

U ovom poglavlju naučit ćemo:

- o podjeli dugoročnog pamćenja
- o poznatim modelima pamćenja
- o biološkoj osnovi pamćenja
- o ulozi pojedinih dijelova mozga u deklarativnom pamćenju

Iako smo ponekad nezadovoljni vlastitim pamćenjem jer nam se čini da neke informacije teško pamtimo i/ili ih brzo zaboravljamo, ono u većini slučajeva jako dobro funkcionira. Prisjetimo se samo ogromne količine informacija s kojima baratamo svakodnevno, od onih koje nam omogućavaju da ujutro pripreмимо kavu i pročitamo vijesti, pričamo s prijateljima o događajima proteklog vikenda i pravimo planove za naredni tjedan, do svih onih koje nam osiguravaju usvajanje znanja i uspješno obavljanje posla koji radimo. Gotovo da nema aktivnosti koju u tijeku dana obavljamo, a da ne uključuje procese pamćenja. Kako pamćenje definiramo? **Pamćenje** se određuje kao mogućnost usvajanja, zadržavanja i korištenja informacija. Kako bi naša svakodnevica izgledala kad ne bismo mogli usvajati nove informacije niti se sjetiti događaja iz prošlosti, pokazuje nam primjer Clivea Wearinga, talentiranog glazbenika kod kojeg je zbog bolesti došlo do oštećenja mozga. Kao posljedica oštećenja mozga kod Clivea se razvila **retrogradna amnezija** koja se odnosi na nemogućnost prisjećanja događaja iz prošlosti, ali i **anterogradna amnezija**, tj. nemogućnost stvaranja novog dugotrajnog pamćenja. Tako Clive nije čitao knjige, gledao televizijski program ili sudjelovao u razgovoru, jer nije mogao pratiti radnju. On bi za nekoliko sekundi ili minuta zaboravio što se prethodno događalo ili o čemu se govorilo. Ako bi izašao iz svoje sobe, više se nije znao vratiti, a svaki put kad bi se njegova supruga pojavila, veselio se kao da ju nije vidio godinama iako je izbivala iz sobe tek koju minutu. Iako se nekih događaja iz svoje daljnje prošlosti u manjoj mjeri mogao sjetiti, uz nemogućnost stvaranja novih sjećanja, Clive je mogao živjeti samo u jednom kratkom trenutku sadašnjosti. Ovaj i slični primjeri govore nam koliko je pamćenje važno za naše svakodnevno funkcioniranje.

Deklarativno pamćenje

Spoznaja o važnosti pamćenja za funkcioniranje čovjeka davno je potaknula interes istraživača za proučavanje procesa pamćenja kao i područja mozga koja leže u osnovi tih procesa. U ovom poglavlju bavit ćemo se prvenstveno

dosadašnjim spoznajama o biološkoj osnovi deklarativnog pamćenja. Naime, jedna od široko prihvaćenih podjela vrsta dugotrajnog pamćenja jest na deklarativno i nedeklarativno pamćenje. **Deklarativno pamćenje** uključuje pamćenje različitih činjenica i događaja o kojima možemo svjesno izvijestiti. Stoga se ta vrsta pamćenja još naziva eksplicitno pamćenje. S druge strane, **nedeklarativno pamćenje** odnosi se na pamćenje o tome kako nešto učiniti. Kako se naše znanje o tome kako nešto učiniti najčešće reflektira u izvedbi nekog ponašanja i bez svjesnog dosjećanja, ta se vrsta pamćenja zove još implicitno pamćenje.

Deklarativno pamćenje po svojim je karakteristikama fleksibilnije od nedeklarativnog, a zanimanje istraživača i kliničara dodatno je potaknuto činjenicom da se posljedice oštećenja mozga neusporedivo češće očituju u poteškoćama u deklarativnom u odnosu na nedeklarativno pamćenje. Na primjer, kod spomenutog slučaja Clivea Wearinga, unatoč tome što je imao vrlo oskudno sjećanje na svoju prošlost i nije bio u stanju zapamtiti da je supruga izašla iz njegove sobe tek nekoliko minuta prije nego što se ponovno vratila (deklarativno pamćenje), bio je u stanju na klaviru svirati složene kompozicije koje je znao i prije bolesti, pa čak i učiti nove (nedeklarativno pamćenje).

Tulving je 1972. godine podijelio deklarativno pamćenje na semantičko i epizodičko. Tako **semantičko pamćenje** uključuje sve vrste općeg znanja, bilo da je riječ o riječima bilo o konceptima, činjenicama ili vjerovanjima. Ono što je zajedničko takvoj vrsti znanja jest da su ona potpuno neovisna o specifičnim iskustvima i kontekstu u kojem su bila usvajana. Drugim riječima, njih se dosjećamo bez sjećanja na okolnosti u kojima su stečena. **Epizodičko pamćenje** odnosi se na pamćenje događaja i njihovih vremenskih i prostornih odnosa. Na primjer, znanje o tome koji je glavni grad Hrvatske, dio je našeg semantičkog pamćenja jer se odnosi na činjenicu koja nije povezana s nekim našim specifičnim iskustvima. Međutim, sjećanje na boravak u Zagrebu prošlog mjeseca radi nekog koncerta jest specifično iskustvo i dio je našeg epizodičkog pamćenja. Na primjeru Clivea Wearinga možemo uočiti da su njegovi problemi bili izraženiji s epizodičkim pamćenjem, jer se nije sjećao da je nedavno vidio svoju suprugu, dok je istovremeno mogao komunicirati s njom koristeći se semantičkim pamćenjem. Tulving je mišljenja da pojam vremena mogu shvatiti isključivo ljudi te da zbog toga epizodičko pamćenje postoji samo kod ljudi. Naime, on kaže da uvijek, kad se prisjećamo nekog događa-

ja iz prošlosti, moramo „putovati kroz vrijeme“. Međutim, ima i drukčijih mišljenja. Epizodičko pamćenje odnosi se na informacije o tome gdje, kada i što se dogodilo. Shvaćeno u tom smislu čini se da i ponašanje nekih životinja udovoljava tom kriteriju. U jednom od svojih eksperimenata Clayton i Dickinson promatrali su ponašanje jedne vrste ptica bliskih vranama, kalifornijske šojke (lat. *Aphelocoma coerulescens*). Šojkama su dopustili da sakriju dvije vrste hrane. Jednu vrstu koju vole više, ali koja relativno brzo propada (crve) i drugu vrstu koju manje preferiraju, ali koja traje duže (kikiriki). Zanimljivo je da su ptice, kad su imale priliku, odlazile po određeni tip hrane u ovisnosti o vremenu proteklom od skrivanja. Ako je vrijeme između skrivanja i traženja hrane bilo kratko, odabirale su više preferiranu hranu, ali ako je proteklo više vremena, odlazile su po manje preferiranu hranu. Kao da su ptice znale koliko je vremena proteklo od skrivanja hrane i da ju nema potrebe tražiti jer je u međuvremenu propala. Takvi nalazi sugeriraju mogućnost da epizodičko pamćenje ipak nije karakteristika isključivo ljudi. Zašto je uopće potrebno razlikovati semantičko od epizodičkog pamćenja? Istraživanja pokazuju da za to postoje opravdani razlozi. Epizodičko se odnosi na specifične događaje, a semantičko na općenite činjenice i generalizacije. U semantičkom pamćenju informacije su organizirane u shemama i kategorijama, a u epizodičkom kronološki i prostorno. Kod semantičkog su izvor informacija apstrakcije ili generalizacije, a kod epizodičkog osobno iskustvo. U većini slučajeva amnezije više stradava epizodičko pamćenje, dok semantičko ostaje očuvano. Tijekom starenja također dolazi do ranijeg propadanja epizodičkog pamćenja u odnosu na semantičko. Dodatno, istraživanja mozga pokazuju, kao što ćemo vidjeti malo kasnije, da su različita područja aktivna tijekom kodiranja i pronalaženja informacija u epizodičkom u odnosu na semantičko pamćenje.

Međutim, prije nego što prijedemo na rezultate dosadašnjih istraživanja o područjima mozga uključenim u pamćenje, podsjetit ćemo na osnovne spoznaje i termine u području pamćenja. Naime, rezultati brojnih istraživanja rezultirali su postavljanjem više hipotetskih modela kojim se pokušava objasniti kako je pamćenje organizirano i kako funkcionira.

Modeli pamćenja

Model triju skladišta pamćenja

Jedan od najpoznatijih modela jest model triju skladišta pamćenja koji su na Sveučilištu Stanford razvili Richard Atkinson i njegov student Richard Shiffrin 1968. godine. Prema tom modelu razlikujemo senzorno, kratkoročno i dugoročno pamćenje. Sve informacije koje primamo našim osjetilima vrlo se kratko u nepromijenjenom obliku zadržavaju u senzornom pamćenju. Smatra se da je uloga senzornog pamćenja u tome da zadrži informacije dovoljno dugo kako bi se izvršilo prepoznavanje određenih karakteristika podražaja. Postoje različita senzorna pamćenja za različite osjetilne modalitete, a najviše se ispitalo vidno (ikoničko) i slušno (ehoičko) senzorno pamćenje. Istraživanjima je ustanovljeno da vidno senzorno pamćenje traje oko 1/3 sekunde, a slušno oko 2 sekunde. Pretpostavlja se da ustanovljene razlike u dužini trajanja dviju vrsta senzornih pamćenja odražavaju specifične zahtjeve tih osjetnih modaliteta. Naime, dok gledamo neku sliku, na primjer zalazak sunca, zahvaćamo više informacija odjednom. Istovremeno vidimo sunce, oblake, boje i oblike, odnosno informacije integriramo prostorno. S druge strane, kad slušamo što nam netko govori, ne možemo istovremeno obuhvatiti toliko informacija kao što to možemo gledanjem, jer se integracija tih informacija odvija kroz vrijeme. Tako slušno senzorno pamćenje traje duže od vidnog da bismo imali dovoljno vremena primiti podražaje koji nam stižu određenim osjetilnim modalitetom. Samo dio informacija koje se u nekom trenutku nalaze u senzornom pamćenju ide u daljnju obradu. One koje su iz nekog razloga privukle našu pažnju, prijeći će u kratkoročno pamćenje (KTP). Kratkoročno pamćenje ima nekoliko funkcija. Ako informaciju nemamo namjeru zadržati u dugoročnom pamćenju, ponavljat ćemo je onoliko dugo koliko nam je potrebna i nakon toga je se više nećemo sjećati. Međutim, ako se želimo njome koristiti kasnije, pokušat ćemo ju pripremiti za pohranu u dugoročno pamćenje. To činimo s pomoću procesa **kodiranja** kojim se informacije iz okoline preoblikuju tako da čine smislenu cjelinu za onog tko informaciju pohranjuje. Pritom se koristimo različitim kodovima. Najčešći su: vidni kod koji često koristimo kad nešto gledamo tako da stvaramo mentalnu predodžbu, odnosno reprezentaciju onog što smo vidjeli, fonološki kod koristimo ako želimo zapamtiti nešto što slušamo, a uključuje

zvučnu reprezentaciju onog što smo čuli i semantički kod kojim pokušavamo zahvatiti značenje nekog svojeg iskustva. U kratkoročnom pamćenju najprisutniji je fonološki kod, posebno kad je riječ o pamćenju riječi i tekstova. To je zbog toga što riječi, dok ih slušamo, u sebi ponavljamo kako bismo dobili nešto dodatnog vremena i time povećali vjerojatnost njihova uspješnog kodiranja i pohranjivanja. U procesu kodiranja često koristimo više kodova istovremeno. Naime, pri promatranju slike koju možemo imenovati, osim vidnog koda koristimo i fonološki kod, jer ćemo osim što vidimo, na primjer, mačku, istovremeno u sebi i izgovarati riječ mačka. Tako ćemo pri pohranjivanju koristiti dva koda i time zaista povećavamo vjerojatnost zapamćivanja, što ćemo vidjeti poslije u tekstu. Iz rezultata takvih istraživanja proizašli su savjeti i tehnike za poboljšanje pamćenja. Tako neke mnemotehnike, kako zovemo tehnike za poboljšanje pamćenja, uključuju stvaranje slikovnih predodžbi pri, na primjer, učenju riječi u stranom jeziku ili nekim drugim sličnim prilikama.

Da bismo informacije uspješno kodirali, odnosno zapamtiti tako da ih kasnije možemo pronaći, koristimo se različitim strategijama. Najjednostavnija je strategija ponavljanje. Informacije u kratkoročnom pamćenju ponavljamo kako bismo dobili dodatno vrijeme za kodiranje i njihovu pohranu. Često se koristimo i strategijom organizacije tako da pokušavamo pronaći vezu u sadržajima koje pokušavamo zapamtiti. Na primjer, ako trebamo zapamtiti riječi *magarac*, *krava*, *ovca* i *koza*, bit će ih lakše zapamtiti i kasnije pronaći ako uočimo da se radi o domaćim životinjama. Ponekad, naravno, ne možemo lako uočiti vezu među informacijama koje trebamo zapamtiti, pa je korisno upotrijebiti neku od mnemotehnika koje se upravo temelje na osmišljavanju veza među sadržajima koji nisu međusobno povezani. Najveću vjerojatnost kasnijeg dosjećanja imaju informacije kod kojih prilikom pohranjivanja koristimo elaboraciju. Elaboracija je strategija pri kojoj tražimo vezu između onoga što pokušavamo zapamtiti i onoga što već znamo o onome što pokušavamo zapamtiti. Kasnije će nam dosjećanje ranije navedenih riječi biti olakšano ako smo se prilikom zapamćivanja prisjetili informacija o tome da se radi o životinjama koje su čovjeku korisne, koje daju mlijeko i sl. Prilikom dosjećanja malo drugih stvari koje znamo odgovara takvom opisu i zato je vjerojatnost uspješnog dosjećanja izuzetno velika.

Važna je karakteristika kratkoročnog pamćenja da je ono ograničenog kapaciteta i informacije se tu zadržavaju vrlo kratko, obično nekoliko sekundi ili,

uz ponavljanje, do nekoliko minuta. Psiholog George Miller (1920. – 2012.) sa Sveučilišta Princeton objavio je rad 1956. godine u kojem je naveo da je kapacitet kratkoročnog pamćenja između 5 i 9 čestica ili tzv. „magičnih“ 7 ± 2 čestice. Iako to izgleda jako malo, grupiranjem se može znatno povećati količina informacija unutar svake pojedine čestice. Na primjer, ako trebamo zapamtiti sedam slova: *L, E, T, I, B, O, M* i pamtimo ih pojedinačno, svako slovo zauzet će jednu česticu. Na taj način naš će kapacitet kratkoročnog pamćenja biti potpuno zauzet tim zadatkom i ništa drugo nećemo moći dodatno raditi. Međutim, ako ta slova pročitamo zdesna nalijevo, vidimo da se radi o riječi *MOBITEL*. Kako nam je to dobro poznata riječ, pojedinačna slova grupiramo i pamćenje svih tih slova zauzet će samo jednu česticu. Na taj nam način na raspolaganju ostaje šest dodatnih čestica za istovremeno obavljanje nekog drugog zadatka. Od Millerove objave do danas provedena su brojna istraživanja u kojima je utvrđeno da kapacitet kratkoročnog pamćenja nije jednak za sve vrste sadržaja ni za sve uvjete u kojima se pamćenje sadržaja odvija. Tako je kapacitet veći pri ispitivanju pamćenja brojeva, nešto niži kod pamćenja slova, a još niži kad se pamte riječi. Pritom su utvrđene razlike s obzirom na neke karakteristike riječi koje se pamte. Općenito je ustanovljeno da je kapacitet veći za riječi čiji je izgovor kraći u odnosu na riječi koje zahtijevaju duži izgovor, što naglašava ograničenu vremensku komponentu kratkoročnog pamćenja. Kapacitet je veći i za sadržaje koji su nam u nekoj mjeri poznati u odnosu na potpuno nove i nepoznate. Na primjer, moći ćemo u kratkoročnom pamćenju privremeno zadržati više riječi iz jezika kojim se svakodnevno služimo naspram riječi potpuno novog jezika. Nadalje, poznato je da djeca i starije osobe imaju manji kapacitet u usporedbi s mladim odraslim osobama itd. Na temelju utvrđenih rezultata istraživanja ovih i drugih sadržaja i uvjeta u kojima se pamćenje odvija danas prevladava mišljenje da je kapacitet kratkoročnog pamćenja općenito nešto niži od Millerovih 7 ± 2 čestice.

Zbog toga što je količina informacija koju privremeno zadržavamo u kratkoročnom pamćenju relativno mala, čini nam se da je traganje za nekom konkretnom informacijom unutar tog dijela sustava jednostavno. Obično tako i jest, ali istraživanja su pokazala da s porastom količine informacija u kratkoročnom pamćenju ipak značajno raste vrijeme potrebno da bismo pronašli traženu informaciju. Saul Sternberg je 1966. godine osmislio zadatak pretraživanja pamćenja u kojem bi se sudionicima prezentiralo od jednog do šest brojeva, a zatim

bi se, nakon što bi oni nestali iz vidnog polja, prikazao jedan broj. Sudionici su trebali donijeti odluku radi li se o broju koji je bio prikazan u ranijoj prezentaciji ili ne. I zaista, sudionici su bili prilično uspješni u prepoznavanju je li broj bio prikazan. Međutim, ustanovilo se da je vrijeme koje je bilo potrebno za prepoznavanje proporcionalno raslo što je više brojeva bilo prikazano na popisu.

Ako smo informacije uspješno kodirali, one se pohranjuju u dugoročnom pamćenju (DTP). O podjeli dugoročnog pamćenja na deklarativno i nedeklarativno već je bilo riječi ranije u tekstu. Bitna karakteristika dugoročnog pamćenja jest da je ono neograničenog kapaciteta. Stoga mora biti jako dobro organizirano kako bismo mogli pristupiti informacijama onda kada nam zatrebaju. Osim neograničenog kapaciteta, važna karakteristika ove vrste pamćenja, kao što samo ime sugerira, jest da je dugotrajno. Poznato je da neka svoja iskustva ili sadržaje koje smo učili pamtimo cijeli život, osobito one koje, iz različitih razloga, češće ponavljamo. Ipak, dio sadržaja tijekom vremena zaboravimo. Prije više od 100 godina Hermann Ebbinghaus (1850. – 1909.) istraživao je procese pamćenja na samom sebi. Među još nekim drugim stvarima zbog kojih će njegovo ime ostati trajno zabilježeno u povijesti istraživanja pamćenja, opisao je i poznatu krivulju zaboravljanja. Prema toj krivulji zaboravljanje sadržaja koje smo učili jako je brzo i veliko na početku nakon učenja, ali zatim se postupno usporava. Slični rezultati dobivaju se i danas, kako u laboratorijskim uvjetima pri učenju besmislenih slogova, kao što je to radio Ebbinghaus, tako i na mnogo realističnijim sadržajima. Rezultati istraživanja zapamćenosti španjolskog jezika u rasponu do čak 50 godina nakon učenja koje je 1984. godine objavio profesor Harry Bahrick s Ohio Wesleyan sveučilišta, pokazali su da se velika količina sadržaja španjolskog zaboravila u prve 3-4 godine nakon prestanka učenja. Međutim, u narednih 30-ak godina nakon toga zaboravljanje onog što je preostalo bilo je vrlo malo. Tek nakon tog razdoblja uslijedilo je ponovno izraženije zaboravljanje. Važno je naglasiti da je zaboravljanje bilo manje kod onih koji su u vrijeme kad su učili, dobro naučili te sadržaje u odnosu na one čije je znanje i na početku bilo lošije. Znači da je vrlo važno, kad neke sadržaje učimo, dobro ih naučiti kako bi zaboravljanje bilo manje. Krivulja zaboravljanja razlikuje se i s obzirom na to na koji se način ispituje pamćenje. Redovito se pokazuje da je zaboravljanje veće ako se zapamćenost provjerava zadatcima dosjećanja u odnosu na zadatke prepoznavanja. Dosjećanje, naime, zahtijeva

svjesno pretraživanje pamćenja da bismo došli do odgovora. Kao kad nas netko pita koji je glavni grad Čilea, što je teži zadatak za naše pamćenje u odnosu na situacije u kojima se od nas traži prepoznavanje. Zadatak prepoznavanja bismo imali da nam netko ponudi nekoliko odgovora među kojima bismo mi prepoznali Santiago kao glavni grad Čilea. Ako znamo između više ponuđenih odgovora odabrati pravi, znači da ta informacija postoji u našem pamćenju, ali nije, barem trenutačno, dostupna našem svjesnom pretraživanju. Ponekad je razlog tome što u određenom trenutku nismo našli prave znakove za dosjećanje koji bi nam pomogli da do nje dođemo. Kao primjer privremenih teškoća u pronalaženju navest ćemo fenomen „na vrhu jezika“. Svi smo doživjeli situaciju u kojoj smo bili sigurni da nešto znamo, ali se u ključnom trenutku nikako nismo mogli sjetiti. Ako nam u takvoj situaciji netko pomogne, na primjer, s početnim slovom tražene riječi, obično se odmah sjetimo nastavka. Općenito, što su bolji znakovi za dosjećanje, i što ih više imamo, to se lakše i brže dosjećamo. Zato je, kako smo već naglasili, važno koristiti više kodova pri kodiranju. Pomoći će i korištenje strategije elaboracije, jer ćemo time osigurati više znakova za dosjećanje, odnosno više putova do tražene informacije. Iako za kodiranje informacija koje namjeravamo pohraniti u dugoročno pamćenje koristimo sve vrste kodova, ipak najveću važnost ima semantički kod, odnosno značenje. Ako ste čuli rečenicu: „Sutra nema nastave zbog blagdana.“, nakon nekog vremena nećete se moći sjetiti kako je točno glasila. Je li bilo ovako kako smo naveli ili je možda bilo rečeno: „Zbog blagdana sutra nema nastave.“ Međutim, zapamtit ćete da sutra nema nastave i zbog čega je nema. Sasvim je logično da u dugotrajnom pamćenju zadržavamo značenje onoga što je rečeno ili nekih svojih iskustava, a ne na primjer redosljed riječi u rečenici. Bilo bi jako teško pretraživati dugoročno pamćenje kada bi u njemu bilo toliko mnogo detalja koji nam u osnovi nisu nimalo korisni za svakodnevno funkcioniranje.

Atkinsonov i Shiffrinov model organizacije pamćenja na senzorno, kratkoročno i dugoročno vrlo je utjecajan i općeprihvaćen. To, naravno, ne znači da njegovi pojedini dijelovi nisu dovedeni u pitanje ili da nisu možda dodatno i na nešto drukčiji način razrađeni u nekim drugim modelima. Recimo, Atkinson i Shiffrin pretpostavljali su da kratkoročno pamćenje ujedno služi i kao radni prostor za manipulaciju i spremanje informacija. Međutim, tom se idejom nisu ozbiljnije bavili, dok je u nekim drugim modelima upravo to bio središnji interes.

Model radnog pamćenja

Alan Baddeley i Graham Hitch 60-ih godina prošlog stoljeća također su se bavili pitanjem čemu služi KTP. Zanimalo ih je služi li ono, osim za kratkoročnu pohranu informacija, i za izvođenje nekih složenijih zadataka. Sudionicima su zadavali zadatke pamćenja više brojeva uz istovremeno izvršavanje zadataka koji su od njih zahtijevali razumijevanje teksta ili rasuđivanje. Prezentirala su im se slova, na primjer *B, A*, i tražilo se da prosude prethodi li slovo *A* slovu *B*. U ovom bi slučaju točan odgovor bio da ne prethodi. I tako niz sličnih zadataka uz istovremeno zapamćivanje brojeva. Porast u vremenu potrebnom za izvršenje zadatka bio je značajan, ali ne osobito velik u odnosu na očekivano zbog dodatnog opterećenja kapaciteta kratkoročnog pamćenja, a ni broj pogrešaka nije se bitno povećao. To je autore navelo na razmišljanje o tome da upamćivanje niza brojeva ne opterećuje isti sustav kao složeniji zadatci učenja i rasuđivanja. Nakon niza istraživanja formulirali su model radnog pamćenja kod kojeg je naglasak na aktivnom procesiranju informacija, za razliku od kratkoročnog pamćenja koje se više odnosi na pasivnu obradu informacija. Prema njima bi radno pamćenje uključivalo jedan glavni kontrolni sustav i više pomoćnih podsustava. Jedan od pomoćnih sustava zove se fonološka petlja, a odgovorna je za zadržavanje informacija koje primamo verbalnim putem (fonološki trag). Uključuje i kontrolne procese koji se baziraju na unutrašnjem govoru i koji omogućavaju pretvaranje vidnog materijala u fonološki kod. To je ono što često činimo kad vidimo napisanu riječ, jer osim što ju vidimo, izgovaramo ju u sebi. Tako su istraživanja pokazala da možemo duže zadržati fonološki kod ponavljanjem izgovaranja riječi u sebi. Ako informacije ne ponavljamo, one se gube za svega 1-2 sekunde. Zašto nam je fonološka petlja važna? Važna nam je, na primjer, kod učenja čitanja, razumijevanja jezika, proširivanja rječnika, u svakodnevnom govoru i slušanju itd. Drugi pomoćni sustav radnog pamćenja je vidno-prostorni ekran. On je odgovoran za integraciju prostornih i vidnih (a možda i kinestetičkih) informacija u ujedinjenu reprezentaciju koju se kraće vrijeme može zadržati i manipulirati njome. Taj sustav nam je posebno važan za orijentaciju u prostoru. Glavni kontrolni sustav nazvali su središnjim izvršiteljem koji je odgovoran za kontrolu pažnje u radnom pamćenju. Uloga mu je usmjeravanje pažnje na zadatak, dijeljenje pažnje na dva ili više zadataka koje obavljamo kao i prebacivanja pažnje s jednog na drugi zadatak. Također, on povezuje radno i

dugoročno pamćenje. Četvrti je dio modela radnog pamćenja, koji je Baddeley dodao u revidiranom modelu, epizodni ekran (epizodički međuspremnik). Radi se o sustavu ograničenog kapaciteta koji služi za integraciju i kratkoročnu pohranu informacija iz pomoćnih sustava i dugoročnog pamćenja, a oslanja se na kapacitet središnjeg izvršitelja.

Model dubine obrade

Prema modelu Fergusa Craika i Roberta Lockharta iz 1972. godine vjerojatnost zadržavanja informacije više ovisi o tome do koje je razine ili dubine obrađena pri kodiranju, a manje o tome koliko je vremena provela u kratkotrajnom pamćenju. Što je dublja razina do koje je informacija obrađena, veća je vjerojatnost njezina dosjećanja. Tako možemo razlikovati plitku obradu koja uključuje analizu fizičkih ili senzornih obilježja informacija, dublju analizu koja se odnosi na prepoznavanje oblika te imenovanje objekata i događaja i, na kraju, najdublju analizu koja uključuje analizu značenja. Zaista, istraživanja pokazuju da se sadržaji koji su dublje obrađeni bolje pamte. Na primjer, u jednom takvom tipičnom istraživanju sudionicima su dane karte, a na svakoj je karti bila jedna riječ. Sudionici su bili podijeljeni u četiri grupe. Jednoj je grupi bilo rečeno da zapamti riječi s karata. Drugoj je bilo rečeno da sortira karte u kategorije prema nekim zajedničkim obilježjima. Treća je grupa dobila iste upute kao i druga, ali im je dodatno rečeno da zapamte riječi, jer će se od njih kasnije tražiti da ih se sjete. Četvrta grupa dobila je zadatak da samo poreda karte u kolone. Rezultati su pokazali da se grupa od koje se tražilo da organizira karte prema njihovu značenju, iako ih nisu trebali zapamtiti, kasnije dosjećala jednako dobro riječi s popisa kao i oni koji su dobili uputu da ih zapamte. Sve tri grupe u dosjećanju su bile znatno bolje od četvrte koja je dobila zadatak da samo poreda karte u kolone. Očito je da je do zapamćivanja došlo i bez posebne namjere da ih se zapamti. Međutim, ono što je važno jest da je bitnije što se radi s informacijama, odnosno do koje razine je informacija obrađena, a ne gdje se ona nalazi.

Naravno, to nisu jedini modeli koji pokušavaju opisati kakva je struktura našeg pamćenja i s pomoću kojih procesa se informacije kreću među tim strukturama, ali svakako jesu jedni od značajnijih jer su potaknuli brojna istraživanja i time značajno pridonijeli današnjim spoznajama o pamćenju.

Ispitivanja biološke osnove pamćenja

Kako se uopće prikupljaju informacije koje nam govore o tome koja su područja mozga uključena u pamćenje? O funkcioniranju mozga općenito se pokušava doznati na više načina. U četvrtom poglavlju mogli ste pročitati kako je još u 30-im godinama prošlog stoljeća Wilder Penfield pacijentu s tumorom na mozgu izvodio električnu stimulaciju dijelova kore velikog mozga kako bi tijekom operacije mogao pratiti funkcije mozga.

Istraživanja u kojima se uklanjaju dijelovi mozga da bi se ustanovila biološka osnova pamćenja, radila su se na životinjama. Tako je Karl S. Lashley (1890. – 1958.), američki psiholog, tragao za fizičkim tragom pamćenja (engramom). Trenirao je grupu štakora u prolaženju kroz labirint, a zatim im je uklanjao male dijelove mozga (oko 10 %). Unatoč tome što im je uklanjao različite dijelove mozga, štakori su i dalje uspijevali prolaziti kroz labirint. Uklanjanje većih dijelova mozga dovodilo je do većih problema u izvedbi kod štakora, ali činilo se da ni jedan dio mozga nije bio značajniji od drugih za to naučeno ponašanje. Na kraju je Lashley zaključio da pamćenje nije pohranjeno u jednom dijelu mozga, već da mozak funkcionira kao cjelina pri pohrani informacija.

Brojne spoznaje o biološkoj osnovi pamćenja temelje se na proučavanju slučajeva s nekim oštećenjima mozga. Vjerojatno je u literaturi najpoznatiji pacijent s inicijalima H. M. o kojem je također već bilo riječi u prvom poglavlju. Nakon što je umro 2008., objavljen mu je identitet i danas je poznato da se zvao Henry Gustav Molaison. H. M. je u dobi od oko 10 godina dobio prvi epileptički napad, a epileptički su napadi do njegove 16 godine postali izuzetno česti i opasni. Veliki napadi događali su se nekoliko puta tjedno, dok je manjih napada imao i po desetak puta dnevno. Zbog ozbiljnih smetnji u svakodnevnom životu njegova obitelj i on odlučili su se 1953. godine na operaciju mozga. U to se vrijeme znalo da napadi kod većine pacijenata započinju u jednom specifičnom dijelu mozga, odnosno u **medijalno temporalnom režnju**. Liječnici su očekivali da će uklanjanje područja u kojima dolazi do izbijanja epileptičkog napada riješiti problem, kao što su i ranije rješavali slične probleme. H. M.-u su uklonili oko dvije trećine prednjeg dijela **hipokampusa**, veći dio parahipokampalne vijuge, prednji dio temporalne moždane kore, unkus i **amigdal**. Za razliku od tadašnjih slučajeva u kojima su to činili u samo jednoj hemisferi, H. M.-u su navedene dijelove mozga uklonili u obje hemisfere. Operacija je uspjela u smislu

da su epileptički napadi prestali i zdravstveno stanje pacijenta moglo se kontrolirati samo lijekovima. Međutim, dogodile su se i neočekivane posljedice. Naime, kod H. M.-a je došlo do razvoja anterogradne amnezije, odnosno pacijent nije mogao usvajati nove epizodičke i semantičke informacije. Istovremeno, njegova se ličnost nije promijenila, a postizao je bolji rezultat na testovima inteligencije u odnosu na rezultate prije operacije. Pretpostavlja se da su raniji učestali epileptični napadi ometali koncentraciju, što se očitovalo u postignuću na testovima inteligencije. Tako je H. M. nakon operacije mogao biti uspješan u različitim aktivnostima, ali samo dok je održavao pažnju na njima. Kad bi mu se dao popis od šest riječi da ga zadrži u svojem pamćenju 30 sekundi, on bi to mogao jednako uspješno kao i drugi koji nisu imali njegove poteškoće. Čim bi se pažnja usmjerila na nešto drugo, ono što je prethodno radio potpuno bi nestalo iz njegova pamćenja. Sjećanja iz prošlosti ostala su sačuvana, osim za jedno razdoblje prije same operacije. Za razdoblja nakon operacije bio je potpuno nesposoban formirati novo epizodičko pamćenje. Nije mogao zapamtiti ljude koje je sretao ni mjesta na kojima je bio, čak ni kada je s tim ljudima i na tim mjestima bio mnogo puta. Nakon njegova slučaja više se nikome nisu uklonili spomenuti dijelovi mozga istovremeno u obje hemisfere. Slučaj H. M.-a ukazao je, prije svega, na važnost hipokampusa za pamćenje. S više informacija o hipokampusu susreli ste se u prvom poglavlju ove knjige. Ovdje ćemo se samo podsjetiti da je hipokampus dio mozga koji pripada limbičkom sustavu i nalazi se u medijalno temporalnom području mozga. Zanimljivo je spomenuti da je ime dobio po morskome konjicu zbog sličnosti oblika.

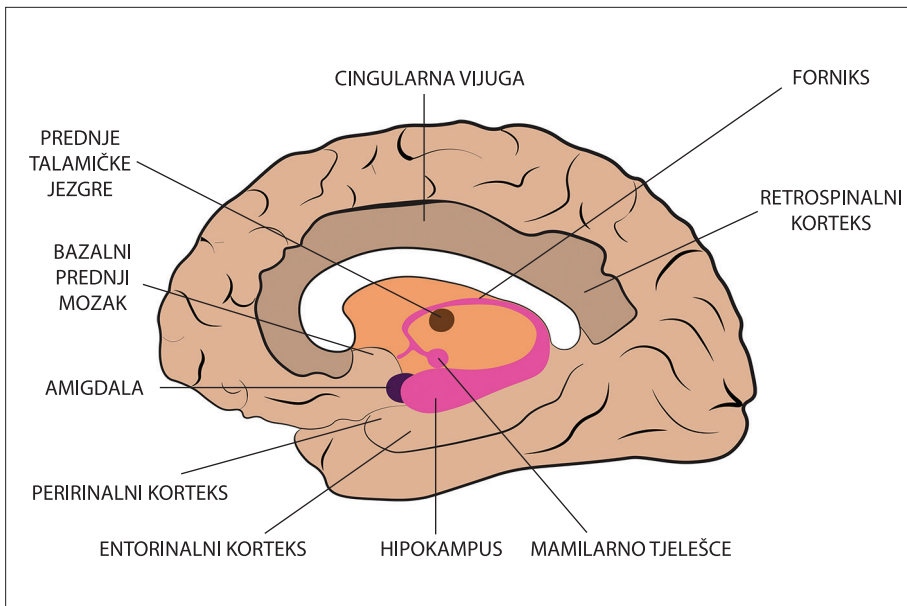
Proučavanjem ovog i drugih slučajeva s oštećenjima mozga saznalo se ponešto o različitim aspektima pamćenja kao i o područjima mozga bitnim za funkcije pamćenja. Naravno, takva su istraživanja bila izuzetno korisna. Međutim, nisu mogla dati odgovore na sva pitanja jer se često nije sa sigurnošću moglo reći koji su deficiti povezani s kojim procesima pamćenja. Razvojem suvremenijih tehnika snimanja mozga omogućeno je proširivanje spoznaja o biološkoj osnovi pamćenja. Neke od tih tehnika daju nam informacije o strukturi mozga i o tome gdje eventualno postoje oštećenja. Za kliničke i istraživačke svrhe koristi se kompjutorizirana tomografija (CT) kojom se s pomoću rendgenskih zraka dobiva vrlo detaljan prikaz strukture organa. Ipak, ta tehnika uključuje velike količine zračenja sudionika pa je njezino korištenje u istraživačke svrhe vrlo rijetko. Manje je invazivna tehnika magnetska rezonancija (MRI) koja

koristi magnetska polja za stvaranje slike unutarnje strukture. Međutim, tek nam je razvoj tehnika funkcionalnog oslikavanja mozga omogućio dublje razumijevanje dijelova mozga uključenih u različite procese pamćenja. Naime, snimanjem aktivnosti pojedinih dijelova mozga dok sudionici zaista obavljaju različite zadatke pamćenja, moguće je vidjeti koji su dijelovi mozga aktivni. Jedna je od takvih tehnika pozitronska emisijska tomografija (PET) kojom se snima aktivnost mozga detekcijom radijacije pozitrona. U krvotok sudionika injektira se mala količina radioaktivne tvari. Molekule te tvari imaju različitu koncentraciju u različitim dijelovima mozga u ovisnosti o aktivnosti mozga i potrebi za hranjivim tvarima iz krvi. Na taj se način, očitavanjem radioaktivnog zračenja, može pratiti koji su dijelovi mozga uključeni tijekom obavljanja različitih zadataka pamćenja. Ipak, ta se tehnika ne može primijeniti kod nekih sudionika koji su iz različitih razloga osjetljivi na radioaktivne kemikalije. Danas je često u upotrebi tehnika funkcionalne magnetske rezonancije (fMRI). Kao što smo već spomenuli, kad određeni dijelovi mozga postanu aktivni, oni zahtijevaju više kisika. Zbog toga unutar nekoliko sekundi u tom dijelu mozga poteče više krvi da bi se taj dio mozga opskrbio s dovoljno kisika. Kad se ponovno smanji aktivnost, smanjuje se protok krvi. Prateći promjene u protoku krvi istraživači mogu zaključivati o aktivnijim i manje aktivnim dijelovima mozga. PET i fMRI daju vrlo precizne slike dijelova mozga koji su uključeni u obavljanje različitih zadataka pamćenja. Međutim, obje tehnike karakterizira vremenski pomak koji je potreban da bi se promjene u aktivnosti mogle očitati. Naime, kao što smo već naveli, potrebno je ponekad i nekoliko sekundi da bi došlo do promjena u protoku krvi u aktiviranom dijelu mozga. Za razliku od tih tehnika, neke druge tehnike omogućavaju nam da vrlo precizno vremenski odredimo kad su se spomenute promjene u mozgu dogodile. Na primjer, elektroencefalografija (EEG), o kojoj ste opširnije čitali u drugom poglavlju, nam daje takvu mogućnost. S pomoću nje možemo vrlo precizno pratiti kad se određena promjena dogodila. Vrlo precizno vremensko određivanje omogućava nam i magnetska encefalografija (MEG) koja se bazira na otkrivanju izvora slabog magnetskog polja koji emitiraju neuroni, a omogućava praćenje brzo izmjenjivih uzoraka neuronske aktivnosti u milisekundama. S druge strane, te dvije tehnike ne daju nam mogućnost preciznog određivanja mjesta gdje se promjena dogodila kao što to možemo odrediti uz pomoć PET i fMRI tehnika. Kao što se može vidjeti, neke od navedenih tehnika omogućavaju nam

dobivanje detaljnijih informacija o područjima moždane aktivnosti tijekom obavljanja određenog zadatka, dok nam neke od njih daju više podataka o tome kada ta područja postaju aktivna. Stoga odluka o tome koje će od njih biti korištene u nekoj specifičnoj situaciji ovisi o svrsi primjene. Naravno, najviše podataka možemo dobiti istovremenim korištenjem neke od tehnika za precizno određivanje mjesta moždane aktivnosti (npr. fMRI) i one koja je vremenski preciznija (npr. MEG), ali takva su istraživanja financijski vrlo zahtjevana. Iako su se naše spoznaje o pamćenju, dijelom zahvaljujući i spomenutim tehnikama, značajno pomakle od vremena Lashleya i slučaja amnezije H. M.-a, još je uvijek mnogo otvorenih pitanja. Ipak, pogledajmo u kojem nas smjeru vode novija istraživanja.

Uloga medijalno temporalnog područja mozga

Medijalno temporalno područje, osim spomenutog hipokampusa, uključuje amigdalnu, entorinalni, peririnalni i parahipokampalni dio mozga (Slika 6.1.). Dosadašnja istraživanja ukazuju na važnu ulogu cijelog ovog područja mozga u pamćenju.



Slika 6.1. Područja mozga važna za pamćenje

Vidjeli smo da je slučaj H. M.-a prvi ukazao na bitnu ulogu hipokampusa. Samo jednostrano oštećenje medijalno temporalnog područja također vodi teškoćama u epizodičkom pamćenju, ali one su manjeg obima u odnosu na obostrana oštećenja kao što je bio slučaj kod H. M.-a. Pokazuje se da one osobe koje imaju oštećenja desnog hipokampusa, imaju više problema s neverbalnim informacijama, a one s oštećenjima lijevog hipokampusa, s verbalnim informacijama. Slični nalazi o ulozi hipokampusa za verbalne i neverbalne sadržaje dobiveni su praćenjem aktivnosti mozga zdravih ljudi. Naime, kod zdravih osoba tijekom kodiranja riječi aktivnije je lijevo medijalno temporalno područje, dok kodiranje objekata i lica više aktivira obostrano medijalno temporalno područje. Slično kao i kod ljudi, oštećenja hipokampalnog područja dovode do poteškoća pri pamćenju i kod životinja. Životinje s takvom vrstom oštećenja imaju poteškoće u učenju novih informacija, posebno onih koje se odnose na specifične događaje. Na primjer, neke ptice spremaju hranu u skrovišta koja povremeno mijenjaju. Ptice s oštećenjem hipokampalnog područja nisu u stanju zapamtiti gdje su im skrovišta i sasvim ih nasumično traže. Čini se da hipokampus općenito ima nezaobilaznu ulogu u specijalnom pamćenju. Na primjer, štakori s oštećenjem hipokampusa imaju poteškoća s pamćenjem specijalnog i vremenskog konteksta pri učenju labirinta. Naime, nisu u stanju naučiti u kojim su dijelovima labirinta već bili, nego ponavljano ulaze u one koje su već obilazili, za razliku od zdravih štakora koji snalaženje u labirintu uz adekvatnu motivaciju vrlo brzo nauče. Vidjeli smo i na primjeru Clivea Wearinga kao i H. M.-a da su imali teškoća u snalaženju u prostoru, konkretno u učenju novih specijalnih informacija. Tako se Clive Wearing ne bi znao vratiti u sobu kad bi izašao iz nje, a H. M. nije mogao zapamtiti put do kuće nakon što se preselio.

Proučavanjem tih i drugih slučajeva amnezija uočeno je nekoliko važnih stvari. Što je oštećenje hipokampusa i okolnih područja bilo veće, to su poteškoće pamćenja bile izraženije, nemogućnost dosjećanja sezala je više u prošlost i poteškoće su se uglavnom javljale u epizodičkom pamćenju, uz relativno dobro očuvano semantičko pamćenje. U pokušaju objašnjenja tih činjenica neki su se autori vodili idejom da se određeni tip informacija trajno pohranjuje u hipokampusu. Tako bi se njegovim oštećenjem mogao objasniti gubitak tih informacija kao i nemogućnost stvaranja novih istovrsnih sjećanja. Međutim, rezultati kasnijih istraživanja sugerirali su nešto drugo.

Istraživanja su pokazala da bi hipokampus mogao imati ključnu ulogu u pove-

zivanju objekta i riječi s različitim kontekstualnim informacijama, što je osobito važno za epizodičko pamćenje. Naime, tijekom nekog događaja izloženi smo čitavom nizu informacija. Na primjer, kad upoznajemo neku osobu, istovremeno pokušavamo kodirati više njezinih karakteristika. Različite perceptivne karakteristike (boja kose i očiju, frizura, odjeća, lice, ton glasa i sl.) kao i vremenski i prostorni kontekst u kojem se događaj odvija, pokušavamo vidno i fonološki, a sam razgovor semantički kodirati. Poznato je da se svaka od tih karakteristika obrađuje u različitim dijelovima mozga, a rezultati istraživanja ukazali su na mogućnost da se u hipokampusu ujedine informacije iz svih tih područja mozga kako bi se formirala jedinstvena reprezentacija događaja. Novija istraživanja epizodičkog pamćenja potvrđuju da se u hipokampusu zaista nalazi zona konvergencije, odnosno povezivanje pojedinačnih dijelova informacije u jednu smislenu reprezentaciju. Međutim, pretpostavlja se mogućnost da se takve reprezentacije ne zadržavaju, ili se barem ne zadržavaju trajnije, u hipokampusu. Na primjer, sve je više istraživanja koja sugeriraju važnu ulogu entorinalnog područja u procesiranju kontekstualnih informacija, a koje inače zajedno s hipokampusom sudjeluje u specijalnom učenju i pamćenju. Tako se pretpostavlja da se prilikom kodiranja senzornih karakteristika nekog objekta informacije iz različitih dijelova kore velikog mozga preko peririnalnog područja prenose u lateralno entorinalno područje, dok se specijalne informacije preko parahipokampalnog područja prenose u medijalno entorinalno područje. Kako su sva ta područja povezana s hipokampusom, a i međusobno, te bi se senzorne i specijalne informacije integrirale u hipokampusu. Međutim, pretpostavlja se da informacije ne ostaju u hipokampusu, već se povratnom vezom preko **entorinalnih** područja vraćaju u dijelove mozga iz kojih su došle. Kasnije, kada se u okolini pojavi odgovarajući znak za dosjećanje, hipokampus ponovno putem spomenutih područja posreduje u obnavljanju ostalih kontekstualnih reprezentacija događaja, a osoba se, na primjer, prisjeća nekog konkretnog cjelovitog epizodičkog iskustva.

Da se različite informacije o istom objektu nalaze na različitim mjestima u mozgu, sugeriraju i istraživanja semantičkog pamćenja. Vidne informacije o određenom objektu ne nalaze se na istom mjestu na kojem su slušne, mirisne ili informacije o tome čemu služi taj objekt. Klinička iskustva pokazuju da pacijenti s oštećenjima pojedinih dijelova mozga imaju poteškoća samo s nekim semantičkim kategorijama. Na primjer, pacijent s inicijalima J. B. R.

imao je mnogo više problema s definiranjem riječi i identifikacijom slika živih u odnosu na nežive objekte. On bi vrlo točno opisivao aktovku kao malu torbu koju studenti koriste za nošenje papira. Međutim, za cvijet narcis mogao je reći samo da je biljka, a za noja samo da je nešto neuobičajeno. Ustanovljeno je da pacijenti kao što je J. B. R. imaju oštećenja u prednjim, srednjim i donjim dijelovima temporalnog režnja, dok su kod pacijenta koji su imali više problema s neživim stvarima, a njih je u populaciji znatno manji broj u odnosu na one s problemima vezanim za žive objekte, bila prisutna oštećenja parijetalnog režnja. Na temelju takvih nalaza pretpostavilo se da je kategorija živo-neživo bitna karakteristika objekata koja određuje u kojim će se dijelovima mozga nalaziti informacije o njima. Međutim, ne potvrđuju to svi nalazi. U jednom su istraživanju ispitanicima prezentirali perceptivne i neperceptivne informacije o živim i neživim pojmovima. Procesiranje perceptivnih informacija o živim i o neživim pojmovima bilo je povezano s aktivacijom lijevog stražnjeg donjeg dijela temporalnog područja. S druge strane, procesiranje neperceptivnih karakteristika živih i neživih pojmova bilo je povezano s aktivacijom srednjih dijelova temporalnog područja. Očito je da su i živi i neživi pojmovi aktivirali ista područja u mozgu, što ukazuje na mogućnost da su informacije u semantičkom pamćenju organizirane i prema nešto drukčijim semantičkim kategorijama od ranije spomenute.

Neki tipovi agnozije također sugeriraju da se specifične kategorije semantičkog znanja nalaze u posebnim mjestima u mozgu. Agnozije nastaju kao posljedica oštećenja nekih dijelova mozga. Ima ih više vrsta, a manifestiraju se kao poteškoće u procesiranju određene vrste informacija u ovisnosti o tome koji je dio mozga zahvaćen. Tako će povrede određenog dijela mozga dovesti do gubitka samo dijela znanja o specifičnim objektima, dok će ostala znanja ostati sačuvana. Osoba koja ima asocijativnu vizualnu agnoziju može imati problema u prepoznavanju i imenovanju nekog konkretnog predmeta iako ga normalno može vidjeti, točno precrtati na papir i znati čemu služi. Osoba koja ima slušnu agnoziju može imati ozbiljnih teškoća u razumijevanju izgovorenih riječi, ali kad ih vidi napisane, razumjet će njihovo značenje. Kako ukupno gledajući postoji jako mnogo karakteristika različitih objekata i kategorija, neki autori misle da je nemoguće spoznati gdje se u mozgu nalazi koja od njih. Međutim, drugi misle da možda nemamo tako velik broj specifičnih kategorija, već samo njih nekoliko. Kako se pretpostavlja da su naše semantičke mreže organizirane prema karakteristikama objekta, tako možda razlikujemo vizualne karakteristike

(boja, tekstura, veličina), funkcionalne karakteristike (upotreba, mjesto korištenja) itd. Oštećenje nekog dijela mozga može dovesti do teškoća u nekoj od karakteristika, a da istovremeno ostale vrste semantičkih informacija o konkretnom objektu funkcioniraju normalno. Osoba kojoj su oštećene vizualne karakteristike neće moći opisati ili prepoznati neki predmet na temelju vizualnih karakteristika, ali će i dalje znati njegovu funkciju kao što se to zaista događa u opisanim slučajevima agnozija.

S obzirom na sve navedeno, danas prevladavaju dvije glavne pretpostavke o tome na koji je način hipokampus povezan s drugim dijelovima mozga tijekom kodiranja, pohranjivanja i pronalaženja informacija te kako se i kada informacije iz hipokampusa premještaju u druge dijelove mozga. Prema jednoj pretpostavci informacije se nikad i ne pohranjuju u hipokampusu, već je uloga hipokampusa u tome da povezuje različite komponente pamćenja iz drugih područja mozga. Kad je znanje novo, onda su veze među dijelovima mozga u kojima se nalaze informacije slabe i povezujuća uloga hipokampusa je velika. Ali kako vrijeme prolazi i veze između reprezentacija jačaju u drugim dijelovima mozga, tako uloga hipokampusa slabi, dok se na kraju nismo u mogućnosti dosjetiti tih informacija potpuno neovisno o aktivnosti hipokampusa. Treba naglasiti da prema nekim autorima informacije nikad ne postaju u potpunosti neovisne o hipokampusu. Druga pretpostavka govori o tome da se nove informacije pohranjuju u hipokampusu, ali se onda na neki način prebacuju u druga područja. Bontempi, Laurent-Demir, Destrade i Jaffard u svojem su istraživanju ustanovili da se pri dosjećanju spacijalnih informacija kratko vrijeme nakon učenja (pet dana) aktivira hipokampus i stražnja cingularna vijuga, ali dosjećanje istog sadržaja nakon dužeg vremena (25 dana) aktivira **frontalni režanj** kore velikog mozga i prednju cingularnu vijugu (ali ne i hipokampus i stražnju cingularnu vijugu). Očito je da tijekom vremena dolazi do promjena u dijelovima mozga koji su uključeni u dosjećanje tih informacija. Uz ovu pretpostavku jedna je od vodećih ideja da se transfer informacija iz hipokampusa u druga područja mozga događa tijekom spavanja. Konkretno, misli se na faze spavanja u kojima sanjamo, odnosno takozvane REM faze. Ustanovljeno je da se isti obrasci aktivnosti u hipokampusu odvijaju tijekom obavljanja neke radnje u budnom stanju i kasnije tijekom spavanja.

U ranijim dijelovima teksta naveli smo da se informacije nakon kodiranja pohranjuju u dugotrajnom pamćenju. Vjeruje se da procesom koji zovemo kon-

solidacija, reprezentacije postaju stabilnije i na taj način možda neovisnije o medijalno temporalnom području. Prema teoriji konsolidacije procesi pamćenja nastavljaju se i nakon što smo usvojili neku informaciju. Dokazi u prilog konsolidaciji dolaze i od pacijenata s retrogradnom amnezijom. Naime, oni se najčešće ne mogu sjetiti određenog razdoblja prije oštećenja mozga. Kao što smo već rekli, što je oštećenje veće, to je razdoblje kojeg se ne mogu sjetiti duže. Kod dijela pacijenata s amnezijom riječ je o desetljećima, pa se mogu sjetiti samo manjeg broja informacija iz vlastita djetinjstva, dok se u nekim blažim slučajevima ne mogu sjetiti nekoliko sati ili dana prije nego što je došlo do oštećenja. Takvi nalazi upućuju na to da se starija sjećanja ne nalaze u medijalno temporalnom području. Čini se da se u fazi konsolidacije, vjerojatno uz posredovanje medijalno temporalnog područja, uspostavljaju direktne veze među centrima u kori velikog mozga u kojima se nalaze povezane informacije. Zbog toga je moguće da se, u slučaju oštećenja hipokampusa, osobe koje imaju amneziju ipak mogu sjetiti takvih informacija. Možda je zaista moguće da je medijalno temporalno područje neophodno za zadržavanje informacija dok se ne završi proces konsolidacije, a nakon toga se njegova uloga smanjuje ili potpuno gubi. Tome u prilog govore i nalazi istraživanja Stuart Zola-Morgana i Larry Squirea iz 1990. godine u kojem su skupinu majmuna učili razlikovanju stotine parova objekata. Majmuni su 16 tjedana prije nego što im je uklonjen hipokampus naučili 20 parova, a zatim su u 12., 8., 4. i 2. tjednu prije uklanjanja hipokampusa učili preostale parove objekata, u svakom tjednu po 20. Dva tjedna nakon uklanjanja hipokampusa provjerilo se koliko su se majmuni sjećali. Pokazalo se da su se dobro sjećali parova koje su učili 8, 12 i 16 tjedana prije operacije, a postignuće je bilo jednako kao u kontrolnoj skupini. Međutim, nisu se sjećali parova koje su učili četiri i dva tjedna prije operacije. Iz toga se zaključilo da je potrebno nekoliko tjedana da se stvore sjećanja koja će biti neovisna o hipokampusu. Da je potrebno neko vrijeme da se pamćenje konsolidira, pokazuju i primjeri osoba kojima se daje elektrokonvulzivna terapija radi ublažavanja teških depresivnih stanja. U takvim slučajevima javlja se trajna retrogradna amnezija za događaje koji su prethodili elektrošoku. Ono što još ne znamo jest koliko vremena treba za konsolidaciju i o čemu to ovisi. Čini se da u nekim slučajevima ona traje vrlo kratko, dok u drugim, sudeći po nekim primjerima amnezija, izuzetno dugo.

Istraživanja pokazuju da je aktivnost hipokampusa pod utjecajem osobnog značaja događaja, njegove živosti i intenziteta doživljenih emocija. Događaji od

većeg osobnog značaja, čijih se detalja življe sjećamo i koji imaju veću emocionalnu važnost za nas, dovode do veće aktivnosti u tom području mozga. Dio medijalno temporalnog područja koji se također povezuje s emocionalno obojenim sadržajem jesu amigdaloide jezgre. Njihova oštećenja vode do nemogućnosti učenja novih emocionalnih odgovora. Slučajevi obostranog oštećenja amigdala, iako srećom vrlo rijetki kod ljudi, pokazuju da takve osobe imaju poteškoće u učenju reakcija straha. U stanju su reagirati na podražaje koji prirodno izazivaju reakciju straha (bezuovjetne podražaje), ali ne mogu usvajati nove uvjetovane reakcije koje nam procesom klasičnog uvjetovanja mogu omogućiti bolju prilagodbu okolini. Iako nam se čini da strah nije poželjna emocija, važno je podsjetiti se da nas taj osjećaj može sačuvati od potencijalno životno opasnih situacija. Još nije potpuno jasno je li amigdala mjesto gdje se trajno pohranjuje takav tip informacija ili ona samo posreduje u spremanju emocionalnih reakcija u druga područja mozga. Interesantna su istraživanja pamćenja emocionalno obojenih sadržaja kod osoba sa oštećenjem amigdale i bez njege. Uobičajeno se nalazi da zdrave osobe bolje pamte snažno emocionalno obojene dijelove priče u odnosu na neutralne. Međutim, osobe s oštećenjima amigdale ne pokazuju povećanu uzbuđenost tijekom emocionalnih dijelova priče niti pokazuju tendenciju njihova kasnijeg boljeg dosjećanja. Takvi nalazi sugeriraju da bi amigdala mogla imati važnu ulogu u olakšavanju zapamćivanja emocionalno važnih događaja u deklarativnom pamćenju. I, zaista, istraživanje u kojem se korištenjem PET tehnike pratila aktivnost mozga tijekom gledanja snažno emocionalno obojenog filma kod zdrave populacije, pokazalo je da su se osobe koje su tijekom gledanja filma imale veću aktivnost u području amigdale kasnije bolje dosjećale detalja filma u odnosu na osobe s manjom aktivnošću u tom području.

Uloga frontalnog režnja kore velikog mozga

Rezultati dosadašnjih istraživanja ukazuju na važnu ulogu frontalnog režnja mozga u radnom i dugotrajnom pamćenju. Pritom se čini da frontalni dio mozga nije sam po sebi toliko važan za kratkotrajno zadržavanje informacija unutar radnog pamćenja koliko za upravljanje aktivacijom reprezentacija pamćenja pod utjecajem ciljeva i prethodnog iskustva. Tako su ventrolateralna područja prefrontalnog dijela (prednji dio frontalnog režnja) velikog mozga važna za aktivaciju ključnih sadržaja, dok su dorsolateralna područja prefron-

talnog dijela važnija za međusobne odnose sadržaja koji se u tom trenutku obrađuju u radnom pamćenju. Istovremeno, prednji dijelovi prefrontalnog područja uključeni su u odabir pravila prema kojima se određuje koje je sadržaje i odnose primjereno odabrati. Više je istraživanja potvrdilo da zadržavanje sadržaja u radnom pamćenju aktivira ventrolateralno prefrontalno područje, a njegova se oštećenja povezuju s teškoćama u selekciji, usporedbi i procjeni pri izvođenju zadataka radnog pamćenja. Manipulacija sadržajima u radnom pamćenju kod zdravih sudionika aktivira dorsolateralno prefrontalno područje, kao što i oštećenja tog područja dovode do problema u nadgledanju izvođenja zadataka u radnom pamćenju. Ispitivanja fonološke petlje iz ranije spomenutog Baddeleyeva modela radnog pamćenja uz pomoć PET tehnike ukazala su na povećanu aktivaciju dvaju odvojenih područja mozga. Jedno je područje između parijetalnog i temporalnog režnja u lijevoj hemisferi koje se očito može povezati s pamćenjem fonoloških karakteristika sadržaja koji se pamte. Drugo je područje poznato kao Brocino područje koje je uključeno u produkciju govora, ali je očito povezano i sa subvokalnim ponavljanjem. Kad je riječ o istraživanjima vidno-prostornog ekrana, istraživanja su pokazala aktivaciju više različitih područja, ali sva su bila u desnoj hemisferi.

Kad je riječ o ulozi frontalnog režnja u epizodičkom pamćenju, važno je podsjetiti se da pacijenti s oštećenjima frontalnog režnja imaju teškoća u dosjećanju osobnih događaja. Na primjer, ne mogu se prisjetiti od koga su čuli neku informaciju iako se mogu sjetiti same informacije. Istraživanja pokazuju da se kod zdravih osoba aktivira više različitih područja u frontalnom režnju kore velikog mozga pri kodiranju i pronalaženju u epizodičkom pamćenju. Korištenjem PET i fMRI tehnika oslikavanja mozga ustanovljeno je da je pri kodiranju epizodičkih informacija više uključen lijevi nego desni prefrontalni dio kore velikog mozga, i to specifično donji prefrontalni dio. Obrnuto je pri pronalaženju kada se više aktivira desni u odnosu na lijevi prefrontalni dio kore velikog mozga, odnosno njegov prednji prefrontalni dio i dorsolateralno područje u obje hemisfere. Takva je aktivacija uočena ne samo u slučajevima kad dolazi do uspješnog dosjećanja već i onda kada dosjećanje nije uspješno. S druge strane, pronalaženje informacija iz semantičkog pamćenja pretežno se odvija u lijevoj hemisferi. Aktivacija različitih područja kore velikog mozga dijelom se koristi i kao dodatan argument za opravdanost razlikovanja semantičkog od epizodičkog pamćenja, o čemu je već ranije u tekstu bilo govora.

S frontalnim područjima povezuje se i korištenje strategije elaboracije pri zapamćivanju. Tako su neka istraživanja uspoređivala aktivnost mozga tijekom semantičkog, odnosno dubokog procesiranja zadatka i nesemantičkog procesiranja koje zahtijeva pliću obradu. Podsjetit ćemo se da smo se s modelom dubine obrade susreli u uvodnom dijelu ovog poglavlja. Na primjer, procjenjivanje je li riječ apstraktna ili konkretna, zahtijeva semantičku obradu što je svakako dublja obrada od procjenjivanja je li riječ napisana velikim ili malim slovom, kako se to često radi u zadacima koji uključuju nesemantičku obradu. Prilikom kasnijeg ispitivanja pamćenja ustanovilo se, očekivano, da je semantičko procesiranje vodilo boljem dosjećanju. Pritom su snimanja aktivnosti mozga konzistentno pokazivala da je tijekom semantičkog kodiranja bilo aktivnije područje lijevog donjeg prefrontalnog dijela kore velikog mozga u odnosu na nesemantičko kodiranje. Kod takvog tipa kodiranja u epizodičkom se pamćenju dobiva pojačana aktivnost donje dorsalne frontalne vijuge i ventralnog prefrontalnog područja. Aktivacija donjeg frontalnog područja pripisuje se aktivaciji semantičkog koda koji je najčešće prisutan pri formiranju epizodičkog pamćenja riječi.

Istraživanja nadalje ukazuju na mogućnost da frontalni režanj u nekim slučajevima potiskuje aktivnost hipokampusa, odnosno inhibira usvajanje i pronalaženje neželjenih informacija. Anderson i suradnici tražili su od sudionika da neke parove riječi zapamte, a da neke parove riječi koji su im prikazani pokušaju namjerno zaboraviti. Istovremeno snimanje mozga pokazalo je da je hipokampus aktivniji tijekom zapamćivanja nego tijekom zaboravljanja parova riječi. Ono što je bilo iznenađujuće jest da su neki dijelovi prefrontalnog dijela kore velikog mozga bili aktivniji tijekom izvršavanja zadatka zaboravljanja nego tijekom zapamćivanja. Što je aktivnost prefrontalnog dijela bila veća, to je rasla vjerojatnost da će sudionik zaboraviti tu riječ.

Navedeni nalazi sugeriraju da frontalna i medijalno temporalna područja mozga rade zajedno kako bi potaknula kodiranje događaja u pamćenju. Pritom su aktivne ponešto drukčije regije u ovisnosti o tome o kakvim se vrstama informacija radi, verbalnim ili neverbalnim. Verbalne se informacije bolje pamte kada se semantičke i fonološke karakteristike procesiraju putem lijevog prefrontalnog dijela kore velikog mozga. Neverbalne se informacije bolje pamte kada su vidne i prostorne karakteristike doživljaja procesirane preko desnog prefrontalnog dijela kore velikog mozga. Ventrolateralna i dorsolateralna područja prefrontalnog dijela kore velikog mozga mogla bi služiti za usmjeravanje

pažnje i organizaciju navedenih karakteristika u radnom pamćenju, a zatim se te informacije dalje prosljeđuju u obostrana medijalna temporalna područja. Frontalni režanj kore velikog mozga, kao što je već rečeno, smatra se važnim za odabir znakova za dosjećanje koji bi trebali potaknuti pamćenje, kao i za evaluaciju i nadgledanje pri kasnijem pretraživanju.

Interesantna su istraživanja koja daju direktne dokaze o povezanosti aktivacije frontalnog i medijalno temporalnog područja tijekom kodiranja i kasnijeg dosjećanja kodiranog sadržaja. U ranijim istraživanjima obično se varirala priroda zadatka kodiranja kako bi se manipuliralo kasnijom razinom zapamćenosti. Razvoj suvremenih tehnika oslikavanja mozga, kao što je funkcionalna magnetska rezonanca, pružio je mogućnost da sudionici imaju isti zadatak kodiranja tijekom svih faza učenja. Na taj su način istraživači mogli razvrstati pokušaje kodiranja s obzirom na to jesu li se sudionici poslije mogli sjetiti prikazanih riječi ili ne. U jednom primjeru takvog istraživanja sudionici su prilikom prvog prikazivanja riječi trebali odrediti radi li se o apstraktnim ili konkretnim riječima. Dvadeset minuta nakon toga ponovno im je bio prikazan dio istih riječi, ali je među njima bilo i onih kojih u prvom prikazivanju nije bilo. Trebali su prepoznati radi li se o novim riječima (koje nisu bile prikazane) ili starim (koje su bile prikazane). Rezultati su pokazali značajniju aktivaciju lijevog prefrontalnog i lijevog temporalnog područja kad su se sudionici ispravno sjetili riječi u odnosu na situacije u kojima ih se nisu mogli sjetiti. Konkretno, sudionici su se bolje dosjećali onih riječi kod kojih je tijekom njihova kodiranja bila prisutna veća aktivacija prednjeg i ventralnog, kao i stražnjeg i dorsalnog dijela lijeve donje frontalne vijuge, lijevog frontalnog operkuluma, lijevog parahipokampalnog područja i područja fuziformne vijuge. Kako su sudionici procjenjivali i svoju sigurnost u odgovore, ustanovljeno je da je kod sigurnijih odgovora bila veća aktivnost parahipokampalnog i prefrontalnog dijela kore velikog mozga u odnosu na odgovore za čiju su točnost sudionici bili manje sigurni. Takvi rezultati sugeriraju da je za kasnije uspješno dosjećanje verbalnih informacija važno da se tijekom zapamćivanja, odnosno kodiranja tih informacija aktiviraju lijevo frontalno i lijevo parahipokampalno područje mozga.

Slični su rezultati dobiveni u istraživanjima neverbalnog kodiranja. Sudionici su procjenjivali pripadaju li neke slike unutarnjem ili vanjskom prostoru. Nakon 30 minuta od sudionika se u testu prepoznavanja tražilo da odrede jesu li prikazane slike stare ili nove. Također se tražilo da procijene sjećaju li se slika

zaista ili im se one samo čine poznate. Pronađeno je da je aktivnost hipokampalnog područja u obje hemisfere kao i u stražnjem dijelu desne donje frontalne vijuge prediktivna za kasnije dosjećanje ili zaboravljanje. Aktivnost je bila veća za slike kojih su se sjećali u odnosu na one koje su im samo bile poznate ili za one koje su u potpunosti zaboravili.

Posljednjih godina raste broj istraživanja koja se bave ispitivanjem aktivacije pojedinih dijelova mozga pri prisjećanju prošlosti i zamišljanju budućnosti. Čini se da se pri prisjećanju prošlosti i zamišljanju budućnosti aktiviraju gotovo ista područja u mozgu. Najčešće se radi o medijalnom prefrontalnom dijelu, medijalnom parijetalnom dijelu kore velikog mozga uključujući retrosplenijalni i prekunealni korteks i medijalno temporalnom području zajedno s hipokampusom. Szpunar, Watson i McDermott tražili su od sudionika da se sjetite nekog specifičnog događaja iz prošlosti, zamisle neki specifičan događaj u budućnosti ili da zamisle specifičan događaj koji uključuje jednu poznatu ličnost. Našli su preklapanje u aktivnostima frontopolarnog područja i medijalno temporalnog područja u obje hemisfere za prošla sjećanja i zamišljanje budućnosti. To sugerira da postoji ista neuronska osnova za konstrukciju događaja u prošlosti i zamišljanje u budućnosti. U prilog tome govore i nalazi pacijenata s amnezijom koji se nisu u stanju prisjetiti osobnih događaja iz prošlosti ili nisu u stanju zamisliti vlastitu budućnost iako se mogu sjetiti i zamišljati budućnost kad se ne radi o osobnim informacijama. Na primjer pacijent D. B. imao je oštećenje dijela mozga koje je nastalo zbog nedostatka kisika tijekom zastoja rada srca. Kao što je to čest slučaj kod amnezija, kod njega su se pojavile teškoće s epizodičkim pamćenjem uz očuvano semantičko pamćenje. On se nije bio u stanju prisjetiti ničega iz vlastite prošlosti niti zamišljati svoju budućnost iako je bio u stanju iznositi općenite činjenice o prošlosti ili predviđati što će se općenito dogoditi u budućnosti. Ipak postoje i neka područja koja su aktivnija pri zamišljanju budućih situacija u odnosu na prošle. To su premotorički dio mozga u obje hemisfere i lijevi prekunealni korteks. Pretpostavlja se da je to zbog toga što se kod budućih događaja radi o nečem novom i/ili nečem što zahtjeva dodatnu obradu detalja kako bi događaj bio smislen. Prema tome čini se da bi hipokampus mogao imati ključnu ulogu i za rekombiniranje detalja iz prethodnih iskustava kako bi stvorili/zamislili koherentnu novu konstrukciju za budućnost.

Zanimljivo je spomenuti da je, kao kod prisjećanja prošlosti i zamišljanja budućnosti, uočena aktivacija sličnih područja mozga prilikom točnog i lažnog

sjećanja. Naime, epizodičko pamćenje smatra se više konstruktivističkim nego reprodukcijским procesom i stoga je sklono raznim iskrivljenjima. To znači da se upamćenost nekog događaja može znatno razlikovati od objektivnog događaja. Kažemo da se radi o tzv. „lažnom sjećanju“ kad se praznine u sjećanju na neki događaj popune izmišljenim podacima. U tom slučaju ne radi se o namjernom laganju, već je osoba zaista uvjerena da se nešto dogodilo upravo onako kako se ona toga sjeća. U istraživanjima lažnog pamćenja često se koristi DRM paradigma (Deese-Roediger-McDermott paradigma) pri čemu se sudionicima prezentira popis riječi od kojih su sve povezane jednom ciljnom riječju, ali koja sama nije prezentirana. U kasnijem testu prepoznavanja sudionici trebaju prepoznati radi li se o riječi koja je ranije bila prikazana ili nije. Rezultati istraživanja pokazuju sklonost određenog broja sudionika k prepoznavanju ciljne riječi iako ona u ispitivanju nije bila prikazana. Snimanje mozga pri izvođenju takvih zadataka pokazuje da su aktivirana slična područja medijalno temporalnog režnja tijekom pravog i lažnog sjećanja. U jednoj od varijanti takvog tipa istraživanja od sudionika se tražilo da prepoznaju jesu li određeni likovi bili prikazani, jesu li samo bili slični ili su bili potpuno drukčiji od onih prezentiranih u prvoj fazi ispitivanja. Ono što su dobili jest slična razina aktivnosti u medijalno temporalnom području/hipokampusu, nekim područjima prefrontalnog dijela kore velikog mozga, medijalnom i donjem dijelu parijetalnog režnja i ventralno temporalno okcipitalnom režnju tijekom točnih i netočnih odgovora. Ti nalazi ukazuju na iste neuronske procese točnog i lažnog prepoznavanja. Ipak, nalazi istraživanja pokazuju da se točno i lažno sjećanje može razlikovati prema aktivnosti u nekim područjima mozga. Naime, točni doživljaji imaju više senzornih i perceptivnih detalja. Tako snimanja mozga prilikom točnog dosjećanja pokazuju veću aktivaciju u vidnom području u odnosu na lažna sjećanja.

Uloga drugih područja mozga u pamćenju

Određenu ulogu za epizodičko i semantičko pamćenje imaju i neki drugi dijelovi mozga. **Diencefalon** uključuje strukture kao što su mamilarna tjelešca i mediodorsalna jezgra talamusa, a **bazalni prednji mozak** je grupa struktura na bazi prednjeg mozga (vidjeti Sliku 6.1.). Njihova oštećenja kao i oštećenje forniksa kojim su oni povezani s hipokampusom, rezultira anterogradnom amnezijom. Jedna od pretpostavki govori o tome da je diencefalon na neki način

odgovoran za povezanost frontalnog dijela kore velikog mozga i hipokampusu tijekom usvajanja i konsolidacije pamćenja te da njegovo oštećenje dovodi do amnezije. Često se spominje važnost mamilarnih tjelešaca i prednjih talamičkih jezgara, ali neki slučajevi amnezije ukazuju i na ulogu retrosplenijalnog dijela kore velikog mozga unutar cingularnog područja, laterodorsalne talamičke jezgre i jezgara u bazalnom prednjem mozgu. Talamičke jezgre i retrosplenijalno područje zajedno s hipokampusom imaju određenu ulogu u prostornom procesiranju. Također, lezije mamilarnih tjelešaca onemogućavaju iste prostorne zadatke koji su osjetljivi i na oštećenja hipokampusu, a potvrđeno je da su mamilarna tjelešca neophodna za normalno dosjećanje epizodičkih informacija. Forniks je važan za epizodičko pamćenje u zdravoj populaciji. Njegovo oštećenje dovodi do odvajanja hipokampusu od medijalnog diencefalona i prednjeg bazalnog mozga, što se povezuje s ranije spomenutom amnezijom. Kad se u okolini događa nešto što je potrebno zapamtiti, pretpostavlja se da bazalni prednji mozak daje signal hipokampusu da obrati pažnju na to što je potrebno procesirati. Zbog toga oštećenja bazalnog prednjeg mozga, unatoč neoštećenom hipokampusu, vode amneziji. Naime, hipokampus bez njegovih uputa ne može efikasno funkcionirati, odnosno odrediti kad treba spremirati nove informacije.

I za kraj, moramo ipak barem kratko spomenuti dva dijela središnjeg žičanog sustava koji se često povezuju s nedeklarativnim pamćenjem. Kratko, ne zato što se o tome ne bi imalo što reći, nego upravo suprotno, spoznaje iz tog područja prelaze obim ovog rada. Riječ je o malom mozgu koji, osim što ima važnu ulogu u koordinaciji pokreta, sudjeluje u pamćenju vještina. Drugi su dio bazalni gangliji koji su važni za planiranje i izvođenje pokreta te imaju nezaobilaznu ulogu u učenju vještina, ne samo motoričkih nego i kognitivnih.

Zaključno možemo reći da je biološka osnova pamćenja vrlo složena. Iako su tehnike oslikavanja mozga značajno pridonijele boljem razumijevanju procesa pamćenja i donijele nove spoznaje o uključenosti pojedinih dijelova mozga koji se nalaze u osnovi tih procesa, očito je put do konačnih odgovora još prilično dug. Ipak, očekujemo da će rezultati budućih istraživanja dovesti do boljeg razumijevanja načina na koje možemo potaknuti aktivaciju određenih područja kore velikog mozga kako bi se osiguralo uspješnije kodiranje i dosjećanje informacija.

Zaključci

1. Pamćenje je mogućnost usvajanja, zadržavanja i korištenja informacija. Spoznaja o važnosti pamćenja u svakodnevnom funkcioniranju još je davno potaknula interes istraživača za njegovo proučavanje. O mozgovnim područjima uključenim u procese pamćenja doznajemo i iz većeg broja studija slučajeva s različitim amnezijama koje su nastale uslijed oštećenja mozga. Retrogradna amnezija odnosi se na nemogućnost prisjećanja događaja iz prošlosti, dok se pod anterogradnom amnezijom podrazumjeva nemogućnost stvaranja novog dugotrajnog pamćenja. U literaturi je najpoznatiji pacijent H. M. s anterogradnom amnezijom kojem su operativnim putem uklonjeni dijelovi medijalno temporalnog režnja.
2. Dugoročno pamćenje dijeli se na deklarativno i nedeklarativno pamćenje. Deklarativno ili eksplicitno pamćenje odnosi se na pamćenje različitih činjenica i događaja o kojima se može svjesno izvijestiti. Nedeklarativno ili implicitno pamćenje jest pamćenje o tome kako nešto učiniti i izvesti. Deklarativno pamćenje dijeli se na epizodičko i semantičko pamćenje. Epizodičko pamćenje odnosi se na pamćenje događaja i njihovih vremenskih i prostornih odnosa. Semantičko pamćenje uključuje sve vrste općeg znanja, bilo da je riječ o riječima bilo konceptima, činjenicama ili vjerovanjima.
3. Model triju skladišta pamćenja autora Atkinsona i Shiffrina jedan je od najpoznatijih modela pamćenja koji razlikuje senzorno, kratkoročno i dugoročno pamćenje. Model radnog pamćenja autora Baddeleya i Hitcha pretpostavlja jedan glavni kontrolni sustav i više pomoćnih podsustava. Jedan od njih je fonološka petlja koja je odgovorna za zadržavanje informacija koje se primaju verbalnim putem. Drugi je pomoćni sustav radnog pamćenja prema tom modelu vidno-prostorni ekran, važan za orijentaciju u prostoru. Glavni kontrolni sustav autori nazivaju središnjim izvršiteljem, a odgovoran je za kontrolu pažnje u radnom pamćenju. U revidiranom modelu Baddley je dodao još jedan dio, epizodni ekran, pod kojim se podrazumijeva sustav ograničenog kapaciteta koji služi za integraciju i kratkoročnu pohranu informacija iz pomoćnih sustava i dugoročnog pamćenja, a oslanja se na kapacitet središnjeg izvršitelja. Treći opisani model dubine obrade autora Craika i Lockharta pretpostavlja da vjerojatnost zadržavanja informacije ovisi o tome do koje je dubine obrađena pri kodiranju. Dublja

- razina obrade povezana je s većom vjerojatnošću dosjećanja.
4. Dijelovi mozga koji sudjeluju u deklarativnom pamćenju su medijalno temporalna područja, frontalni režanj te područja diencephalona i bazalnog prednjeg mozga. Od dijelova medijalno temporalnog režnja najviše je proučavana uloga hipokampusa koji sudjeluje u spacijalnom pamćenju, konsolidaciji i stvaranju novog pamćenja te povezivanju pojedinačnih dijelova informacije u jednu smislenu reprezentaciju. Zajedno s hipokampusom entorinalni korteks sudjeluje u spacijalnom pamćenju i učenju te procesiranju kontekstualnih informacija. Amigdaloidne jezgre sudjeluju u pamćenju emocionalnih aspekata događaja. Frontalni režanj ostvaruje važnu ulogu u radnom i dugotrajnom pamćenju. Taj dio kore velikog mozga upravlja aktivacijom i inhibicijom reprezentacija pamćenja pod utjecajem ciljeva i prethodnog iskustva. Oštećenja dijelova diencephalona, koja uključuju mamilarna tjelešaca i mediodorsalnu jezgru talamusa te oštećenja bazalnog prednjeg mozga, dovode do anterogradne amnezije, što potvrđuje ulogu tih dijelova mozga u deklarativnom pamćenju.
 5. Mamilarna tjelešca i mediodorsalna jezgra talamusa smatraju se ključnim za povezanost frontalnog režnja i hipokampusa tijekom usvajanja i konsolidacije pamćenja. Smatra se da bazalni prednji mozak „signalizira“ hipokampusu da obrati pažnju na informacije iz okoline koje je potrebno procesirati.

Testirajte se

1. Koje su sličnosti, a koje razlike između prikazanih modela pamćenja? Isključuju li se ti modeli međusobno ili se nadopunjavaju? Obrazložite svoj odgovor.
2. Razmislite o onome što ste pročitali o funkcionalnoj magnetskoj rezonanciji (fMRI) i rezultatima istraživanja o biološkoj osnovi pamćenja koji su dobiveni korištenjem te tehnike. Kako biste opisali prednosti, a kako nedostatke te tehnike u odnosu na neke druge tehnike koje se koriste u takvim istraživanjima?
3. Navedite neke od poteškoća s pamćenjem koje imaju osobe s amnezijom. Opišite dva primjera iz stvarnog života. Što vam se čini da su im bile najveće prepreke za funkcioniranje u svakodnevnom životu?

4. Aktivira li pamćenje verbalnih i neverbalnih sadržaja ista područja mozga? Što pokazuju istraživanja o tome koja su područja mozga aktivna pri izvršavanju zadataka semantičkog u odnosu na zadatke epizodičkog pamćenja? Aktiviraju li se ista ili različita područja pri kodiranju i pri pronalaznju informacija? Možete li izvesti neki zajednički zaključak na temelju svojih odgovora na ova pitanja i kako bi on glasio?
5. Pohranjuju li se informacije koje pamtimo na jednom mjestu u mozgu? Kakva je uloga hipokampusa i frontalnog režnja u tome? Objasnite svoj odgovor i potkrijepite ga argumentima.
6. Da vas netko upita može li se korištenjem tehnika oslikavanja mozga prepoznati govori li netko istinu, što biste mu odgovorili? Pojasnite svoj odgovor.

Preporučena dodatna literatura

- BADDELEY, A., EYSENCK, M. W. i ANDERSON, M. C. (2010). *Memory*. New York: Psychology Press.
- BYRNE, J. H. (Ed.). (2009). *Concise learning and memory: the editor's selection*. London: Elsevier.
- GLUCK, M. A., MERCADO, E. i MYERS, C. E. (2008). *Learning and memory. From brain to behavior*. New York: Worth Publishers.
- LIEBERMAN, D. A. (2012). *Human learning and memory*. Cambridge: University Press.
- ZAREVSKI, P. (2007). *Psihologija pamćenja i učenja*. Jastrebarsko: Naklada Slap.

Važni pojmovi

Amigdala → Skupina jezgara koje čine glavni dio limbičkog sustava. Ima važnu ulogu u regulaciji emocionalnih i motivacijskih stanja, posebice u prepoznavanju, kondicioniranju i izražavanju emocije straha. Kada je riječ o pamćenju, njezina je ključna uloga u pamćenju emocionalnih aspekata događaja.

Anterogradna amnezija → Vrsta amnezije pri kojoj je onemogućeno stvaranje novog dugotrajnog pamćenja.

Bazalni prednji mozak → Dijelovi velikog mozga locirani na bazi prednjeg

mozga. Kada je riječ o pamćenju, smatra se da daju signal hipokampusu da obrati pažnju na informacije iz okoline koje je potrebno procesirati.

Frontalni režanj mozga → Režanj kore velikog mozga koji, kada je riječ o pamćenju, upravlja aktivacijom i inhibicijom reprezentacija pamćenja pod utjecajem ciljeva i prethodnog iskustva. O drugim funkcijama frontalnog režnja vidjeti važne pojmove prvog poglavlja.

Deklarativno pamćenje → Vrsta dugoročnog pamćenja koja uključuje pamćenje različitih činjenica i događaja o kojima možemo svjesno izvijestiti.

Diencefalon → Dio velikog mozga koji uključuje strukture kao što su mamilarna tjelešca i mediodorsalna jezgra talamusa koje se smatraju odgovornim za povezanost frontalnog režnja mozga i hipokampusu tijekom usvajanja i konsolidacije pamćenja.

Entorinalni dio mozga → Dio velikog mozga koji zajedno s hipokampusom sudjeluje u specijalnom učenju i pamćenju te procesiranju kontekstualnih informacija.

Epizodičko pamćenje → Vrsta nedeklarativnog pamćenja koja se odnosi na pamćenje događaja i njihovih vremenskih i prostornih odnosa.

Hipokampus → Dio velikog mozga koji pripada limbičkom sustavu, a nalazi se u medijalno temporalnom području mozga. Važan je za stvaranje novog pamćenja i integraciju pojedinačnih dijelova informacije u jednu smislenu reprezentaciju.

Kodiranje → Proces kojim se informacije iz okoline preoblikuju na način da čine smislenu cjelinu za onog tko informaciju pohranjuje.

Medijalno temporalno područje → Dio velikog mozga koji se nalazi u središnjem dijelu temporalnog režnja, a uključuje hipokampus, amigdalnu, entorinalni, periorinalni i parahipokampalni dio mozga. Cjelokupno područje ima važnu ulogu u pamćenju.

Nedeklarativno pamćenje → Vrsta dugotrajnog pamćenja koja se odnosi na informacije o tome kako nešto učiniti.

Pamćenje → Mogućnost usvajanja, zadržavanja i korištenja informacija.

Retrogradna amnezija → Vrsta amnezije koja se odnosi na nemogućnost dosjećanja događaja prije oštećenja mozga.

Semantičko pamćenje → Vrsta nedeklarativnog pamćenja koja uključuje sve vrste općeg znanja, bilo da je riječ o riječima bilo o konceptima, činjenicama ili vjerovanjima.

LITERATURA

- ADDIS, D. R., & SCHACTER, D. L. (2008). Constructive episodic simulation: temporal distance and detail of past and future events modulate hippocampal engagement. *Hippocampus*, *18*, 227-237.
- ADDIS, D. R., CHENG, T., ROBERTS, R. P., & SCHACTER, D. L. (2011). Hippocampal contributions to the episodic simulation of specific and general future events. *Hippocampus*, *21*, 1045-1052.
- ADDIS D. R., MOSCOVITCH, M., CRAWLEY, A. P. i McANDREWS, M. P. (2004). Recollective qualities modulate hippocampal activation during autobiographical memory retrieval. *Hippocampus*, *14*(6), 752-762.
- AGGLETON, J. P. (2014). Looking beyond the hippocampus: old and new neurological targets for understanding memory disorders. *Proceedings of the Royal Society B*, *281*(1786), 1-9.
- ANDERSON, M. C., OCHSNER, K. N., COOPER, J. ROBERTSON, E., GABRIELI, S. W., GLOVER, G. H., & GABRIELI, J. D. (2004). Neural systems underlying the suppression of unwanted memories. *Science*, *303*, 232-235.
- ATKINSON, R. C., & SHIFFRIN, R. M. (1968). Human memory: A proposed system and its control processes. In K. W. Spence, & J. T. Spence (Eds.), *The psychology of learning and motivation: Advances in research and theory*, *2*, (pp. 89- 195). New York: Academic Press.
- BADDELEY, A. (2010). Episodic memory: Organizing and remembering. In A. Baddeley, M. W. Eysenck, & M. C. Anderson (Eds.), *Memory* (pp. 93-112). New York: Psychology Press.
- BACKUS, A. R., BOSCH, S. E., EKMAN, M., GRABOVETSKY, A. V., & DOELLER, C.F. (2016). Mnemonic convergence in the human hippocampus. *Nature Communications*, *7*, 1-9.
- BONTEMPI, B., LAURENT-DEMIR, C., DESTRADE, C., & JAFFARD, R. (1999). Time dependent reorganization of brain circuitry underlying long-term memory storage. *Nature*, *400*, 671 -674.
- BREWER, J. B., ZHAO, Z., DESMOND, J. E., GLOVER, G. H., & GABRIELI, J. D. E. (1998). Making memories: brain activity that predicts how well visual experience will be remembered. *Science*, *281*, 1185-1187.

- BUCKNER, R., & WHEELER M.E. (2001). The cognitive neuroscience of remembering. *Nature Reviews Neuroscience*, 2, 624-634.
- BUCKNER, R. L., LOGAN, J., DONALDSON, D. I., & WHEELER, M. E. (2000). Cognitive neuroscience of episodic memory encoding. *Acta Psychologica*, 105, 127-139.
- BUCKNER, R. L., KOUTSTAAL, W., SCHACTER, D. L., DALE, A. M., ROTTE, M., & ROSEN, B. R. (1998). Functional anatomic study of episodic memory retrieval. II. Selective averaging of event-related fMRI trials to test the retrieval success hypothesis. *Neuroimage*, 7, 163-175.
- BURWELL, R. D., & AGSTER, K. L. (2009). Anatomy of the hippocampus and the declarative memory system. In J. H. Byrne (Ed.), *Concise learning and memory: the editor's selection* (pp. 189-208). London: Elsevier.
- CABEZA, R., RAO, S. M., WAGNER, A. D., MAYER, A. R. i SCHACTER, D. L. (2001). Can medial temporal lobe regions distinguish true from false? An event-related functional MRI study of veridical and illusory recognition memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98, 4805-4810.
- CLAYTON, N. S., & DICKINSON, A. (1999). Scrub jays (*Aphelocoma coerulescens*) remember the relative time of caching as well as the location and content of their caches. *Journal of Comparative Psychology*, 113, 403-416.
- DOBBINS, I. G., FOLEY, H., SCHACTER, D. L., & WAGNER, A. D. (2002). Executive control during episodic retrieval: multiple prefrontal processes subserved source memory. *Neuron*, 35(5), 989-996.
- DUDAI, Y. (2004). The neurobiology of consolidations, or, how stable is the engram? *Annual Review of Psychology*, 55, 51-86.
- EICHENBAUM, H. (2012). What H. M. taught us. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 25, 1, 14-21.
- FLETCHER, P. C., & HENSON, R. N. A. (2001). Frontal lobes and human memory. Insights from functional neuroimaging. *Brain*, 124, 849-881.
- GLUCK, M. A., MERCADO, E. i MYERS, C. E. (2008). *Learning and memory. From brain to behavior*. New York: Worth Publishers.
- LIEBERMAN, D. A. (2012). *Human learning and memory*. Cambridge: University press.
- LIPTON, P. A., & EICHENBAUM, H. (2008). Complementary roles of

- hippocampus and medial entorhinal cortex in episodic memory. *Neural Plasticity*, 2008, 1-8.
- PILLY, P. K., & GROSSBERG, S. (2012). How do spatial learning and memory occur in the brain? Coordinated learning of entorhinal grid cells and hippocampal place cells. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 24(5), 1031-1054.
- RAJAH, M. N., & D'ESPOSITO, M. (2005). Region-specific changes in prefrontal function with age: a review of PET and fMRI studies on working and episodic memory. *Brain*, 128, 1964-1983.
- RANGANATH, C., & BLUMENFELD, R. S. (2009). Prefrontal cortex and memory. U J. H. Byrne (Ed.), *Concise learning and memory: the editor's selection* (str. 169-188). London: Elsevier.
- RUGG, M. D. i WILDING, E. L. (2000). Retrieval processing and episodic memory. *Trends in Cognitive Science*, 4, 108-115.
- SCHACTER, D. L., & ADDIS, D. R. (2007). The cognitive neuroscience of constructive memory: remembering the past and imagining the future. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 362, 773-786.
- SCHACTER, D. L., HARBLUCK, J. L., & McLACHLAN, D. R. (1984). Retrieval without recollection: an experimental analysis of source amnesia. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, 23, 593-611.
- SCHACTER, D. L., ALPERT, N. M., SAVAGE, C. R., & RAUCH, S.L. (1996). Conscious recollection and the human hippocampal formation: evidence from positron emission tomography. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93, 321-325.
- SLOTNICK, S. D., & SCHACTER, D. L. (2004). The nature of memory related activity in early visual areas. *Neuropsychologia*, 44, 2874-2886.
- SMITH, E., NOLEN-HOEKSEMA, S., FREDRICKSON, B. L., LOFTUS, G. R., BEM, D. J., & MAREN, S. (2007). *Atkinson/ Hilgard Uvod u psihologiju*. Jastrebarsko: Naklada Slap.
- STERNBERG, R. J. (2005). *Kognitivna psihologija*. Jastrebarsko: Naklada Slap.
- STERNBERG, S. (1966). High-speed memory scanning in human memory. *Science*, 153, 652-654.
- SQUIRE, L. R. (1992). Declarative and nondeclarative memory: multiple brain systems supporting learning and memory. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 4(3), 232-243.

- SZPUNAR, K. K., WATSON, J. M., & McDERMOTT, K.B. (2007). Neural substrates of envisioning the future. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 642-647.
- SZPUNAR, K. K., & McDERMOTT, K. B. (2009). Episodic memory: an evolving concept. In J. H. Byrne (Ed.), *Concise learning and memory: the editor's selection* (pp. 129-148). London: Elsevier.
- ŠIMIĆ, G. (2006) Neuroanatomija ponašanja. In D. Kocijan Hercigonja (Ed.), *Biološke osnove i terapija ponašanja* (pp. 5-44). Zagreb: Školska knjiga.
- TULVING E. (1972). Episodic and semantic memory. In E. Tulving, & W. Donaldson (Eds.), *Organization of Memory* (pp. 381-403). New York: Academic Press.
- TULVING E. (2002). Episodic memory: from mind to brain. *Annual Review of Psychology*, 53, 1-25.
- WAGNER, A.D. (2002). Cognitive control and episodic memory. In L. R. Squire, & D. L. Schacter (Eds.), *Neuropsychology of memory* (pp. 174-192). New York: Guilford Press.
- WAGNER, A. D., KAUTSTAAL, W. i SCHACTER, D. L. (1999). When encoding yields remembering: insights from event-related neuroimaging. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 354(1387), 1307-1324.
- WAGNER, A. D., DESMOND, J. E., GLOVER, G., & GABRIELI, J. D. E. (1998). Prefrontal cortex and recognition memory: fMRI evidence for context-dependent retrieval processes. *Brain*, 121, 1985-2002.
- WAGNER, A. D., POLDRACK, R. A., ELDRIDGE, L. L., DESMOND, J. E., GLOVER, G., & GABRIELI, J. D. E. (1998). Material-specific lateralization of prefrontal activation during episodic encoding and retrieval. *Neuroreport*, 9, 3711-3717.
- WILSON, B. A., BADDELEY, A. D. i KAPUR, N. (1995). Dense amnesia in a professional musician following Herpes simplex virus encephalitis. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, 17, 668-681.
- YANCEY, S. W. i PHELPS, E. A. (2001). Functional Neuroimaging and episodic memory: A erspective. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, 23, 1, 32-48.
- YEE, E., CHRYSIKOU, E. G. i THOMPSON-SCHILL, S. L. (2013). Semantic memory. In K. N. Ochsner, & S. Kosslyn (Eds.), *The Oxford Handbook of Cognitive Neuroscience* 1 (pp. 353-374). New York: Oxford

University Press.

ZAREVSKI, P. (2007). *Psihologija pamćenja i učenja*. Jastrebarsko: Naklada Slap.

ZOLA-MORGAN S. M. i SQUIRE, L. R. (1990). The primate hippocampal formation: Evidence for a time-limited role in memory storage. *Science*, 250, 288-290.