drodze do wyjaśnienia bardziej złożonych ludzkich zachowań.*

Słowa kluczowe: *działania motoryczne, działania wolicjonalne, potencjał gotowości*

Wyobraźmy sobie robota, którego jedynym zadaniem jest naciśnięcie pewnego przycisku. Nie jest wcale konieczne aby robot, względem którego stawiamy wyłączne takie wymagania, był maszyną nadmiernie wyrefinowaną. Powinien posiadać on jakiś odpowiednik ludzkiego palca, jak również powinien być w stanie użyć ów quasi-palec w wiadomym celu. Umiejętność naciśnięcia przycisku nie musiałaby być przeto wcale oparta na skomplikowanych mechanizmach. Robot mógłby naciskać przycisk automatycznie na przykład za sprawą znajdującej się w jego wnętrzu, nakręconej sprężyny. Kiedy postawilibyśmy takiego robota przed przyciskiem ten z całą pewnością wykonałby swoje zadanie jak należy: nacisnąłby przycisk.

Pytanie o przyczynę naciśnięcia przycisku przez robota wydaje się być co najmniej trywialne. Z łatwością sformułujemy na tak zadane pytanie odpowiedź: „Robot nacisnął przycisk za sprawą odkręcającej się sprężyny znajdującej się w jego wnętrzu”, albo podobną: „Robot nacisnął przycisk, ponieważ ktoś w pewien specyficzny sposób umieścił sprężynę w jego wnętrzu.” Pytanie o przyczynę naciśnięcia przycisku traci jednak na trywialności, jeżeli na miejscu robota postawimy jakiegoś człowieka. Załóżmy zatem, że to jednak człowiek a nie robot, wywołał rzeczzone zdarzenie. Czy w jego przypadku również możemy zrzucić odpowiedzialność na jakąś znajdującą się w jego wnętrzu „sprężynę”?

Próba odpowiedzi na pytanie o przyczynę działania człowieka następuje poważniejszych trudności – możemy jej bowiem udzielić na kilku poziomach. Zamiast odwoływać się do „mechanicznej sprężyny”, powiemy najprawdopodobniej, że ktoś chciał nacisnąć dany przycisk. Jako że tego typu działanie wiąże się najczęściej z wywołaniem jakiegoś innego zdarzenia, możemy też powiedzieć, że chciał — przykładowo — włączyć telewizor. W tym drugim przypadku zakładamy zatem *implicite*, że posiadał on określoną wiedzę o świecie tj. wiedzę odnośnie prawdopodobnych skutków swojego działania. Mogło się jednak wydarzyć i tak, że człowiek ten w ogóle nie miał ochoty nacisnąć na przycisk, ale został do tego działania przez kogoś zmuszony. W tej sytuacji odpowiedź

na rzucone pytanie brzmiałaby: „X nacisnął przycisk za sprawą rozkazu/polecenia wydanego przez Y”.

Jak widzimy, odpowiedź na pytanie o przyczynę działania człowieka uwikłana jest w siatkę psychologicznych i środowiskowych czynników. Chcąc zatem odpowiedzieć na pytanie w zaprezentowany powyżej sposób, powinniśmy wziąć pod uwagę psychikę danej osoby, włączając w to jej motywację, chęci, przyzwyczajenia czy posiadaną przezeń wiedzę, jak również drobiazgową charakterystykę środowiska w jakim w danym momencie się znajduje. Odpowiedź ta jest zatem znacznie bardziej skomplikowana, niż w przypadku robota, dla którego żadne środowiskowe czy psychologiczne czynniki nie mają znaczenia, a dla którego istotna jest wyłącznie odkręcająca się sprężyna.

Jednak odpowiedź na pytanie o przyczynę działania człowieka może być także udzielona z perspektywy neurofizjologicznej, czyli z perspektywy zdarzeń w systemie neuronalnym człowieka. Przyjmując taki właśnie punkt widzenia, konieczne jest odwołanie się do innych jeszcze pojęć niż chęć czy motywacja, a mianowicie do pojęć pozwalających opisać zachowanie mózgu, rozumianego tym razem jako zwyczajny biologiczny organ. Sposób ten bliższy jest w pewnym sensie opisywaniu zachowania sprężyny, która w przypadku naszego wyimaginowanego robota odpowiadała za powstawanie ruchu. Odpowiadając z perspektywy neurofizjologicznej wskazujemy na to co musi się wydarzyć w mózgu, ażeby spowodowało to powstawanie działania.

W niniejszym artykule przyjrzymy się przyczynom powstawania ruchu, spoglądając nań właśnie z perspektywy aktywności elektrycznej ludzkiego mózgu. Niebagatelne znaczenie ma tutaj aspekt złożoności podejmowanego działania. Jeżeli prosty ruch palcem przyrównamy do bardziej złożonej czynności, takiej jak chociażby wykonanie układu tanecznego, odkrywamy, że przyczyny rozpatrywane na poziomie psychologiczno-środowiskowym nie różnią się pod względem stopnia złożoności. Inaczej jednak kwestia ta przedstawia się w przypadku prób wyjaśnienia tego zjawiska w odniesieniu do neurofizjologii mózgu. Wydaje się, że podobnie jak wykonanie przez robota układu tanecznego wymaga skomplikowanego wewnętrznego instrumentarium, tak samo w przypadku pracy naszego mózgu mamy do czynienia z procesami o bardziej złożonej naturze. Z tego właśnie powodu w niniejszym artykule skupię się przede wszystkim na bardzo prostych działaniach - takich jak ruch palcem. Za „winowajcę” takich działań jest uznawana od lat 60. aktywność mózgu, która ujawnia się na wykresach elektroencefalografu jako potencjał gotowości. Artykuł stanowi przegląd literatury dotyczącej tej właśnie specyficznej aktywności mózgu.

1. Aktywność elektryczna mózgu związana z powstawaniem ruchu

W 1950 roku Bates przeprowadził serię interesujących eksperymentów. Badanemu przyczepiano dwie elektrody do głowy - pierwszą w okolicach pola ruchowego, druga natomiast zmieniała swoją lokalizację zależnie od konkretnych warunków eksperymentalnych. Ponadto dwie elektrody umieszczano nad mięśniami zginaczami przedramienia. Za pomocą elektrod dokonywano pomiarów aktywności elektrycznej mózgu (EEG) i mięśni (EMG). Zadaniem osoby badanej było gwałtowne ściskanie tekturowego cylindra w tempie dziesięć razy na minutę. Zapis aktywności elektrycznej z obu tych okolic (mózgu i mięśni) przeprowadzany był symultanicznie. Wynik pojedynczej rejestracji nie ukazywał znaczących różnic w aktywności elektrycznej mózgu w czasie, w którym uczestnik badania wykonywał wspomniany ruch ręką. Dopiero dzięki nałożeniu na siebie wielu nagrań w taki sposób, by zapis aktywności elektrycznej mięśni ręki znajdował się

zawsze w tym samym miejscu, pewne zmiany dały się zaobserwować. Po upływie 20-40 ms od początku zapisu elektromiogramu wskazującego na ruch, występowała mała zmiana potencjałów w okolicach bruzdy Rolanda zlokalizowanej w półkuli mózgu przeciwległej względem użytej kończyny. Batesowi nie udało się jednak znaleźć zmian potencjałów poprzedzających wykonanie ruchu (Bates 1951).

Dopiero czternaście lat później Kornhuber i Deecke jako pierwsi zaobserwowali u człowieka¹ zmiany w EEG poprzedzające wykonanie działania motorycznego. Procedura którą zastosowali, przypominała tę użytą przez Batesa: badany wykonywał wolicjonalne ruchy o zmiennych interwałach podczas których dokonywano jednocześnie pomiarów EEG i EMG. Znaleziona wówczas specyficzna aktywność elektryczna mózgu występująca przed wykonaniem ruchu zyskała miano *Bereitschaftspotential*², natomiast ta następująca po ruchu: *reafferentes Potential* (Kornhuber, Deecke 1965).

Badania na ludziach z wykorzystaniem EEG, zapoczątkowane pod koniec XIX wieku przez Bergera (Luck 2004), przez dekady koncentrowały się przede wszystkim na analizie rytmu aktywności elektrycznej mózgu. Istotny zwrot nastąpił w 1964 roku za sprawą opisanego przez Greya Waltera komponentu CNV (Walter, Cooper, Aldridge, Mccallum, Winter 1964), od kiedy to bliżej zaczęto się przyglądać tzw. potencjałom wywołanym (ERP), czyli potencjałom skorelowanym z wystąpieniem określonego bodźca. Jedną z poważniejszych trudności przy badaniu potencjałów wywołanych, w porównaniu z badaniem rytmu aktywności elektrycznej, jest ich wielkość. *Readiness potential* charakteryzuje się amplitudą od dziesięciu do stu razy mniejszą od rytmu alfa.

Późniejsze badania niemieckich naukowców przyniosły propozycję dalszego podziału aktywności elektrycznej mózgu związanego z wykonaniem ruchu. Obok postulowanego wcześniej *reafferentes Potential*, zaproponowano podział aktywności elektrycznej poprzedzającej ruch na trzy komponenty (Deecke, Scheid, Kornhuber 1969):

1. Wolno narastający *readiness potential*, zaczynający się około 850 ms przed ruchem i występujący obustronnie i symetrycznie nad przedśrodkowymi i zaśrodkowymi okolicami mózgu, osiągający maksimum w górnych częściach tych okolic.
2. *Pre-motion positivity*, będący również obustronnie symetryczny i zaczynający się 86 ms przed początkiem EMG.
3. *Motor potential*, zaczynający się 56 ms przed wskazaniem EMG i osiągający maksimum nad przeciwległą przedśrodkową okolicą kory motorycznej odpowiedzialnej za rękę.

Zdaniem Kornhubera i Deeckego, *readiness potential* odzwierciedla wczesny przygotowawczy proces poprzedzający ruch, natomiast *pre-motion positivity* i *motor potential* są ściśle związane z początkiem ruchu i przypuszczalnie pojawiają się na skutek aktywacji kory motorycznej (Deecke, Grözinger, Kornhuber 1976).

W ramach dalszych badań potencjałów związanych z ruchem (MRP – *Motor Related Potentials*) udało się zaobserwować występowanie najwcześniejszych potencjałów nawet na 1-2 sekundy przed wykonaniem działania. Ponadto wysnuwane były różne propozycje klasyfikacji komponentów składających się na ruchową aktywność elektryczną. Shibasaki wyróżnił 8 rodzajów aktywności związanej z ruchem palcem: BP, NS0, P50, N10, N+50, P+90, N+160 i P300 (Shibasaki, Barrett, Halliday, Halliday 1980). Cztery pierwsze od-

¹Zmiany pola elektrycznego przed wykonaniem ruchu u szczura zaobserwował w 1961 roku Caspar (za: Kornhuber, Deecke 1965).

²Obecnie równie często na określenie potencjału elektrycznego występującego przed wykonaniem ruchu używa się określenia *readiness potential*.

nosiły się do aktywności elektrycznej mózgu przed ruchem, natomiast pozostałe do tej następującej już po nim. Klasyfikacja Shibasakiego jako jedna z pierwszych uwzględniła pojawiające się już wcześniej obserwacje (Deecke, Grözinger, Kornhuber 1976) zjawiska nagłego wzrostu poziomu nachylenia *readiness potential* na około 400 ms przed początkiem ruchu. Wczesna faza potencjału zachowała pierwotną nazwę (*Bereitschaftspotential*), natomiast późna zyskała miano „ujemnego nachylenia” (*Negative Slope – NS*). Również w późniejszych badaniach Deeckiego dystynkcje w obrębie *readiness potential* zostały uwzględnione. Wprowadzono nazwy BP1 dla oznaczenia wczesnej fazy oraz BP2 dla późniejszej (Cui, Deecke 1999). W literaturze pojawia się również neutralne wobec przedstawionych klasyfikacji określenie *slow negativity*, odnoszące się do aspektu powolnego wzrastania ujemnych potencjałów. W niniejszej pracy, dla zachowania przejrzystości, stosowany będzie termin „potencjał gotowości”. Kiedy trzeba będzie odnieść się do poszczególnych jego komponentów, mowa będzie odpowiednio o wczesnym i późnym potencjale gotowości.

2. Charakterystyka potencjału gotowości

Potencjał gotowości różni się w zależności od części ciała, która zostaje wprawiona w ruch oraz cech wykonywanego zadania, którego ruch ten jest elementem. Poszczególne wystąpienia potencjału gotowości mogą się różnić między sobą: (1) czasem wystąpienia potencjału, np. ruch planowany poprzedzony jest wcześniejszym potencjałem niż ruch spontaniczny (Libet, Gleason, Wright, Pearl 1983); (2) amplitudą, np. części ciała bardziej odległe od mózgu przejawiają generalnie mniejszą amplitudę (Jankelowitz, Colebatch 2002); (3) miejscem występowania największej amplitudy, np. w zależności od użytej części ciała (z powodu somatotopowej struktury³ kory ruchowej posiadającej znaczny udział w generowaniu sygnału); (4) gradientem zmian, np. w chorobie Parkinsona początek potencjału gotowości ma mniejszą amplitudę niż w przypadku osób zdrowych (Dick i in. 1989).

Różnice w potencjale gotowości powodowane mogą być czynnikami zarówno natury motorycznej, jak również zmianami w obrębie elementu mentalnego (np. stopnia intencjonalności ruchu). Kutas i Donchin (Kutas, Donchin 1974) wykazali, że na wielkość potencjałów ma wpływ siła włożona w zadanie. Badania Slobounova (Slobounov, Hallett, Newell 2004) pokazały natomiast, że o ile siła ma wpływ na amplitudę potencjałów, o tyle równie istotnym elementem wpływającym na kształt potencjałów poprzedzających ruch jest postrzegana wartość siły – wpływa ona pozytywnie na ostatnie 100 ms poprzedzające ruch.

Dla ostatnich 100 ms ma znaczenie również ciężar, jaki badany musi podnieść ruszając palcem (Kristeva, Cheyne, Deecke 1991). Badanie Simonetty (Simonetta, Clanet, Rascol 1991) pokazało, że potencjał gotowości odpowiada nie tylko za początkowy moment ruchu, ale całą sekwencję ruchów. W przeprowadzonym przez nich eksperymencie badani wykonywali dwa rodzaje ruchów: w warunku A – prosty pojedynczy ruch, natomiast w warunku B – złożoną sekwencję ruchów zaczynającą się jednakże od prostego ruchu z warunku A. Analiza wyników wykazała, że zadanie z warunku B poprzedzone było potencjałem gotowości o większej amplitudzie oraz o wcześniejszym początku. Różnice ujawniają się również przy zestawieniu pojedynczych ruchów jednego palca (środkowy palec prawej ręki) z symultanicznymi ruchami dwóch palców (środkowe palce prawej i lewej ręki). W pierwszym przypadku potencjał gotowości osiąga większą

³Poszczególne obszary kory ruchowej odpowiadają poszczególnym częściom ciała.

amplitudę (Kitamura, Shibasaki, Kondo 1993).

Już wczesne badania nad potencjałem gotowości wykazały jego wrażliwość na zaangażowanie uczestników eksperymentów w zadanie. W przypadku, w którym zadanie eksperymentalne zaczyna nudzić badanych, lub w którym zaczynają oni wykonywać je w sposób automatyczny, obserwowane jest znaczne obniżenie amplitudy potencjału gotowości (Kornhuber, Deecke 1965). Podobnie w przypadku procesu uczenia: zadania stanowiące novum dla badanego poprzedzone są większym potencjałem gotowości niż te same, ale już wyuczone (Taylor 1978). Warto zwrócić też uwagę na aspekt wolicjonalności ruchów. W badaniach nad aktywnością elektryczną mózgu związaną z wykonywaniem czynności motorycznych pozwala się badanym na samodzielne wybieranie momentu ruchu lub prosi się ich o reagowanie w określony sposób w zależności od pojawiającej się wskazówki. Zasadniczo obserwuje się występowanie większego potencjału gotowości w przypadku ruchów wolicjonalnych niż ruchów zewnętrznymi wywołanych (indukowanych). Jako przykład przywołajmy badanie Praamastry (Praamstra, Stegeman, Horstink, Brunia, Cools 1995), w którym potencjał gotowości dla ruchów dżojstikiem wybranych samodzielnie przez badanego miał wyższą amplitudę niż potencjał dla ruchu, którego kierunek określony był z góry. Choć wydawać by się mogło, że dla pojawienia się potencjału gotowości niezbędny jest odpowiedni „nadzór świadomości”, to badania Kellera i Heckhausena (za: Lang 2003) wykazały, że świadome skupienie na własnych ruchach nie jest konieczne do jego wystąpienia. Oczywiście, zaprezentowane powyżej czynniki nie są jedynymi mającymi wpływ na potencjały okoloruchowe (zobacz też: Lang 2003; Shibasaki, Hallett 2006). W dalszej części artykułu przyjrzymy się bliżej źródłom sygnału oraz rozważymy za co właściwie sygnał ten odpowiada.

3. Źródła potencjału gotowości

Wczesny potencjał gotowości, pojawiający się 1-2s przed ruchem, jest obustronnie symetryczny, z maksymalną amplitudą pojawiającą się na elektrodach na czubku głowy. Około 500 ms przed ruchem sytuacja ulega zmianie – sygnał lateralizuje się do półkuli przeciwległej względem użytej ręki. W tej późnej fazie największą amplitudę potencjału możemy zaobserwować nieco niżej, nad korą motoryczną (Deecke i in. 1969). Cechą elektroencefalografii jest niska rozdzielczość przestrzenna, która utrudnia dokładne wskazanie źródeł sygnału. Na podstawie samej tylko informacji odnośnie lokalizacji elektrod, na których obserwowane są największe amplitudy, moglibyśmy wskazać dwa potencjalne źródła sygnału: dodatkowe pole ruchowe (*supplementary motor area* – SMA) znajdujące w okolicy czubka głowy (elektroda Cz⁴), oraz pierwszorzędową korę motoryczną (elektrody C3 dla palca prawej ręki i C4 dla palca lewej ręki). W przypadku rozważanego ruchu spodziewalibyśmy się zatem najpierw aktywacji SMA, a dopiero w dalszej kolejności aktywacji kory motorycznej. Nie wszystkie wyniki badań potwierdzają jednak ten model. Kontrowersje dotyczą zwłaszcza źródła wczesnego komponentu potencjału gotowości.

Analizy Praamastry z użyciem elektroencefalografu wskazały na występowanie trzech dipoli wpływających na sygnał podczas wolicjonalnych ruchów palcem: jednego w SMA oraz dwóch w pierwszorzędowej korze motorycznej (Praamstra, Stegeman, Horstink, Cools 1996). Na źródła sygnału znajdujące się w wymienionych powyżej obszarach

⁴W niniejszej pracy posługiwać będziemy się nazewnictwem elektrod wg systemu 10/20. System ten, oprócz nazewnictwa, określa również położenie a także proporcje odległości między elektrodami (Jasper 1958; Zyss 2007).

wskazują również późniejsze badania z użyciem magnetoencefalografii, potwierdzające rolę SMA we wczesnym komponencie potencjału, i pierwszorzędowej kory motorycznej w późniejszym (Erdler i in. 2000; Weilke i in. 2001). Z drugiej jednak strony, czasowo przestrzenny model dipolowy Böckera upatruje źródeł sygnału w zakręcie przyśrodkowym – początkowy komponent potencjału miałby pochodzić z tylnej części zakrętu przyśrodkowego, natomiast późniejszy z wierzchołka tego samego zakrętu (Böcker, Brunia, Berg-Lenssen 1994). Co istotne, badacze ci uważają, że w powstawaniu potencjału gotowości nie bierze udziału SMA.

Wskazywane są również inne źródła pochodzenia wczesnego sygnału. Wyniki przeprowadzanych na małpach badań Shimy wykazały, że obok SMA aktywują się również części przednia i tylna zakrętu obręczy (Shima i in. 1991). Pola teaktywowały się nawet przy wykonywaniu prostych ruchów. Aktywność zakrętu obręczy potwierdzają także badania z użyciem funkcjonalnego rezonansu magnetycznego (Ross Cunnington, Windischberger, Deecke, Moser 2003), a obszar ten został uwzględniony w modelu proponowanym przez Kornhubera i Deeckego (Deecke, Kornhuber 2003) (zobacz także: Cui, Deecke 1999). Uważają oni, że wczesny sygnał pochodzi z SMA oraz motorycznej części zakrętu obręczy (*cingulate motor area*).

Niezależnie od wpływu innych niż SMA struktur na powstawanie potencjału gotowości, większość badaczy zgadza się, że decydującą rolę w jego początkowej fazie odgrywa SMA. Obszary znajdujące się przed obszarami motorycznymi już od początków XX wieku postrzegane są jako odpowiedzialne za bardziej abstrakcyjne aspekty ruchu (Graziano, Aflalo 2007). SMA, leżące przed pierwszorzędową korą motoryczną, powinno w takim razie, zgodnie z tym tradycyjnym podziałem, przejawiać raczej „wysokopoziomowe” funkcje. Deecke i Kornhuber określają funkcję SMA w nieco metaforyczny sposób. Przyjmują, że „w sekwencji zdarzeń od SMA do pierwszorzędowej kory motorycznej, SMA płynie pod prąd pierwszorzędowej kory motorycznej w kaskadzie wolicjonalnych ruchów i ukierunkowuje motywację w działanie” (Deecke, Kornhuber 2003, p. 292 tłum. własne)⁵. Natomiast zdaniem Ecclesa (Eccles 1982) SMA inicjuje i reguluje wolicjonalne ruchy przyczyniając się w ten sposób do kontroli wykonywania zaplanowanych ruchów. Badania na małpach (makakach japońskich) pokazują natomiast istotną rolę SMA w sytuacji, w której do wykonania ruchu niezbędna jest informacja znajdująca się w pamięci. Przy wykonywaniu przez małpy wyuczonej sekwencji trzech ruchów zaobserwowano większą aktywację 41% komórek znajdujących się w SMA, niż przy wykonywaniu ruchu kierowanego wskazówką wzrokową (Mushiake, Inase, Tanji 1991). Również badania z użyciem przezczaszkowej stymulacji magnetycznej (TMS) pokazują, że struktura ta pełni istotną rolę w generowaniu ruchu (Fried i in. 1991; Makoshi, Kroliczak, van Donkelaar 2011)

Feinberg i inni wykazali, że jeden z dwóch rodzajów zespołu anarchicznej ręki spowodowany jest między innymi lezjami w obszarach zawierających SMA (Feinberg, Schindler, Flanagan, Haber 1992). Osoby z uszkodzonym SMA przejawiają zatem zachowania, które nie podlegają wolicjonalnej kontroli, np. wykonują niepotrzebne w danej chwili operacje na przedmiotach. Z drugiej jednak strony, zauważono deficyty ruchowe polegające na zredukowaniu liczby spontanicznych ruchów u pacjentów z wyciętą tylną częścią SMA (Krainik i in. 2001). Badania Grèzesa i Decety’ego pokazały aktywację SMA niezależnie od zadania eksperymentalnego w sytuacji, w której dochodzi do percepcji obiektu

⁵Org: „(…) leads the activation of MI in time, that is it is upstream in the final volitional cascade when it comes to the transition of intention into actual execution of movement”.

tów, stanowiących pewną ofertę (*affordance*) dotykową (Grèzes, Decety 2002). Również zadania polegające na samym tylko wyobrażeniu działania motorycznego aktywują ten obszar (Jankelowitz, Colebatch 2002). Na podstawie wyników tych badań można zasugerować rolę SMA w formowaniu planów motorycznych, jak również wydawaniu poleceń odnośnie natychmiastowej realizacji tych planów. Podczas obserwacji obiektu, stanowiącego czytelną ofertę (*affordance*) dla podmiotu, możliwe jest automatyczne wytworzenie pewnej reprezentacji programu motorycznego. Taki program motoryczny może następnie zostać dopuszczony, lub niedopuszczony do realizacji. W zespole anarchicznej ręki mielibyśmy zatem do czynienia z nadmiernym dopuszczaniem do realizacji pewnych powstałych spontanicznie reprezentacji⁶.

Yazawa i jego grupa badawcza przyjrzeni się dokładniej rozkładowi aktywności w obszarze SMA. Badacze ci zaobserwowali zaczynającą się równocześnie aktywność obu części SMA: SMA właściwego oraz obszaru „SMA-plus” obejmującego struktury rostralnie przyległe do dodatkowego ujemnego pola ruchowego (*supplementary negative motor area*). Aktywność obu tych obszarów różni się funkcjonalnie. W większości przypadków obserwuje się większą amplitudę aktywności dla SMA właściwego (Yazawa i in. 2000).

Zespołowi Cunningtona (Ross Cunnington, Windischberger, Moser 2005) udało się natomiast zaobserwować różnicę w aktywacji między pre-SMA i SMA. W ich eksperymencie przeprowadzonym z użyciem aparatury fMRI, przed badanymi stawiano dwa rodzaje zadań: oglądanie filmu przedstawiającego wykonanie gestu lub wykonanie dowolnego gestu w reakcji na pojawiającą się wskazówkę. Zarówno dla pre-SMA jak i SMA właściwego zauważono większą aktywność w przypadku samodzielnego wykonywania przez badanych działania niż w przypadku, w którym tylko obserwowali oni nagranie. Aktywność pre-SMA pojawiała się niemal natychmiast po prezentacji wskazówki, natomiast aktywność SMA właściwego powiązana była z wykonaniem ruchu (Cunnington i in. 2005). Odnotujmy w tym miejscu, że rezultaty badań na zwierzętach (Rizzolatti, Luppino, Matelli 1996) pokazują, że pre-SMA nie jest bezpośrednio połączone z pierwszorzędową korą motoryczną. Nie jest zatem możliwe, żeby obszar ten uczestniczył w generowaniu wolicjonalnych ruchów bez pośrednictwa SMA właściwego.

Według Cunningtona (Cunnington i in. 2005) pre-SMA generuje i koduje motoryczne reprezentacje w trakcie ciągłej aktywności przed ruchem a także utrzymuje te reprezentacje w gotowości do działania. Grupa Rushworth przypisuje temu obszarowi również aspekt wyboru odpowiednich dla danego kontekstu zbiorów działań (planów motorycznych) (Rushworth, Walton, Kennerley, Bannerman 2004). Wcześniejsze badania zespołu Cunningtona (Cunnington, Windischberger, Deecke, Moser 2002) pokazały, że pre-SMA aktywuje się wcześniej w przypadku ruchów wolicjonalnych niż takich, które wywołane są pojawiającą się wskazówką. Co interesujące, stwierdzono brak podobnej różnicy dla SMA właściwego oraz rostralnej części zakrętu obręczy – obie te struktury były tak samo aktywne w obu warunkach eksperymentalnych. Wolicjonalność ruchów powinniśmy zatem wiązać nie z całym SMA jak dotychczas sądzono, ale raczej z jego przednią częścią. Podobnie ma się rzecz z mechanizmami uczenia. Badania Nakamury (Nakamura, Sakai, Hikosaka 1998), przeprowadzone na małpach, wskazują, iż raczej pre-SMA (a nie SMA-właściwe) jest zaangażowane w przyswajanie nowych sekwencyjnych czynności. Poglądem dość powszechnym jest przyjmowanie, że aktywność

⁶Pojęcie reprezentacji używane jest tutaj w znaczeniu fizjologicznym: jako neurofizjologiczny „plan”, który poddany realizacji, spowoduje pewną określoną reakcję behawioralną. Plan taki nie musi posiadać własności fenomenalnych.

pre-SMA związana jest z bardziej skomplikowanymi procesami motorycznymi (Nachev, Kennard, Husain 2008; Picard, Strick 1996; Yazawa i in. 2000).

Zdaniem Nacheva (Nachev i in. 2008) kwestia wolicjonalności odruchów podnoszona często jako istotna przy aktywacji okolic SMA może być równie dobrze odbiciem problemu złożoności procesów poznawczych kontrolujących działanie. Jak sugerują wspomniani badacze, w momencie w którym warunki przestają być wyznaczone przez zewnętrzne czynniki stają się one „nieprzezroczyste”. Nie mamy bowiem pewności, jakiego typu mechanizmy i strategie u osoby badanej spowodowały wystąpienie danej reakcji. Może się zdarzyć, że reakcja będzie miała ekwifinalny charakter, tzn. że taka sama reakcja behawioralna może być efektem różnych strategii. Wolicjonalność działania wiąże się z koniecznością podjęcia przez podmiot samodzielnej decyzji. Samodzielna decyzja jest efektem o wiele większej liczby czynników niż zwyczajne reagowanie na sygnał. Ponadto, mogą występować różnice między badanymi, a także między poszczególnymi próbami co do sposobu, w jaki podejmują oni swoje decyzje. W najczęściej stosowanej postaci zadań wolicjonalnych, badany decyduje o czasie (momencie) wykonania czynności. Decydowanie o czasie wymaga chociażby przywołania z pamięci momentów wykonywania poprzednich zadań oraz ciągłego odnoszenia ich do obecnego czasu. Różnice między działaniem dowolnym, a wywołanym przez zewnętrzny sygnał zależą od wielu czynników. Przykładowo kwestia stopnia dowolności działania może zależeć od poziomu jego złożoności.

Kolejny z obszarów, uważany za źródło wczesnego sygnału, przednia część zakrętu obręczy, odpowiada za przeprowadzanie zmian między działaniami motorycznymi w momencie, w którym żadna zewnętrzna wskazówka nie precyzuje kierunku zmiany. Osoby, którym usunięto ten obszar kory mózgowej wolniej dokonują zmian w zadaniach, w których oczekiwana przez nich nagroda została zredukowana (Passingham, Bengtsson, Lau 2010). Przednia część zakrętu obręczy bywa też postrzegana jako struktura odpowiadająca za ocenę efektu działań (Rushworth i in. 2004), chociaż ostatnie badania przypisują tę rolę raczej przyległemu do niej obszarowi (*paracingulate cortex*) (Bengtsson, Lau, Passingham 2009).

Funkcje wolicjonalnego inicjowania ruchu przypisywane są również innym korowym obszarom. W badaniach Soona (Soon, Brass, Heinze, Haynes 2008) proszono badanych, aby w dowolnie wybranych przez siebie momentach decydowali się nacisnąć jeden z dwóch przycisków oraz zapamiętywali literkę, jaka została wyświetlona na ekranie podczas podejmowania decyzji o ruchu. Celem badania, przeprowadzonego z użyciem aparatury fMRI, było sprawdzenie, które obszary mózgu odpowiadają za podejmowanie decyzji odnośnie ruchu (naciśnięcie prawego lub lewego przycisku). Na podstawie zastosowania techniki rozpoznawania wzorów aktywacji mózgu, okazało się, że decyzje odnośnie wyboru przycisku można „odczytać” ze wzoru pobudzenia kory czołowo-biegunowej i fragmentu kory ciemieniowej rozciągającej się od przedklinka do tylnej części zakrętu obręczy. W przypadku kory czołowo-biegunowej, jej specyficzna aktywność została zarejestrowana na około 10 s. przed poczuciem świadomości podejmowania decyzji.

Wyniki badań zespołu Soona (Soon i in. 2008) uwzględniają zatem jeszcze jeden, wczesny składnik procesu poprzedzającego sam ruch. Ich zdaniem, tę wczesną fazę aktywności mózgu tworzą dwa procesy: pierwszy ma swoje źródło w korze czołowo-biegunowej i odpowiada za specyficzny rezultat podjętej decyzji; drugi zachodzi w SMA, a jego zadaniem jest określenie czasu realizacji decyzji motorycznej. Wyniki badań zespołu Soona oraz wcześniejsze ustalenia, pozwalają zaproponować następujący schemat

powstawania działania motorycznego. Pierwszym elementem „ścieżki ruchowej” byłyby zatem kora czołowo-biegunowa, odpowiedzialna za decyzje odnośnie charakteru reakcji. Następnie, jak sugeruje Soon i inni (2008), informacja ta może być przechowywana w obszarze ciemieniowym. Kolejną strukturą na drodze do powstania ruchu byłby SMA (oraz pewne obszary zakrętu obręczy), w którym ustalany jest czas realizacji decyzji. Ostatnim przystankiem w tym szlaku korowym byłaby pierwszorzędowa kora motoryczna realizująca zadania typowo wykonawcze. Zauważmy jednak, że tak naszkicowany model ma ograniczony zasięg zastosowania i praktycznie sprawdza się tylko w specyficznych warunkach eksperymentalnych. W trakcie codziennej, zwyczajnej aktywności organizmu w dynamicznie zmieniającym się środowisku decyzje odnośnie ruchu nie mogą być podejmowane z aż tak dużym wyprzedzeniem.

Wyobraźmy sobie sytuację, w której postanawiamy wybrać się w odwiedzinach do znajomego. Znajomy niedawno się przeprowadził i będzie to pierwsza okazja, aby odwiedzić go w nowym miejscu. Nie znamy, co prawda, numeru mieszkania, ale wiemy, że w określonym bloku mieszkalnym, przy domofonie znajdują się karteczki z nazwiskami mieszkańców. Stajemy pod drzwiami, a następnie wybieramy przycisk na domofonie, obok którego znajduje się nazwisko znajomego. Podjęcie decyzji o tym, który guzik nacisnąć nie mogło nastąpić 10 sekund wcześniej, ponieważ wtedy nie posiadaliśmy jeszcze wiedzy o lokalizacji guzika łączącego z mieszkaniem naszego znajomego. Można zaryzykować stwierdzenie, że większość typowej „aktywności decyzyjnej” człowieka bliższa jest raczej przedstawionej tu sytuacji, niż tej występującej w przywołanych eksperymentach naukowych. Dziesięć sekund to zdecydowanie zbyt długi okres czasu dla większości podejmowanych przez nas decyzji. Zarysowany powyżej schemat nie przystaje zatem do codziennych sytuacji. Należy tutaj wyraźnie podkreślić, iż proponowany wzorzec jest uprawniony tylko dla specyficznych warunków eksperymentalnych i odnoszenie go do „normalnej” aktywności podmiotu wymaga jego daleko idących modyfikacji.

4. Podsumowanie

Często spotykane wiązanie poszczególnych obszarów kory ze ściśle określonymi funkcjami poddawane jest krytyce (Graziano, Aflalo 2007). Nie wydaje się prawdopodobne, aby między obszarami korowymi istniały ściśle wytyczone granice. Zdaniem Nacheva (Nachev i in. 2008) kora to raczej pewne kontinuum, a nie obszar podzielony na pojedyncze moduły czy subregiony. Badacze ci zwracają uwagę na fakt, że ustalone w eksperymentach różnice wewnątrz SMA pokazują raczej względną niż absolutną różnicę w liczbie komórek, które aktywują się w zależności od charakterystyki wykonywanego przez badanych zadania. Należy zatem z pewną rezerwą traktować zarysowane powyżej podejście przypisujące odrębne funkcje poszczególnym obszarom kory. Sąsiadujące ze sobą neurony, nawet jeżeli należą do różnych anatomicznych struktur, mogą realizować te same lub bardzo podobne działania. Wytyczenie dokładnych granic obszarów korowych, które odpowiadają za powstawanie ruchu może zatem okazać się niemożliwe.

Zajmując się zagadnieniem ruchu, nawet tak prostego jak ruch palcem, musimy mieć również na uwadze, że aktywność układu neuronalnego odpowiadająca za jego przygotowanie i wykonanie nie ogranicza się wyłącznie do wskazanych powyżej obszarów korowych. Lista struktur biorących udział w generowaniu działań motorycznych obejmuje również: jądra podstawy, wzgórze, mózdzek i rdzeń kręgowy (Pockett 2006). Struktury te pozostają oczywiście w związkach z korą. Zwłaszcza połączenie jąder podstawy z SMA wydaje się być dość istotne dla interesujących nas kwestii (Mushiake i in. 1991).

Brunia i Boxtel zwracają natomiast uwagę na ścieżkę łączącą mózdzek z obszarami korowymi – uszkodzenie jądra zębatego, stanowiącego strukturę mózdzku uniemożliwia powstawanie potencjału gotowości (Brunia, Boxtel 2001). Aktywność obszarów korowych jest jednak tym, co najbardziej interesuje badaczy dokonujących pomiarów przy użyciu elektroencefalografu. Jakkolwiek obszary te uznaje się często za inicjujące rozmaite reakcje, współcześnie wskazuje się raczej na pętle zapewniające nieustanny obieg informacji między różnymi obszarami. Pętle takie miałyby łączyć obszary korowe z jądrami podstawy (Mushiakie i in. 1991) oraz wzgórzem (Brunia, Boxtel 2001).

Na początku niniejszego tekstu przyjrzelśmy się kwestii przyczyn „działania” pewnego bardzo prostego robota. Robot ów naciskał przycisk dzięki odkręcającej się w jego wnętrzu sprężynie. Analiza przyczyn analogicznie wyglądającego działania podjętego przez człowieka, poczyniona z perspektywy ludzkiej „mózgowej sprężyny”, przedstawia nam obraz dalece bardziej skomplikowany. Miarą elektrycznej aktywności mózgu odpowiadającej za generowanie ruchu jest potencjał gotowości. Zaczyna się on 1-2 s przed podjęciem działania w postaci wolno rosnącego gradientu aktywności. Około 500 ms przed wystąpieniem ruchu gradient ten zaczyna gwałtownie rosnać. Początkowa część sygnału spowodowana jest prawdopodobnie aktywnością SMA właściwego oraz pre-SMA, jak również przyległymi do nich obszarami zakrętu obręczy, natomiast późniejsza jest efektem działania kory motorycznej. Dla dopełnienia obrazu konieczne jest dookreślenie warunków, w których mamy do czynienia z takim kształtem potencjału gotowości. W większości eksperymentów zadaniem badanych jest wykonywanie pewnego (określonego lub wybieranego z ograniczonego zbioru) działania, np. ruchu palcem lub nadgarstkiem w dowolnie wybranych przez nich momentach (najczęściej z przynajmniej kilkunastosekundowym interwałem).

Literatura

- Bayne, T., Pacherie, E. (2004). Bottom up or top down? *Philosophy, Psychiatry and Psychology*, 11 (1), 1–11.
- Bates, J. A. V. (1951). Electrical activity of the cortex accompanying movement, *J. Physiol.*, (113), 240–257.
- Bengtsson, S. L., Lau, H. C., Passingham, R. E. (2009). Motivation to do well enhances responses to errors and self-monitoring. *Cerebral Cortex*, 19 (4), 797–804. <http://doi.org/10.1093/cercor/bhn127>
- Böcker, K. B. E., Brunia, C. H. M., Berg-Lenssen, M. M. C. van den. (1994). A spatiotemporal dipole model of the stimulus preceding negativity (spn) prior to feedback stimuli. *Brain Topography*, 7(1), 71–88. <http://doi.org/10.1007/BF01184839>
- Brunia, C. H. M., Boxtel, G. J. M. van. (2001). Wait and see. *International Journal of Psychophysiology*, 1 (43), 59–75.
- Cui, R. Q., Deecke, L. (1999). High resolution DC-EEG analysis of the Bereitschaftspotential and post movement onset potentials accompanying uni- or bilateral voluntary finger movements. *Brain Topography*, 11 (3), 233–249.
- Cunnington, R., Windischberger, C., Deecke, L., Moser, E. (2002). The preparation and execution of self-initiated and externally-triggered movement: a study of event-related fMRI. *NeuroImage*, 15 (2), 373–385. <http://doi.org/10.1006/nimg.2001.0976>
- Cunnington, R., Windischberger, C., Deecke, L., Moser, E. (2003). The preparation and readiness for voluntary movement: a high-field event-related fMRI study of the Bereitschafts-BOLD response. *NeuroImage*, 20 (1), 404–412.
- Cunnington, R., Windischberger, C., Moser, E. (2005). Premovement activity of the pre-supplementary motor area and the readiness for action: studies of time-resolved

- event-related functional MRI. *Human Movement Science*, 24 (5-6), 644-656. <http://doi.org/10.1016/j.humov.2005.10.001>
- Deecke, L., Grözinger, B., Kornhuber, H. H. (1976). Voluntary finger movement in man: Cerebral potentials and theory. *Biological Cybernetics*, 23 (2), 99-119. <http://doi.org/10.1007/BF00336013>
- Deecke, L., Kornhuber, H. (2003). Human freedom, reasoned will, and the brain: The Bereitschaftspotential story. W: Jahanshahi, M., Hallett M. (red.) *The Bereitschaftspotential. Movement-related cortical potentials*. New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, s. 283-320.
- Deecke, L., Scheid, P., Kornhuber, H. (1969). Distribution of readiness potential, pre-movement positivity, and motor potential of the human cerebral cortex preceding voluntary finger movements. *Experimental Brain Research*, (7), 158-168.
- Dick, J. P., Rothwell, J. C., Day, B. L., Cantello, R., Buruma, O., Gioux, M., ... Marsden, C. D. (1989). The Bereitschaftspotential is abnormal in Parkinson's disease. *Brain: A Journal of Neurology*, 112 (1), 233-244.
- Eccles, J. C. (1982). The initiation of voluntary movements by the supplementary motor area. *Archiv Für Psychiatrie Und Nervenkrankheiten*, 231 (5), 423-441.
- Erdler, M., Beisteiner, R., Mayer, D., Kaindl, T., Edward, V., Windischberger, C., ... Deecke, L. (2000). Supplementary motor area activation preceding voluntary movement is detectable with a whole-scalp magnetoencephalography system. *NeuroImage*, 11 (6), 697-707. <http://doi.org/10.1006/nimg.2000.0579>
- Feinberg, T. E., Schindler, R. J., Flanagan, N. G., Haber, L. D. (1992). Two alien hand syndromes. *Neurology*, 42 (1), 19-24.
- Fried, I., Katz, A., McCarthy, G., Sass, K. J., Williamson, P., Spencer, S. S., Spencer, D. D. (1991). Functional organization of human supplementary motor cortex studied by electrical stimulation. *The Journal of Neuroscience*, 11 (11), 3656-3666.
- Graziano, M. S. A., Affalo, T. N. (2007). Rethinking cortical organization: moving away from discrete areas arranged in hierarchies. *The Neuroscientist: A Review Journal Bringing Neurobiology, Neurology and Psychiatry*, 13 (2), 138-147. <http://doi.org/10.1177/1073858406295918>
- Grèzes, J., Decety, J. (2002). Does visual perception of object afford action? Evidence from a neuroimaging study. *Neuropsychologia*, 40 (2), 212-222.
- Jankelowitz, S. K., Colebatch, J. G. (2002). Movement-related potentials associated with self-paced, cued and imagined arm movements. *Experimental Brain Research*, 147 (1), 98-107. <http://doi.org/10.1007/s00221-002-1220-8>
- Jasper, M. H. (1958). The ten-twenty electrode system of the international federation. *Clin Neurophysiol*, 10, 371-375.
- Kitamura, J., Shibasaki, H., Kondo, T. (1993). A cortical slow potential is larger before an isolated movement of a single finger than simultaneous movement of two fingers. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 86 (4), 252-258.
- Kornhuber, H. H., Deecke, L. (1965). Hirnpotentialänderungen bei Willkürbewegungen und passiven Bewegungen des Menschen: Bereitschaftspotential und reafferente Potentiale. *Pflüger's Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere*, 284 (1), 1-17. <http://doi.org/10.1007/BF00412364>
- Krainik, A., Lehericy, S., Duffau, H., Vlaisic, M., Poupon, F., Capelle, L., ... Marsault, C. (2001). Role of the supplementary motor area in motor deficit following medial frontal lobe surgery. *Neurology*, 57 (5), 871-878.
- Kristeva, R., Cheyne, D., Deecke, L. (1991). Neuromagnetic fields accompanying unilateral and bilateral voluntary movements: topography and analysis of cortical sources. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 81 (4), 284-298.

- Kutas, M., Donchin, E. (1974). Studies of squeezing: handedness, responding hand, response force, and asymmetry of readiness potential. *Science*, 186 (4163), 545–548.
- Lang, W. (2003). Surface Recordings of the Bereitschaftspotential in Normals. W: Jahanshahi M., Hallett M. (red.) *The Bereitschaftspotential*. Springer US, s. 19–34.
- Libet, B., Gleason, C. A., Wright, E. W., Pearl, D. K. (1983). Time of conscious intention to act in relation to onset of cerebral activity (readiness-potential). The unconscious initiation of a freely voluntary act. *Brain: A Journal of Neurology*, 106 (3), 623–642.
- Luck, S. J. (2004). An Introduction to Event-Related Potentials and Their Neural Origins. W: *An Introduction to the Event-Related Potential Technique*. MIT Press.
- Makoshi, Z., Kroliczak, G., van Donkelaar, P. (2011). Human supplementary motor area contribution to predictive motor planning. *Journal of Motor Behavior*, 43 (4), 303–309. <http://doi.org/10.1080/00222895.2011.584085>
- Mushiake, H., Inase, M., Tanji, J. (1991). Neuronal activity in the primate premotor, supplementary, and precentral motor cortex during visually guided and internally determined sequential movements. *Journal of Neurophysiology*, 66 (3), 705–718.
- Nachev, P., Kennard, C., Husain, M. (2008). Functional role of the supplementary and pre-supplementary motor areas. *Nature Reviews Neuroscience*, 9 (11), 856–869. <http://doi.org/10.1038/nrn2478>
- Nakamura, K., Sakai, K., Hikosaka, O. (1998). Neuronal activity in medial frontal cortex during learning of sequential procedures. *Journal of Neurophysiology*, 80 (5), 2671–2687.
- Passingham, R. E., Bengtsson, S. L., Lau, H. C. (2010). Medial frontal cortex: from self-generated action to reflection on one's own performance. *Trends in Cognitive Sciences*, 14 (1), 16–21. <http://doi.org/10.1016/j.tics.2009.11.001>
- Picard, N., Strick, P. L. (1996). Motor areas of the medial wall: a review of their location and functional activation. *Cerebral Cortex*, 6 (3), 342–353.
- Pockett, S. (2006). The neuroscience of movement. W: Pockett S., Banks W. P., Gallagher S. (red.) *Does Consciousness Cause Behavior*. The MIT Press, s. 9–24.
- Praamstra, P., Stegeman, D. F., Horstink, M. W., Brunia, C. H., Cools, A. R. (1995). Movement-related potentials preceding voluntary movement are modulated by the mode of movement selection. *Experimental Brain Research*, 103 (3), 429–439.
- Praamstra, P., Stegeman, D. F., Horstink, M. W., Cools, A. R. (1996). Dipole source analysis suggests selective modulation of the supplementary motor area contribution to the readiness potential. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 98 (6), 468–477.
- Rizzolatti, G., Luppino, G., Matelli, M. (1996). The classic supplementary motor area is formed by two independent areas. *Advances in Neurology*, 70, 45–56.
- Rushworth, M. F. S., Walton, M. E., Kennerley, S. W., Bannerman, D. M. (2004). Action sets and decisions in the medial frontal cortex. *Trends in Cognitive Sciences*, 8 (9), 410–417. <http://doi.org/10.1016/j.tics.2004.07.009>
- Shibasaki, H., Barrett, G., Halliday, E., Halliday, A. M. (1980). Cortical potentials following voluntary and passive finger movements. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 50 (3–4), 201–213.
- Shibasaki, H., Hallett, M. (2006). What is the Bereitschaftspotential? *Clinical Neurophysiology: Official Journal of the International Federation of Clinical Neurophysiology*, 117 (11), 2341–2356. <http://doi.org/10.1016/j.clinph.2006.04.025>
- Shima, K., Aya, K., Mushiake, H., Inase, M., Aizawa, H., Tanji, J. (1991). Two movement-related foci in the primate cingulate cortex observed in signal-triggered and self-paced forelimb movements. *Journal of Neurophysiology*, 65 (2), 188–202.
- Simonetta, M., Clanet, M., Rascol, O. (1991). Bereitschaftspotential in a simple movement or in a motor sequence starting with the same simple movement. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 81 (2), 129–134.

- Slobounov, S., Hallett, M., Newell, K. M. (2004). Perceived effort in force production as reflected in motor-related cortical potentials. *Clinical Neurophysiology: Official Journal of the International Federation of Clinical Neurophysiology*, 115 (10), 2391–2402. <http://doi.org/10.1016/j.clinph.2004.05.021>
- Soon, C. S., Brass, M., Heinze, H.-J., Haynes, J.-D. (2008). Unconscious determinants of free decisions in the human brain. *Nature Neuroscience*, 11 (5), 543–545. <http://doi.org/10.1038/nn.2112>
- Taylor, M. J. (1978). Bereitschaftspotential during the acquisition of a skilled motor task. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 45 (5), 568–576. [http://doi.org/10.1016/0013-4694\(78\)90157-8](http://doi.org/10.1016/0013-4694(78)90157-8)
- Walter, W. G., Cooper, R., Aldridge, V. J., Mccallum, W. C., Winter, A. L. (1964). Contingent negative variation: an electric sign of sensorimotor association and expectancy in the human brain. *Nature*, 203, 380–384.
- Weilke, F., Spiegel, S., Boecker, H., von Einsiedel, H. G., Conrad, B., Schwaiger, M., Erhard, P. (2001). Time-resolved fMRI of activation patterns in M1 and SMA during complex voluntary movement. *Journal of Neurophysiology*, 85 (5), 1858–1863.
- Yazawa, S., Ikeda, A., Kunieda, T., Ohara, S., Mima, T., Nagamine, T., . . . Shibasaki, H. (2000). Human presupplementary motor area is active before voluntary movement: subdural recording of Bereitschaftspotential from medial frontal cortex. *Experimental Brain Research*, 131 (2), 165–177.
- Zyss, T. (2007). *Zastosowanie układu 10-20 w rozmieszczeniu elektrod do EEG*. Elmiko.

Volitional mechanisms of movement initiation

MACIEJ RAŚ

Uniwersytet im. Adama Mickiewicza

Abstract. *The article presents an overview of brain processes responsible for simple volitional motoric actions. These processes manifested in the form of readiness potential – a specific potential (registered by electroencephalography technique) appearing a moment before movement execution around vertex of the head. The article provides a detailed characteristic of this potential – its shape and dependence on the specification of tasks, as well as the exact location in the brain. Understanding the mechanisms responsible for such basic operations is the first step that needs to be taken in order to find an explanation of a more complex human behaviour.*

Keywords: motoric actions, readiness potential, volitional actions