

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Bakalářský

Studijní obor: biologie



Martina Píšová

Animální modely episodické a autobiografické paměti

Animal models episodic and autobiographical memory

Bakalářská práce

Školitelka: PhDr. RNDr. Tereza Nekovářová, Ph.D.

Praha, 2017

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, dne 11. 5. 2017

podpis

Poděkování

Děkuji paní školitelce, RNDr. PhDr. Tereze Nekovářové, Ph.D., za vstřícný a obětavý přístup, bezmeznou trpělivost, laskavost a pochopení.

Abstrakt

Lidská mysl disponuje speciálním druhem paměti (tzv. episodická a autobiografická paměť), díky kterému si pamatujeme události z našeho života a situace nám blízké. Jde o typ dlouhodobé paměti, na kterém se podílejí především struktury hipokampu a neokortexu. V živočišné říši se uvažuje o podobném typu deklarativní paměti a pro jeho zkoumání jsou vyvíjeny nejrůznější metody testování. Cílem této práce je představit zásadní lidská pojetí episodické a autobiografické paměti spolu s jejich vzájemným vztahem, a porovnat je s animálními testy těchto typů paměti, také zhodnotit, co dané animální modely testují.

Klíčová slova: Episodická paměť, Autobiografická paměť, Hippokampus, Anticipace, Self, Animální modely

Abstract

The human mind includes a special type of memory (autobiographical memory and episodic memory), thanks to which we are able to remember events from our lives or familiar situations. This type of memory is a part of our long-term declarative memory, which the structures of the hippocampus and neocortex participate mainly on. It is suggested that a similar type of declarative-like type of memory exists, also in the animal world and variants methods of testing are developed for better investigation. The aim of this bachelor thesis is to introduce crucial human concepts and their relation, compare these types of memory with animal testing of episodic and autobiographical memory and to assess what aspects are tested.

Key words: Episodic memory, Autobiographical memory, Hippocampus, Anticipation, Self, Animal models

Úvod.....	1
Dlouhodobá paměť.....	2
Episodická vs. sémantická paměť.....	3
Kazuistiky.....	4
1. Různé koncepty episodické a autobiografické paměti u lidí.....	5
1.1. Episodická paměť.....	5
1.2. Autobiografická paměť.....	9
1.3. Neurobiologie episodické a autobiografické paměti.....	11
1.4. Ontogeneze episodické a autobiografické paměti.....	15
2. Část: Základní modely „episodické paměti“ a metody testování.....	19
2.1. Animální modely episodické paměti.....	19
2.2. Episodic-like memory.....	20
2.3. Opakování vlastní akce.....	22
2.4. Anticipace (mentální cestování do budoucnosti).....	24
2.5. Radiální bludiště (jako model).....	27
2.6. Testování u dětí a dospělých.....	29
3. Část: Porovnání animálních modelů s teoretickými koncepty z 1. kapitoly.....	31
Diskuze.....	32
Závěr.....	37
Literatura.....	38

Úvod

Deklarativní paměť jako funkce lidské psychiky je nesmírně komplexní. Z pohledu uchování informace po určitou dobu dělíme paměť na (Baddeley, 1999):

- Senzorickou (sekundy a méně) – jde o vzpomínky utvářené podle smyslu, kterým jsou vnímány (př. ikonická, echoická atd.), kapacita senzorické paměti je 10 položek, ale než je stihneme všechny vyslovit, zapomeneme položky poslední (Sperling, 1960).
- Krátkodobou (minuty) – zde jsou uchovávány jakékoli vzpomínky, ale kapacita je menší 7 +/- 2 položky. Někdy je zaměňována s termínem pracovní paměť (Miller, 1956).
- Dlouhodobou (hodiny, dny) – je kapacitou principiálně neomezena a dělí se na explicitní/deklarativní a implicitní/procedurální (Schacter 1996, Baddeley, 1999), obr. 1.

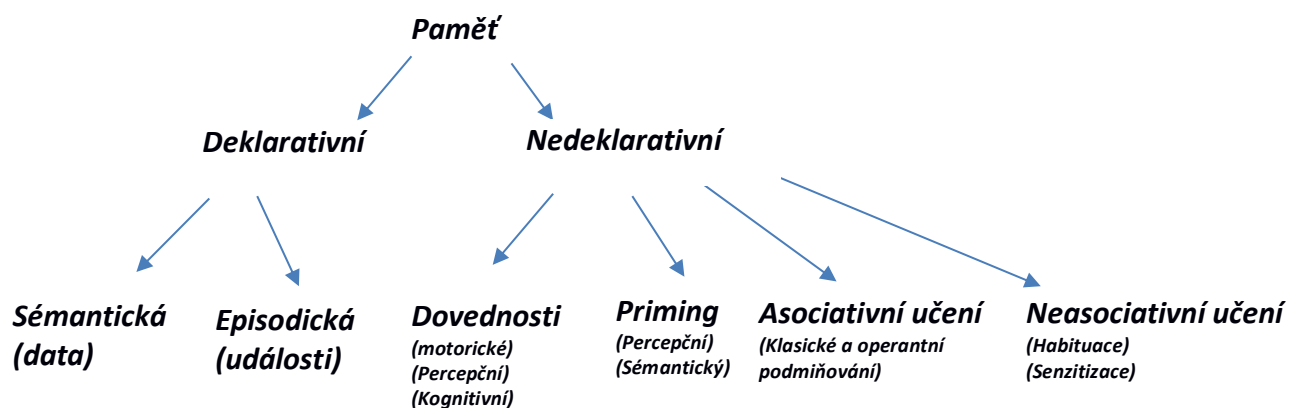
Dlouhodobá paměť disponuje třemi základními mechanismy, podle kterých se odlišují další její podtypy (Nolen-Hoeksema, 2012):

- Kódování – informace ze smyslů je převedena do určitého kódu (symboly, jazyk, mentální reprezentace), podle kterého bude informace uchována a vybavena, jde o tvorbu paměťové stopy.
- Uchování – je aktivní proces. Uložení informace probíhá pomocí aktivace určitých neurálních struktur. Informace jsou uchovávány na základě vzájemných souvislostí a tvoří dohromady asociační síť.
- Vybavování – dochází k aktivaci paměťových stop v síti a probíhá dvěma různými způsoby (free recall – volné vybavení za pomoci vodítek x recognition – přímé rozpoznání).
- Konsolidace – jde o upevnění informací po jejich bezprostředním naučení (synaptická konsolidace – těsně po naučení v rozmezí minut až hodin x systémová konsolidace – v rozmezí hodin až dnů) (Dudai, 2004).
- Rekonsolidace – jedná se o znovuospořádávání a pozměnění vzpomínek při opětovném vybavení a znovuložení (nestabilní stav vzpomínky) (Nadel, 2000).

V dlouhodobé implicitní paměti jsou informace ukládány, uchovávány a vybavovány primárně bez volní kontroly na rozdíl od paměti explicitní, kde máme oba mechanismy pod vědomou kontrolou a díky tomu si pamatujeme buď data a údaje

(sémantická paměť) nebo celé události (episodická paměť). Někdy se také vyčleňuje autobiografická paměť. Vztah autobiografické paměti k sémantické a episodické paměti není dosud jednoznačně definován.

Právě shrnutí různých pojetí episodické a autobiografické paměti spolu se vztahem mezi nimi, bude cílem první části bakalářské práce. V druhé části práce jsou uvedeny hlavní témata a základní metody testování episodické paměti, respektive paměti episodického typu u zvířat a příklady jejich testování na animálních modelech. Na závěr srovnávám tyto koncepty s teoretickými pojetími episodické a autobiografické paměti u lidí.



Obr. 1 Schéma jednotlivých typů paměti, převzato a upraveno podle (Newcombe, 2007)

Dlouhodobá paměť

Dlouhodobá paměť se dělí na dvě podskupiny: Explicitní a Implicitní. Někdy také uváděny jako deklarativní a nedeklarativní. Rozdílné názvosloví vychází ze dvou odlišných přístupů. V prvním případě jde o rozdělení podle vědomé kontroly při zapamatování a následném vybavování. Ve druhém případě se deklarativní paměť podílí na ukládání dat a údajů oproti paměti procedurální, která uchovává získané a naučené schopnosti (např. plavání, jízda na kole atd.). Rozdíl mezi oběma přístupy (deklarativní/explicitní a procedurální/implicitní) byl potvrzen i na základě zkoumání amnestických pacientů a jejich schopnosti se naučit novým motorickým dovednostem i bez přítomnosti vědomého vybavování.

Podle hypotézy jednotného paměťového ukládání může být toto členění výsledkem rozdílu mezi slabší a silnější paměťovou stopou (McBride a Doshier, 1997). Tzn. že čím dále v minulosti se událost odehrála, tím slabší by měla být její stopa při

vybavování. Toto zcela neplatí, jestliže vezmeme v úvahu další faktory, jako např. emoční kontext situace nebo stresové okolnosti působící na zapamatování, které mohou vzdálenější vzpomínku z minulosti zvýraznit a vytvořit dojem silnější paměťové stopy při vybavování nebo ji naopak mohou potlačit a vytvořit tak „slabší paměťovou stopu.

Deklarativní část je tradičně dělena na paměť 1) sémantickou, zaměřenou především na uchování jasně daných dat, faktů, pojmů a 2) paměť episodickou, zachycující kontinuální děj, charakteristickou povědomím o situaci (zjednodušeně vyjádřeno parametry – co, kde, kdy), jejím kontextem. Autobiografická paměť může být chápána jako:

- a) třetí typ deklarativní paměti vedle sémantické a episodické,
- b) podskupina episodické paměti,
- c) typ paměti obsahující části obou složek deklarativní větve (jak sémantické, tak i episodické).

Odlíšná pojetí se liší podle autorů, kteří se ve svých člancích opírají o různou hloubku vědomí (Tulving), o časový rozsah obou typů paměti (Conway) nebo podle osobního a neosobního vztahu k subjektu (Newcombe, Conway). Shrnutí těchto hledisek bude cílem následujících kapitol.

Episodická vs. sémantická paměť

Sémantická paměť tvoří nedílnou součást lidské verbální komunikace, jelikož jsou zde uchovány organizované verbální vědomosti a významy verbálních symbolů, dat a faktů. Jde v podstatě o mentální slovník, který na rozdíl od episodické paměti nepodléhá tak značné interferenci nebo ztrátě obsahu, a dosahuje relativně vyšší nezávislosti na ostatních paměťových systémech (Tulving, 1972). Endel Tulving ve své knize “Organisation of memory“ uvádí 3 hlavní rozdíly mezi episodickou a sémantickou pamětí a to:

- 1) povaha uložených informací,
- 2) autobiografický nebo kognitivní náhled
- 3) podmínky a okolnosti vybavení.

Další méně zřejmé rozdíly uvádí autor jako: náchylnost vůči interferenci vznikající z přetvoření nebo ztracení uložených informací a jejich vzájemná závislost na sobě (ve smyslu ztracení souvislosti) (Tulving, 1972).

Kazuistiky

Představa, že se paměť skládá z několika odlišných systémů, které se vzájemně podporují, byla podpořena také kazuistikami pacientů, kteří trpěli poškozením hippokampu, nebo jim byl operativně vyjmut.

Pacient H.M.

V případě farmakologicky neléčitelného epileptického pacienta H.M., byla provedena operace (odstranění částí spánkových laloků). Po operaci H.M. trpěl těžkou anterográdní¹ amnézií a mírnou retrográdní² amnézií. Z pohledu léčby epilepsie byla operace úspěšná, ale léze mediálních spánkových laloků a poškození hippokampu vedlo k anterográdní amnézii deklarativní dlouhodobé paměti, zatímco inteligence a motorické schopnosti nebyly poškozeny, stejně jako jeho vlastní osobnost (Corkin, 1968). Tato skutečnost potvrzuje teorii, že paměť závisí na několika spolupracujících systémech, jak na fyziologicko-anatomické úrovni (hipokampus, neokortex, amygdala), tak na behaviorálně-psychologické úrovni (paměť episodická, sémantická, autobiografická atd.).

Pacient N.N.

Z pohledu vědomého vybavování autobiografických vzpomínek je zajímavý případ N.N. Jde o muže, který po autonehodě utrpěl vnitřní poškození mozku (blíže nespecifikováno) s následnou amnesií především pro osobní události, která pokryla jak období před, tak i po nehodě. Z období před nehodou si pamatoval události jako např.: ve kterém roce se jeho rodina přestěhovala, kde trávil prázdniny, když mu bylo deset let atd., ale nebyl schopen si vybavit jednotlivé události s tím spojené. Pacient disponoval mnoha širokými znalostmi o světě, které se však jeví jako velice neosobní bez jakékoli souvislosti s vlastním já „self“. Z toho Tulving vyvozuje potřebnost autoetického vědomí (vědomí sebe-sama, tvorba mentální reprezentace v minulosti, přítomnosti a budoucnosti) k vybavení episodických a autobiografických vzpomínek. Další typy vědomí jak anoetického (bezprostřední pozorování předmětů a prožívání

¹ Anterográdní amnézie – neschopnost tvořit nové vzpomínky

² Retrográdní amnézie – nedošlo k upevnění nově zažitých událostí několika dnů před operací do dlouhodobé paměti

situací), tak i noetického (tvorba mentální reprezentace objektů) se ukazuje, že nebyly poškozeny (Tulving, 1985).

Pacient K.C.

Jako další příklad postižení episodické paměti, ale se schopností se učit novým informacím, uvádím případ K.C., který od svých 30 let následkem zranění z dopravní nehody trpěl poškozením mozku, především mediálních temporálních laloků. Vzhledem k tomuto poškození nedisponoval K.C. autoetickým vědomím, ani episodickou pamětí (postrádal schopnost „mentálního cestování časem“), což způsobilo, že si K.C. nemohl zapamatovat nové události ze svého života, zatímco segmenty implicitní paměti zůstaly zachovány (např. schopnost hrát na varhany). Zároveň byl K.C. schopný vizuálního vybavování myšlenek, také jeho sémantická paměť zůstala neporušena, jelikož si spolehlivě pamatoval datum svého narození, prvních 9 let svého života (ve smyslu dat a faktů), adresu svého domu i místo na mapě, kde žije. Zajímavé je, že když byl K.C. testován různými paměťovými testy, byl schopen se pomalu, ale jistě naučit některá slovní spojení nebo věty, ale nepamatoval si návštěvy laboratoře, ve které byl testován. Z výše zmíněného je patrné, že K.C. je schopen se naučit nové informace i s absencí jakéhokoli episodického zapamatování (Tulving, 2002).

Uvedené příklady demonstrují rozdílné neurální mechanismy implicitní a explicitní paměti v případě H.M., nezbytnou přítomnost autoetického vědomí při mentálním cestování časem u pacienta N.N. a rozdíl mezi sémantickou/episodickou pamětí a schopnost učit se novým informacím i přes porušení episodické paměti v případě pacienta K.C i H.M.

1. *Různé koncepty episodické a autobiografické paměti u lidí*

1.1. Episodická paměť

Episodická paměť je součástí deklarativní dlouhodobé paměti. Prostřednictvím deklarativní dlouhodobé paměti jsme schopni integrovat události a zážitky z našeho života do koherentního rámce. Z neurobiologického hlediska se jedná o spolupráci mezi hipokampem a částmi neokortexu (podrobněji v kapitole Neurobiologie). Dále uvádím nejznámější koncepty:

Podle Tulvinga není episodický systém nezbytně nutný pro přežití, proto ho považuje za nejdvozenější typ paměti. Ostatní paměťové systémy řadí od nejjednoduššího k nejsložitějšímu v následujícím pořadí (Tulving a kol., 1972):

- 1) Procedurální systém,
- 2) PRS (perceptual priming),
- 3) Sémantický systém,
- 4) Primární systém (pracovní paměť),
- 5) Episodický systém.

Jako první definici episodické paměti uvedli E. Tulving a D. L. Schacter (Tulving a Schacter, 1982). Episodickou paměť chápou jako systém umožňující zapamatování si osobních zkušeností (účastníci se stávají svědky vlastní minulosti). Episodická paměť umožňuje vědomé vybavení prožitých zkušeností, uložených ve svém subjektivním čase a je tvořena sémantickým informačním základem v pracovní paměti³, informace jsou přes ni ukládány do paměti dlouhodobé, což by se shodovalo s tzv. episodickou vyrovnávací pamětí „episodic-buffer“ v Baddelyho pojetí pracovní paměti (Baddeley, 2000). Oba systémy, episodická i sémantická paměť, spolu sdílejí některé vlastnosti, ale liší se ve způsobu vybavování (Schacter, Tulving, 1994). Vědomí (v kognitivním slova smyslu) tvoří nezbytnou součást episodické paměti. Autoetické vědomí (vědomí sebe sama) umožňuje kódování, uložení a následné vybavení napříč časovou osou. Na rozdíl od anoetického a noetického vědomí umožňuje především mentální cestování časem, tj. mentální reprezentace sebe sama jak v přítomnosti (anoetické vědomí), tak i v minulosti a budoucnosti. Pro přehlednost uvádím, stručné pojetí kognitivního vědomí (Tulving, 1985):

1) Anoetické

- funkce v procedurálním systému,
- primární mentální reprezentace přítomných objektů,
- zapamatování motorických dovedností.

³ Z Baddelyho pohledu jde o aktivní komponentu dlouhodobé paměti. Skládá se ze tří typů informací, které jsou používány pro komplexnější kognitivní úkony (myšlení, vzpomínání atd.) (Baddeley, 2000):

- Centrální výkonná jednotka (integrace informací, zaměřování pozornosti)
 - o Fonologická smyčka (vnější a vnitřní řeč)
 - o Vizualně prostorový náčrtník (obraz, prostorové rozložení)
 - o **Episodická vyrovnávací paměť „episodic-buffer“** (propojování informací do skupin - chunking)

2) Noetické

- symbolická funkce,
- sekundární mentální reprezentace objektů bez jejich fyzické přítomnosti,
- uchovává symbolické informace o světě.

3) Autonoetické

- funkce v episodickém systému,
- mentální reprezentace napříč časovou osou, bez fyzické přítomnosti objektů,
- zprostředkovává zapamatování si osobních prožitých událostí.

Mimo vědomí ještě definuje další dvě charakteristiky episodické paměti a to, schopnost rozpoznání vlastního subjektivního času a vědomí sebe „self“. Všechny tři složky jsou nezbytné pro subjektivní znovuprožívání události, tedy mentální cestování časem (Tulving, 1983).

Dále z pohledu episodického vybavování jde o komplexní reprezentace „multifeatures representations“, ve kterých je mnoho druhů informací spojených dohromady s individuálním povědomím o osobní zkušenosti prožité v subjektivním čase. Dochází zde k nabytí nových informací a zároveň i k jejich ztrátě (Tulving a kol., 1972). Informace z komplexních reprezentací podléhají vlivu dat ze sémantické paměti (tzv. fenomén kódování). Vnímané události jsou ukládány v episodickém paměťovém systému, pokud jde o vlastní vnímané vlastnosti a atributy. (Tulving, 1972). To odpovídá definici autobiografické paměti z pohledu Newcombe a kol., která vnímá autobiografickou paměť jako soubor sémantických a episodických faktorů navázaných na self rovinu.

Conway rozpracoval detailní strukturu episodické paměti, ve které se episodická paměť „simple episodic memory“ (SEM) skládá z episodických elementů „episodic elements“ (EE) a konceptuálního rámce „frame“ (F), několik SEM dohromady tvoří komplex episodické paměti „complex of episodic memory“ (CEM). Autor také uvádí možnost vzniku např. PTSD, kde by mohlo jít o ztracení konceptuálního rámce (F) k vlastní vzpomínce (EE), což by se projevovalo jako mentální reprezentace vstupující do vědomí, ale bez rozpoznání pacientem jako jeho vlastní vzpomínky. O 4 roky později Conway publikuje hypotézu o nadřazenosti autobiografické paměti nad episodickou (autobiografická paměť tvoří rámec pro

paměť episodickou), kde vychází z devíti základních vlastností episodických vzpomínek:

- 1) Obsahují seznam záznamů smyslově-emočního zpracování „sensory-perceptual-conceptual processing“,
- 2) Dlouhodobě udržují vzory aktivace/inhibice mentálních reprezentací (ve smyslu utvoření asociací, které vedou k vybavované informaci),
- 3) Jsou často prezentovány ve formě (visuálních) obrazů,
- 4) Mají perspektivu buď účastníka, nebo pozorovatele děje,
- 5) Představují krátké úseky zažité zkušenosti,
- 6) Jsou časově prezentovány v přibližném pořadí výskytu,
- 7) Jsou rychle zapomínány,
- 8) Jsou charakteristické pro autobiografické zapamatování,
- 9) Přístupné vzpomínky jsou znovu prožívány.

Některé EE (vlastní vzpomínky) tvoří specifický základ pro „self-images“ (obrazy „já“ v minulosti nebo budoucnosti). To bychom mohli přirovnat k Tulvingovým mentálním reprezentacím užívaných při mentálním cestování v čase nebo k rovině pozorovatele obsažené v pojetí autobiografické paměti S. Newcombe. EE také poskytují specificitu pro kontextuální rámce (mohou být základními paměťovými reprezentacemi). K vybavení mentálních reprezentací podle Conwaye dochází dvěma různými způsoby:

- a) Obecný „generative“ – aktivace přes části autobiografických znalostních struktur. (např. k vybavení vzpomínky „co jsem dělala 5. února“ je třeba se dostat přes vybavení nejbližších autobiografických událostí (vodítek) – 1) 20. večer jsem odjížděla na hory, 2) už jsem měla zvládnuté všechny zkoušky 3) poslední 2 byly z biochemie 3.2., 4) z genetiky 10. 2., 5) 5.2. musel být víkend, kdy jsem byla večer v divadle atd.)
- b) Přímý „direct“ – přímou aktivací obsahu reprezentace. (př. 5. 2. jsem byla na představení Spejbla a Hurvínka!)

Užití určitého způsobu vybavování může záviset na situaci, ve které se vzpomínající nachází (efekt podobnosti situací) v emočním náboji prožité situace (zvýraznění) a době od jejího uplynutí.

1.2. Autobiografická paměť

Autobiografickou pamětí jsou obecně myšleny vzpomínky blízké k vlastnímu já, nám osobně nejbližší vzpomínky (např. včera jsem dorazila na trénink později).

Z pohledu Tulvingova mentálního cestování časem by autobiografická paměť odpovídala episodické paměti s tím, že by disponovala stejnou složkou vědomí i stejnými charakteristikami.

Teorie autobiografické paměti od S. Newcombe naopak rozděluje sémantické a episodické vzpomínky na osobní „self-related“ a neosobní „impersonal“. Pro názornost uvádím příklady deklarativních vzpomínek:

Sémantická - neosobní: Paříž je hlavní město Francie.

- osobní: Narodila jsem se v Paříži.

Episodická - neosobní: Můj piknik byl minulou neděli.

- osobní: To je obrázek muže, kterého jsem potkala na Markově oslavě.

U sémantické vzpomínky autobiografického typu (osobní) není přítomna jasná představa minulé události (např. narodila jsem se v Praze) na rozdíl od episodické vzpomínky autobiografického typu, kde je přítomna složka kde i kdy osobně znovu prožitá (např. minulý víkend jsem byla u kamarádky v Děčíně). Z příkladů vyplývá, že autobiografická paměť se skládá jak z episodických, tak i sémantických vzpomínek, které mají společnou návaznost na osobní rovinu nebo self. Self se může při vybavování autobiografických vzpomínek vyskytovat ve dvou fázích (Schacter, 1996):

a) self jako bezprostřední přímý účastník děje. Dochází k znovuprožívání dané situace (včetně vnímaných pocitů a detailů), což odpovídá Tulvingově pojetí *episodické paměti*.

b) self jako pozorovatel dané situace, vnímání proběhlé situace s „odstupem“, pozorování svého sebeobrazu „self-representace“ v čase (bez prožívání pocitů a detailů situace).

Autobiografická paměť podle Conwaye obsahuje tři základní paměťové reprezentace, kterým připisuje odlišné druhy vzpomínek a cílů, kvůli kterým byly zapamatovány:

a) „Self image“ (seberepresentace) – jde o vizuální obraz sebe sama,

- Cíl: dosažení nezávislosti, profesionality, zalíbení u druhých (např. moje první výplata),
- b) „life-time periods“ (autobiografická konceptuální vědomost),
 - Cíl: usilovat, dostat šanci, rozvíjet se, stát se dospělým (např. moje první práce),
- c) „general events“ (obecné obrazy a vědomosti)
 - Cíl: učit se, získat dovednosti, dosáhnout něčeho (např. psaní knížky).

Z výše uvedeného vyplývá, že by zapamatování mělo probíhat vždy účelově na základě nějaké vnitřní motivace pro dosažení daného cíle. To by se pravděpodobně nedalo aplikovat např. na malé děti, jelikož ještě nemají přesně vytvořenou vlastní stupnici hodnot a pamatovaly by si za těchto podmínek pouze události nebo věci hodnotově schválené okolím. Pokud by však cíle byly brány jako „vrozená tendence“ k seberealizaci, bylo by možné uvažovat o použití modelu i u dětí. U dospělých by dané schéma neplatilo.

Conway nadřazuje autobiografickou paměť nad episodickou, která je tvořena kontextuálním rámcem a episodickými elementy, které pak postupně s dalšími částmi tvoří autobiografickou paměť. Pro shrnutí uvádím stručnou posloupnost výše zmíněných termínů ve vzájemném vztahu:

„SEM“ < „CEM“ < „general event“ < „lifetime period“ < „conceptual self“ (Conway, 2009).

Conway a Pleydell dále nadřazují Já „self“ (osobní složka, obsahující vnitřní cíle, ideály, hodnoty atd.) nad autobiografickou a episodickou paměť, které jsou zpětně ovlivňovány vzájemným vztahem, jak moc silné spojení mezi vzpomínkami a „self“ vznikne. Autobiografická paměť je vytvářena v pracovní paměti, kde umožňuje využití informací z dlouhodobé paměti pro „self“ z hlediska utváření identity. Vzdáleně odpovídá funkci již zmíněného „episodic buffer“ v pracovní paměti nebo autoetickému vědomí u mentálního cestování časem. Základním předpokladem tohoto pojetí je, že autobiografické vzpomínky jsou dynamické mentální konstrukce vycházející ze základních vědomostí a jsou úzce spjaty s aspekty self.

Autoři také poukazují na určitou dvojsložkovost přístupu (vybavení) k autobiografickým vzpomínkám:

1) tematický detail byl vybaven jako první a další informace se následně přidávají spontánně,

2) postupné vybavení vědomosti od detailů, které se vyskytují napříč činností.

Oba přístupy lze označit jako „cue-dependent“, tzn. za pomoci vodítek. Rozdíl je v pořadí vybavování důležitých detailů. V prvním případě je důležité téma vybaveno jako první a až poté následují detaily dotvářející událost. Ve druhém případě je postup opačný, od nepodstatných detailů k důležitým. Výsledek je u obou přístupů stejný, jako vybavená celková událost. To by korespondovalo se vztahem k „self“, jestliže by šlo o úzké spojení, bude důležitá informace vybavena nejdříve a naopak.

1.3. Neurobiologie episodické a autobiografické paměti

Neurobiologický substrát episodické paměti je tvořen několika spolu souvisejícími strukturami (obr.2): nespecifické prefrontálně-kortikální oblasti, hipokampus a další oblasti mediálního temporálního laloku, na kterém závisí vzájemná propojenost episodické a sémantické paměti (Schachter, Tulving, 1994).

O funkci hippocampu v episodické paměti existují dvě teorie (Suzuki, 2011):

- a) Deklarativní teorie – předpokládá, že sémantická a episodická paměť spolu sdílejí stejné neurobiologické koreláty, jako právě hippocampus a jeho přilehlé struktury (entorhinalní, perirhinalní a parahipocampální kůra). Konsolidace je časově omezená. Tuto teorii zastává např.: (Bayley a kol., 2003)
- b) Episodická teorie – předpokládá různý původ a funkci různých struktur mozku při episodickém nebo sémantickém kódování, ukládání a vybavování. Selektivní poškození hippocampu nevede k poškození sémantické paměti. Tato teorie je podporována těmito autory: (Vargha-Khadem a kol, 1997), (Fuji a kol, 2000), (Manns a kol., 2003).

Hippokampus

Plní zásadní funkci zejména v časných stádiích paměti, podílí se na episodické a autobiografické retenci, konsolidaci a vybavování v případě episodické paměti. Aktivace hippocampu známá z PET nebo fMRI, není závislá na věku pacienta ani na dozrávání autobiografické paměti. Naopak samotná perioda vývojových změn

probíhající okolo 5. roku života je spojována se schopností formovat asociace mezi předměty („inter-item asociace“), které ukončují periodu dětské amnézie. V pravé části hippocampu probíhá zpracování prostorové orientace, naopak v jeho levé části je primárně lokalizovaná episodická paměť (Burgess a kol., 2002, Maguire kol., 2001). Hippokampus při konsolidaci propojuje mentální reprezentace s překrývajícími asociacemi z neokortikálních oblastí (Preston a Eichenbaum, 2013).

Parahippokampální oblast

Jedná se o asociativní korovou strukturu (u savců) sloužící k propojení hippocampu a dalších částí neokortexu. Skládá se z entorhinálního kortexu, perirhinálního kortexu a parahippokampálního kortexu. Probíhá zde tzv. cesta pro informace typu „co“ (what pathway), která zahrnuje zpracování a reprezentace charakteristik specifických pro dané objekty. Další probíhající cesta v této struktuře je cesta specifická pro informace typu „kde“ (where pathway), obsahující vizuálně prostorové informace (Timothy a Fortin, 2013).

Place cells

(O'keefe a Dostrovsky, 1971) poprvé vyvinuli metodu zkoumání aktivity mozkových buněk při běžném chování potkanů. Potkani měli zavedené elektrody do části hipokampu, kde snímali aktivitu buněk, která je spojena s pozicí zvířete v prostředí. Když se potkan nacházel v omezené oblasti, určitý shluk buněk byl aktivní a podobně i při znovunavštívení dané lokace. Každá „place cell“ disponuje tzv. místím polem „place field“, jednotlivá „place field“ pak obklopují prostor kolem živočicha. V případě place cells nacházejících se v hipokampu bychom mohli uvažovat jako o prostorové paměti, která tvoří základ paměti episodické a autobiografické, tzn. ve smyslu navázání události k prostorové lokaci, s čímž by i korespondoval fakt, že „place cells“ integrují informace ze smyslových orgánů, jako například vizuální obrazy a pachy v dané lokaci atd. (Marr, 1971).

Time cells

Jde o buňky přítomné v oblastech CA1 a CA3 levého i pravého hippocampu (Salz a kol., 2016), které jsou aktivní při odhadování času (sekvenční časování) nebo při určování pořadí objektů. V podstatě dochází k časové organizaci vzpomínek

(Eichenbaum, 2013). Bylo zjištěno na základě selektivního poškození entorhinální kůry (*R. norvegicus*), že tato oblast poskytuje „časové“ informace buňkám v hipokampální oblasti CA1 (Kraus a kol., 2015). Objev „time cells“ jako buněk kódující specifický moment v časové relaci, propojuje schopnost vnímání času (ve smyslu zasazení do časového rámce) a episodickou paměť, která pravděpodobně v závislosti na časovém rámci může organizovat epizody do dlouhodobé paměti.

Grid cells

Tzv. „grid cells“ tvoří neurální základ mentální reprezentace pozice v prostoru daného subjektu. Funkce „grid cells“ byla zkoumána na potkanech, když navštívili podruhé stejné místo, byla aktivována podobně jakou u „place cells“ určitá populace buněk v dorsomediálním entorhinálním kortexu s tím rozdílem, že „grid cells“ nejsou specifická pro jednotlivá místa, nýbrž buňky tzv. pálí na velkém počtu konkrétních míst. Dohromady aktivace („place field“) buněk tvoří triangulární síť, která je považována za kognitivní prostorovou reprezentaci (Hafting a kol., 2005).

Neokortex

Neokortex se účastní vybavení episodických a autobiografických vzpomínek. Stěžejní části pro deklarativní paměť tvoří především prefrontální kortex a jeho laterální temporální laloky, hlavně v případě sémantické paměti. Prefrontální kůra (pravá i levá část) se podílí obecně na kódování a vybavování episodické paměti (Tulving, 2002). Episodické vybavování také probíhá ve frontálních a mediálních temporálních regionech (Hayes a kol., 2004). V levé části PFC navíc dochází k autobiografickému a sémantickému vybavování spolu se „self-related“ procesy. Při konsolidaci v neokortexu dochází k tvorbě asociací a vodítek ke vzpomínkám (Preston a Eichenbaum, 2013).

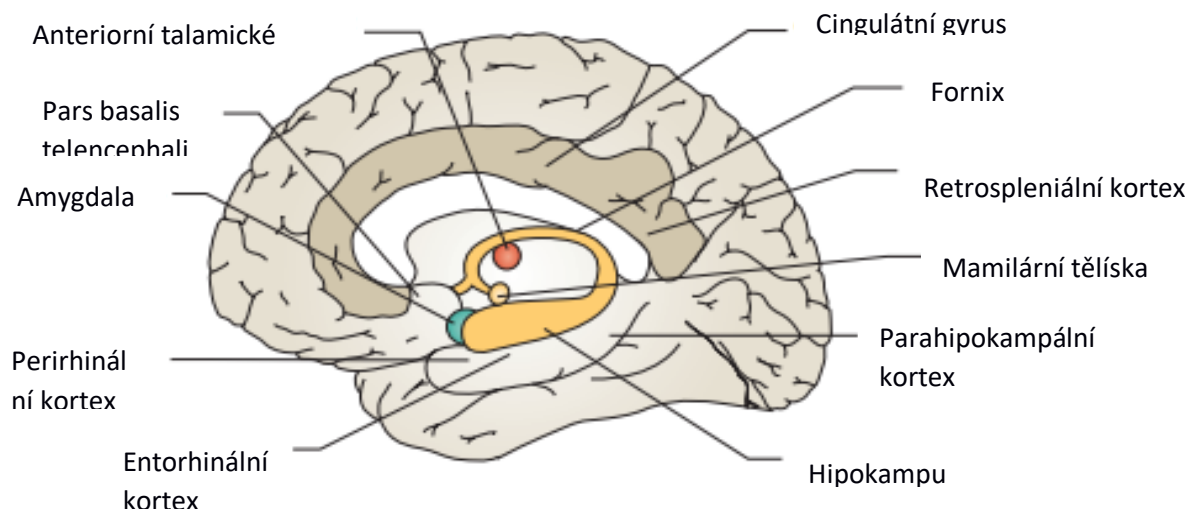
Některé studie navrhují, že může docházet k rozdílné aktivaci v oblasti prefrontální kůry. Gilboa provedl srovnání cca 14 studií autobiografické a episodické paměti, zjišťoval souvislost mezi aktivací v PFC a základními parametry studií, jako:

- 1) „informace“ – položení otázky na znovuprožití události „context“ (Představte si, jak jste šli poprvé do školy.) nebo na vybavení obecné sémantické informace „content“ (Jaká byla vaše první známka?),

- 2) „úkol“ – zda-li šlo o rozpoznání události „recognition“ nebo postupné vybavování informací „cued recall“,
- 3) „baseline“ – podmínka vůči které byl „úkol“ testovaný, aby se vyloučil nadbytečný šum (způsobený aktivací jiných kognitivních procesů při plnění „úkolů“), zobrazovaný ve fMRI a PET. („Sémantic baseline“ – vyloučení částí aktivních při sémantickém a autobiografickém testování, „Episodic baseline“ – vyloučení aktivních částí při episodickém a autobiografickém, „Reading baseline“ – vyloučení částí aktivních při čtení a autobiografickém vybavování).

Zároveň u všech skupin sledoval aktivaci v PFC a došel k závěru, že u episodické paměti dochází k aktivaci ve středním dorsolaterálním laloku PFC na rozdíl od paměti autobiografické, kde byla ve většině studií zjištěna aktivace ve ventromediálním PFC (Gilboa, 2004).

Episodické a sémantické vzpomínky mají neurobiologický základ ve frontálních oblastech mozkové kůry. Dále je s episodickou a autobiografickou pamětí spojena vizuální představivost, která je kódována posteriorním parietálním kortexem a naopak „self-related“ zpracování a „self-projection“ mají neurální základ v temporoparietální oblasti (Arzy a kol., 2009). Autorka vycházela z teorie, že self projekce (projekce sama-sebe napříč subjektivním časovým pásmem) tvoří základní aspekt mentálního cestování časem (MTT). U zdravých dobrovolníků v magnetické rezonanci zkoumala self-projekce v různých časových obdobích v minulosti, přítomnosti a budoucnosti, kde dobrovolníci srovnávali různě staré obrázky sebe samých a známé osobnosti (G. Cloony), které byly o 4, 12, 20 let buď posunuty do minulosti anebo do budoucnosti. Při zkoumání aktivace neurálních struktur ve fMRI zjistila, že se na mentálním cestování časem, za pomoci self-projekce podílí především regiony: posteriorní parietální, levé inferiorní frontální, insula a pravé temporo parietální.



Obr. 2 Schéma anatomie hipokampálních oblastí mozkové kůry, převzato a upraveno podle (Bird a Burgess, 2008)

1.4. Ontogeneze episodické a autobiografické paměti

Z behaviorálně-ontogenetického pohledu neplatí, že by se množství episodických a autobiografických vzpomínek zvyšovalo v závislosti na věku. Zapamatování prochází jednotlivými fázemi. Vývoj paměti je závislý na více faktorech např. na schopnosti učit se, dozrávání neurálních struktur, vývoj dalších kognitivních systémů. Vývoj autobiografické paměti je u dětí rozdělován na 3 části (Newcombe a kol., 2001):

- a) perioda bez autobiografických vzpomínek (od narození do 3 let),
- b) strmý vzrůst autobiografického vybavení (od 3 do 5 let),
- c) dozrávající úroveň autobiografické paměti (od 5 do 7 let).

Toto rozdělení bylo potvrzeno na základě testování zdravých dospělých jedinců, kteří byli dotázáni na vybavení minulých událostí spojených s předloženými specifickými slovy. Experimentátoři se zeptali na přibližné datum jejich vzpomínek. Následně byl z dat utvořen graf frekvence vybavených událostí v závislosti na věku (čase), kdy se vzpomínky objevily. Ukázalo se, že před 2. rokem věku byl výskyt autobiografických vzpomínek minimální, podobně jako mezi 2. a 3. rokem, pak počet vzpomínek stoupal až do začátku 5 let, okolo 7 let byla největší hustota vzpomínek, což vypovídá o dozrávání autobiografické paměti na začátku školní docházky.

Po začátku školní docházky (cca 6 let) se postupně zvyšuje počet autobiografických vzpomínek v závislosti na čase. Největšího vrcholu dosahuje tato

tendence v pubertě a dospívání okolo dvacátého roku života a pak pozvolna opět klesá až k počáteční úrovni. Ve třiceti letech dosahuje počet autobiografických vzpomínek stejné úrovně, jako v době, kdy jedinec začal chodit do školy. Tento efekt byl popsán jako „vzpomínkový vrchol“ („reminiscence bump“) (Obr. 3) a potvrzen experimenty, kde si měli účastníci na základě jimi doplněného seznamu sebe-definujících vět (př. Já jsem...), vybavit co nejvíce vzpomínek s větou související. Následně ze vzpomínek vybrali ty, které jim byly nejbližší a určili u nich věk, kdy se ona událost stala. Nejvíce autobiografických vzpomínek pocházelo právě z období mezi cca 10 až 30 lety (Rathbone a kol., 2008).

V souvislosti s příčinou relativního (do 20 let) zvyšování autobiografické paměti s věkem se uvažuje opět o čtyřech hypotézách:

- a) kognitivní – předpokládá vnitřní stabilitu kognitivních procesů, což vede k lepšímu zapamatování autobiografických vzpomínek (Rubin a kol, 1998),
- b) příběhově/identická – předpokládá vztah k Já, které se v dospívání vyvíjí (tvorba vnitřní identity) a absorbuje autobiografické vzpomínky, jelikož pomáhají určit identitu jedince (Rathbone a kol., 2008),
- c) biologicky/dozrívající – předpokládá, že se lepším zapamatováním autobiografických vzpomínek zvyšuje genetická zdatnost jedince (Rubin a kol, 1998),
- d) významných životních událostí – jde o pozitivní vzpomínky na nové zkušenosti, které se podílejí na utváření naší identity (př. svatba, první dítě atd.) Negativní a traumatické vzpomínky nejsou v takové míře zapamatovány, jelikož jejich znovuvybavení narušuje identitu, a navíc nejsou společností přijímány (př. umrtí dítěte, člena rodiny atd.) (Habermas a Bluck, 2000).

Na „reminiscence bump“ navazuje tzv. perioda novosti „period of recency“, která dosahuje nejnižšího bodu kolem 35 let a pak prudce stoupá. Tzn., že s přibývajícím věkem dochází k lepšímu vybavování autobiografických vzpomínek. To ovšem neznamená, že jsou také nové autobiografické vzpomínky ve větším množství zapamatovány. Lepší vybavování autobiografických vzpomínek může být v důsledku většího zapomínání episodických vzpomínek, čímž dochází ke zkreslení.

Ve své teorii o „reminiscence bump“ vycházeli autoři z Conwayova pojetí autobiografické paměti a jejím vztahu k self (Conway, 2005). Autoři předpokládají, že autobiografická paměť pomáhá utvářet identitu.

K vývoji episodické paměti dochází mezi 3-5 rokem života, pravděpodobně díky vývoji řeči (Newcombe a kol., 2007), v důsledku toho také dochází ke zvýšení vlivu sociálního prostředí na dítě. S. Newcombe proto rozlišuje 2 typy rané amnézie:

- a) Infantilní („infantile“) - od narození do 2 let, kdy je velmi málo vzpomínek vědomě vybavováno,
- b) Dětské („childhood“) – od 3 do 5 let, zde je vědomé vybavování na nižší úrovni a k zapamatování dochází především ve fragmentární formě.

Jako důkaz uvádí data ze studií, kde byli lidé tázáni na jednotlivé ověřitelné události z jejich minulosti (např. narození mladšího sourozence, hospitalizace atd.), kdy k vybavení takto specifických událostí před 2. rokem věku dítěte docházelo jen velmi zřídka (Newcombe a kol., 2007). Alternativním zlomem by mohl být 3. rok věku dítěte, což je podloženo studii nejranějších vzpomínek účastníků, kteří v nich popisovali svoje nejdřívější vzpomínky, které si vybavují a věk ze kterého pochází (Fiske a Pillemer, 2006).

Jednalo se o poměrně necitlivou metodu měření, jelikož účastníci nevědí, která ze vzpomínek je nejdřívější, v důsledku vzájemné interference vzpomínek, opakované transformace při každém vybavení a znovuoložení. Nová vzpomínka také mohla být zpětně konstruována na základě sdělení od jiných osob (např. rodičů) tzv. falešná vzpomínka (Bartlett, 1932, Roediger a McDermott, 1995).

Skutečnost, že si informace z prvních let života nepamatujeme, může být způsobena ztrátou konceptuálního rámce („conceptual framework“), který tvoří síť vzájemně souvisejících detailů, tato síť pak vzpomínky zasazuje do prostoru a časového pásma. Ve skutečnosti si vzpomínky pamatujeme, jen nejsme schopni si je vybavit, jelikož k nim postrádáme charakteristická vodítka (Newcombe a kol., 2001). Ranná neschopnost si vybavit nebo propojit konceptuální rámec se vzpomínkou může být spojena:

- a) se změnou způsobu třídění vzpomínek a jejich ukládáním,
- b) s užíváním jazyka, následně mluvení dětí o sobě v první os. jedn. čísla (okolo 3. let),
- c) s dozráváním neurologických struktur (hippokampus, neokortex atd.).

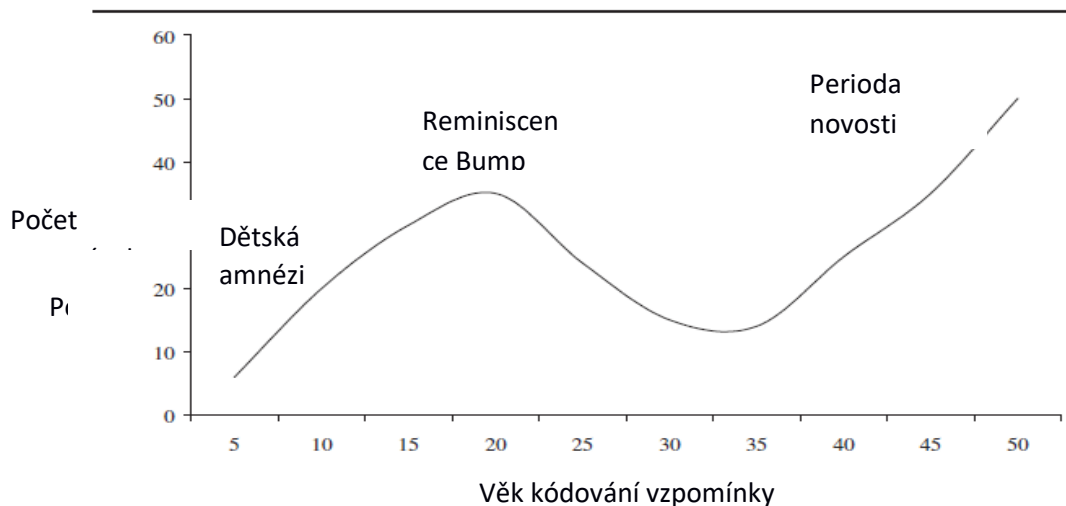
E. G. Schachter navrhuje, že si děti velmi dobře pamatují i episodické úseky ze svého života, ale při učení mateřského jazyka se mění mechanismus ukládání (propojování na základě vzájemných souvislostí) episodických informací, a tak se k původním vzpomínkám ztrácí správná vodítka (Schachter, 1982, Nolen-hoeksema, 2012).

Potvrzení tohoto názoru by zpochybnilo Tulvingovu teorii o episodické paměti (schopnost mentálního cestování časem) jako o nejodvozenějším typu dlouhodobé paměti obecně, jak z fylogenetického, tak i z ontogenetického hlediska. A zároveň by se na škále důležitosti z pohledu raného vývoje zařadila vedle sémantické paměti. Ta se zatím jeví spolu s implicitními druhy paměti jako dříve se prezentující v brzkém dětském vývoji.

To také potvrzuje teorie, že pro děti a novorozence je daleko důležitější si zapamatovat sémantické znalosti o světě než episodické. Pro batole je přednější se naučit slovo banán a přiřadit ho ke správnému objektu, než se učit od koho a kdy se toto slovo naučilo, proto nejprve dochází k vývoji sémantické paměti a poté teprve k vývoji episodické (Newcombe a kol, 2001).

Přihlédneme-li k situacím, kdy je dítě v „nebezpečí“, např. přítomnost velkého zuřivého psa nebo pozření nebezpečné potravy, kdy je mnohem důležitější si zapamatovat kontext nebezpečí (není radno se kamarádit se zuřivým psem), aby mohla být zkušenost zapamatována a použita v další „nebezpečné“ situaci než pojmenovávat objekty, se kterými přišlo dítě do styku.

Pro shrnutí názorů na ranou amnesii můžeme konstatovat, že pokud vnímáme kojence nebo batole z pohledu postupné socializace (za pomoci jazyka), teorie (o pozdějším vývoji episodické paměti) Tulvinga i S. Newcombe stále platí. Z pohledu fylogeneticky-evolučního, by bylo velmi nevýhodné si nepamatovat koncept událostí a zachovávat jen sémantické znalosti o světě do 4 let věku. Pro dítě i zvířecí druhy je důležité si zapamatovat v jaké situaci (kde, kdy, co) ochutnaly potravu, po které jim nebylo dobře, aby mohlo dojít k averzivnímu podmínění a příští setkání se stejným typem potravy by už nemuselo být doprovázeno nevolností z důvodu jejího pozření, stejně tak i v jiných situacích (reakce na vnitřní a vnější podněty).



Obr. 3 Křivka znázorňující počet vzpomínek v závislosti na věku, převzato a upraveno podle (Haque a Conway, 2005)

2. Část: Základní modely „episodické paměti“ a metody testování

2.1. Animální modely episodické paměti

Epizodická paměť je považována za jakousi rozsáhlou adaptaci napříč druhy. Rozdíl však je v tom, že živočichové nedisponují autobiografickými vzpomínkami, protože episodické vzpomínky, ze kterých se episodická paměť skládá se ztrácejí rychle po formaci (Conway, 2005). Tudíž nejsou dále součástí většího konceptuálního rámce, jako u lidí. Tzn., že pro vybavení episodických vzpomínek jsou zapotřebí související vodítka s přítomnou situací.

Pro potvrzení podobných hypotéz episodické a autobiografické paměti u zvířat jsou vyvíjeny různé modely testování, které se liší v základních charakteristických parametrech episodické a autobiografické paměti. Jde především o tyto modely: paměť episodického typu (episodic-like memory), prostorová paměť (spatial navigation memory), plánování do budoucna (future planning), mentální cestování do budoucnosti (anticipation) a radiální bludiště jako model.

Behaviorální experimenty pro ověření výše zmíněných modelů probíhají především u primátů, ptáků schovávajících si svou potravu „food-storing birds“ (sojky, straky, sýkorky) a hlodavců (myši, potkani).

2.2. Episodic-like memory

„Episodic-like memory model“, předpokládá u živočichů povědomí o třech základních složkách:

- 1) What (Who) – rozpoznání objektu a jeho charakteristik,
- 2) Where – rozpoznání lokality,
- 3) When – časové povědomí, zasazují vzpomínku do určitého kontextu.

Episodic-like memory model je ilustrován známým experimentem se sojkami (*Alphecoma coerulescens*). Clayton a Dickinson, 1998 vycházeli z hypotézy, že pokud si sojky schovávají potravu, musejí mít nutně povědomí o třech výše zmíněných složkách. K experimentu použili dva typy potravy, chutnější, ale méně trvanlivé červy třídy zavíječovitých (pyralidae) a méně preferované ale trvanlivé ořechy. Sojky byly podrobeny tréninku před testovací fází, kde se naučily onen rozdíl mezi trvanlivostí. V testovací fázi pak adaptovaly svoje chování (znovuobjevování potravy) podle doby, před kterou danou potravu uschovaly. Pokud interval přesáhl více jak 124 hodin, navštěvovaly skrýše pouze s oříšky, jelikož se v tréninku naučily, že po dlouhém intervalu jsou už červi zkažení a naopak, pokud byl interval kratší, daly přednost preferované potravě. Z toho Clayton odvodila, že sojky musí disponovat mentální reprezentací pro co „what“, kde „where“ a kdy „when“ a zároveň jsou schopny tvořit nové integrované vzpomínky, což považovala za charakteristické znaky episodické paměti u zvířat.

Složky „WWW“ modelu testované v jedné situaci

Jiná podoba WWW modelu (testování www složek pro jednu událost) byla testována na holubech (*Columba livia*). Holubům byla nejprve na obrazovce ukázána „situace“ (objekt na určitém místě po určitý interval - např. trojúhelník v pravém dolním rohu), u které měli následně ptáci určit www faktory, tedy vybírat ze dvou možností (what – trojúhelník nebo elipsa, where – pravá nebo levá část obrazovky, when – předměty (hvězda a tlapka) byly asociovány s intervaly zobrazení ukázky (2s a 6s). Při každé správné odpovědi byli holubi odměněni potravou. V 80 % případů byly odpovědi správné (Skov-Rackette a kol., 2006). V experimentu jsou sice integrované všechny tři složky v jedné události, ale není zde evidentní jejich vzájemná propojenost. Jde o testování spíše krátkodobé paměti, jelikož správná odpověď byla vyžadována bezprostředně po ukázce.

Propojení složek WWW modelu

Propojení složek v krátkodobé paměti bylo obsaženo i v experimentu u makaků (*Macaca mulatta*). I v tomto případě se jednalo o zobrazení situace na obrazovce a následné správné zvolení odpovědi ze dvou variant. Tentokrát však nebylo pořadí složek přesně dané, ale náhodně se měnilo zároveň se změnou situace i místo času zobrazení. Byl testován čas prodlevy (doba od původního zobrazení) (asociace černého kruhu při 10s a fialového trojúhelníku při 1s). Za správnou odpověď byli makaci odměňováni kousky banánových granulí. Při špatné odpovědi se ozvalo zabzučení a po 1s začalo druhé kolo. Výsledky posledních kol byly signifikantně vždy vyšší v každé položce než u kol prvních, přesto byla pravděpodobnost správných odpovědí u časové složky menší než u ostatních dvou. Tento výsledek mohl být způsoben větší abstrakcí časové komponenty a v důsledku toho vznikala potřeba asociace s dalším objektem, která v průběhu opakování (učení) nedosahovala na stejné úrovni jako složka „what“ a „where“. Vzniklá situace odpovídá kontinuálnímu zlepšování výkonů při odhadování intervalu. Dále docházelo k rozdílným kognitivním výkonům mezi jedinci, a i mezi samotnými složkami v rámci jednoho jedince (samec Murph byl lepší ve složkách what 96% a where 93%, ve složce when dosahoval pouze 50%, Willie nejlépe odpovídal na časový interval (what 84%, where 69% a when 63%) (Hoffman a kol., 2009).

Schopnost rozlišovat mezi složkou what a who

Jiný design experimentu tentokrát zaměřený na dlouhodobou paměť byl proveden na gorilím samci Kingovi (*gorilla gorilla gorilla*), který se učil asociace mezi 5 druhy ovoce a 5 hnědými kartami s názvy nebo obrázky téhož druhu ovoce. V okamžiku kdy trenér zvedl banán, King zvedl dřevěnou kartu s ním asociovanou. Dále si King zapamatoval známé tři experimentátory, podobným způsobem (s každým z nich měl asociovanou dřevěnou kartu). Poté byl dotázán „Co jsi jedl?“ a „Kdo ti přinesl jídlo?“ Otázky mu pokládal trenér, který nevěděl správné odpovědi, tedy nemohl Kingovi dopomáhat ke správné odpovědi. V případě správné odpovědi byl King pochválen a dostal odměnu (banány, grepy), naopak při špatné odpovědi nedostal žádné jídlo a musel počkat 3 minuty na další pokus. Tento pokus ilustruje, že gorily

rozlišují mezi „co“ ale také „kdo“. V případě testování po dlouhém intervalu odpovídal správně s větší úspěšností než u krátkého intervalu (Schwartz a kol., 2002).

Vzájemné splývání www složek

Episodic-like memory byla testována i u bezobratlých, např. u sépií (*sepia officinalis*), pokusy probíhaly následovně: Nejprve bylo zjištěno, kterou ze dvou možností potravy sépie preferují (kreveta nebo krab), poté byla asociována místa výskytu potravy s kraby nebo krevetami (místa byla označena černými nebo bílými čtverečky). Když se ke čtverečkům sépie přiblížila na 10 cm a vydržela tak po dobu 60s, byla do toho samého místa vložena správná potrava asociovaná se čtverečky. Pak následoval trénink krátkého (1h) a dlouhého (3h) intervalu. V případě krátkého intervalu při přiblížení sépie na správné místo byl vložen pouze krab, naopak po uplynutí dlouhého intervalu byly do nádrže vloženy oba typy potravy. Za správné splnění úlohy bylo považováno, že se sépie po uplynutí prvního intervalu přiblíží ke správnému místu a po vložení potravy se přesune na druhé místo, kde by měla být preferovanější potrava. To potvrzuje složky episodic-like memory what (krab nebo kreveta), when (1 nebo 3 hodiny k doplnění potravy) a where (bílé nebo černé čtverečky) odpovídalo what (oblíbená i neoblíbená potrava se vyskytovaly u stejných čtverečku) (Jozet-Alves, Bertin, Clayton, 2013). Musíme připomenout, že se sépie nemohla řídit cirkadiánním rytmem, jelikož nebyla testována ve stejnou denní dobu.

2.3. Opakování vlastní akce

Jde o model, který požaduje po subjektech: uvědomění si sama sebe a svého těla, vybavení si vzpomínky z nedávné minulosti a pravděpodobně i mentální cestování časem, které je u živočichů těžko testovatelné a obtížně potvrditelné (Suddendorf, Busby, 2003).

Opakování vlastní akce a akce trenéra

Zde uvádím experiment se psy, kteří byli schopni se naučit povel „udělej to“ ve významu opakuj po mě „do it“. Psi byli naučeni opakovat pohyb nebo činnost svého trenéra (majitele). Nejprve samotnému testování předcházel trénink jedné situace, kde psi měli napodobit dotek deštníku (tlapkou nebo nosem), později se přidalo vícero situací (lehnutí si na koberec, když je modrý), aby došlo ke generalizaci na ostatní

situace. Testování bylo prováděno v následujícím pořadí: byl proveden úkon nebo pohyb cvičitelem a poté vyřčen povel. Výsledkem bylo úspěšné zopakování činnosti (Crystal, 2010). Můžeme tedy u psů předpokládat, že jsou si vědomi svých pohybů při jejich opakování po majiteli. Povel „do it“ byl později dáván i při neočekávaných pohybech, a přesto byl subjekty splněn. Můžeme tedy usuzovat na použití autoetického vědomí.

Opakování vlastní i trenérový akce a tvorba nového úkonu

Podobně probíhalo i testování na delfínech (*Tursiops truncatus*). Autoři vycházeli z hypotézy, že na předvedení/zopakování naučeného cviku je potřeba povědomí o svém těle, a to ze dvou pohledů (Legrand, 2007):

- a) jako původce (opakovaných) pohybů („I“),
- b) jako vlastníka těla, které vykonává pohyby („Me“).

Pro potvrzení této teorie provedli autoři následující experiment. Postupně asociovali delfinům místa na jejich těle s určitými gesty trenéra. Delfini se naučili několika pohybům, které se dají vykonávat s asociovanými částmi jejich těla, např. mávání ploutví, rotace, dotýkání atd. Cílem bylo dokázat schopnost delfinů, předvést několik různých pohybů na různých částech těla (Herman a kol., 2001). Testování probíhalo v bazénu s frisbee talířem, kterého se delfini měli v daných úkolech dotýkat určitými částmi těla. Tím se u nich potvrdilo základní povědomí o manipulaci s vlastním tělem. Další částí bylo předvedení určité činnosti „imitate“ a následný pokyn zopakuj to „repete“. I zde se potvrdilo, že delfini jsou schopni imitovat úkony po trenérech, podobně jako psi. Nakonec byl přidán povel „create“, po kterém měli delfini předvést jakýkoli cvik/pohyb. Z uvedeného testování vyplývá, že delfini disponují mentální reprezentací sami sebe i ostatních subjektů jak v přítomnosti (určité pokyny trenéra „imitate“), tak i v minulosti (při pokynu „repete“, kdy je nutno si vybavit, činnost předchozí). Tuto skutečnost potvrzuje i povel „create“, u kterého bychom mohli předpokládat větší spojitost se self, které koresponduje s rozpoznáváním delfinů jako sebe-samých v zrcadle „self-recognition“. Neschopnost rozpoznání sebe sama v zrcadle, nebo vlastních myšlenek a pohybů by mohlo souviset s porušením tzv. „minimal self“⁴ a popřípadě také i se vznikem schizofrenie (Španiel a kol., 2015).

⁴ Minimal self: bezprostřední pocit „já“ tady a teď, vědomí aktuálního já, „Já“ jako subjekt okamžité zkušenosti (Gallagher, 2003)

S jistotou můžeme říci, že se v zrcadle poznávají především primáti, hlavně velké opice (gorily, šimpanzi) a delfíni, což ukazuje na přítomnost self-konceptu právě u těchto druhů.

2.4. Anticipace (mentální cestování do budoucnosti)

Anticipace nebo-li mentální cestování (MTT) do budoucnosti, je definována, jako schopnost v přítomnosti předvídat následující budoucí stav, bez přímé zkušenosti (např. představa, že jsem/budu nasycený, přestože mám hlad). V tomto případě jde zároveň i o mentální reprezentaci „self“ do budoucna. Anticipaci běžně užíváme např. při plánování, co si zítra dáme k snídani, nebo k udržení v mysli momentálních přání a dlouhodobých cílů, za kterými pak směřujeme (Attance a Meltzof, 1999). Míra anticipace u živočichů není přesně známá, u některých autorů se objevuje názor, že živočichové, jsou schopni, alespoň jakýchsi základů anticipace (Bar, 2007, Suddendorf a Busby, 2003, Mulcahy a Call, 2006). Například u ryb, je zřejmá schopnost předvídat čas a místo krmení (Reebs a Lague, 2000). Sojky jsou zase schopny si nastřádat potravu podle podmínek, ve kterých se nachází (viz. dále).

Omezené plánování do budoucna (Bischof-Köhlerova hypotéza)

Bischof-Köhlerova hypotéza u živočichů předpokládá pouze plánování do budoucna (pro menší časové úseky), ale na rozdíl od lidí už zvířata podle ní nepředpokládají budoucí chody událostí, jsou převážně ovládaní právě přítomnou motivací. Hypotéza byla testována na malpách (*Cebus capucinus*), které byly krmeny sušenkami jednou za den. Měly by je tedy vždy sníst nebo uschovat, ale došlo k opačnému až iracionálnímu chování. Nasycené malpy jídlo z klece vyhazovaly, aby za pár hodin opět trpěly hlady (Suddendorf, Busby, 2003). Autoři jejich chování vysvětlují tím, že bylo ovlivněno právě přítomnou motivací. Pokud byly malpy nasycené, tak pro ně měla zbývající potrava jiný význam, například jako munice házená na ošetřovatele. Podobným příkladem je případ agresivního šimpanzího samce ze zoo, který byl pozorován, jak si ráno sbírá kameny, které pak po otevření zoo házel na návštěvníky. I tento příklad naznačuje, schopnost primátů plánování do budoucna, nicméně jelikož v tomto případě nebylo provedeno testování, nemůžeme příklad brát, jako podpoření modelu anticipace (Osvath, 2009).

Adaptace chování podle vnitřní budoucí motivace

Z pohledu Clayton a Dickinsona, sojky adaptují svoje chování (Correia a kol., 2007):

- a) na základě minulé zkušenosti o trvanlivosti potravy „retrospektivní mentální cestování časem“ (Episodic-like memory),
- b) na základě vlastní vnitřní budoucí motivace „nehladověť“ – „prospektivní mentální cestování časem“ (Anticipation, Future planning).

V tomto pokusu byly sojky naučeny, že v části voliéry A ráno dostanou potravu, oproti části C, kde ráno hladoví. Autoři předpokládali, jestliže jsou sojky schopny plánování do budoucna, tak by měly více jídla schovávat v části C, kde není potrava volně dostupná. Ptáci byli uzavřeni v části A nebo C do rána druhého dne. Po doplnění potravy v části A a uplynutí 90 minut, byli vypuštěni a po celý den měli volný přístup k potravě v celé voliéře. Večer byly sojky opět podrobeny 90 min. hladovění. Po skončení byla do prostředního kompartmentu vložena potrava (oříšky) na 30 minut, kterou mohly sojky buď sníst nebo uschovat. Výsledek potvrdil počáteční hypotézu, že si sojky schovaly více oříšku v kompartmentu C, kde ráno nedostanou potravu (Raby a kol., 2007). Došlo k asociaci hladu z předešlého dne s lokalitou v kleci, což se projevilo jako mentální cestování časem do budoucna, tedy tvorbou mentální reprezentace budoucího pocitu a následného přizpůsobení momentálního chování.

Plánování v souvislosti s podmínkami při ukrývání

Tento pokus se zakládá na předpokladu, že sojky adaptují svoje chování při ukrývání potravy podle toho, jestli jsou pozorovány jiným ptákem nebo ne. Tedy šlo o imitaci ve volné přírodě, kde může dojít k ukradení potravy jiným jedincem (Emery a Clayton, 2001). V testovací fázi byly sojky buď pozorovány jiným ptákem nebo ne. Po uplynutí intervalu tří hodin mezi testovacími fázemi, byly sojky opět puštěny ke svým uschovaným zásobám. V případě sojek, které nebyly pozorované, nedocházelo k znovu uschování na jiné místo a naopak u druhé skupiny (pozorované sojky) docházelo k přemístění ukryté potravy na jiné místo (za předpokladu, že sojky měli zkušenost s vlastní krádeží). Je zajímavé, že sojky, které v minulosti potravu nikomu jinému nevzali, nepřemísťovali svoje zásoby (i když byly při schovávání pozorovány), oproti sojkám, které už touto zkušeností disponovaly. Muselo tedy dojít ke spojení vlastní zkušenosti s uschováním potravy a následné adaptace chování v dané situaci.

Dále by byl zajímavý způsob, jakým se sojky naučily krást ostatní potravu, zda-li šlo o pozorování jiného jedince při kradení, nebo zjištění ztráty potravy a následnou asociací s jiným ptákem/živočichem.

Plánování na základě vnitřní motivace a vztahů mezi objekty

Lépe uzpůsobený experiment po vzoru „spoon testu⁵“ byl proveden kromě malp hnědých (*Cebus apella*) (Bischov-Köhler), orangutanů (Pongo) a šimpanzů bonobo (*Pan paniscus*) (Mulcahy a Call, 2006) i na Tonkeánských makacích (*Macaca tonkeana*). Pokus probíhal po vzoru Tulvingova spoon testu, kdy nejprve jedinci měli nasbírat určité předměty za daný čas („collect period“), následně je měli uschovat po určitou dobu („waiting period“) a donést do testovací místnosti, kde měli možnost nasbírané předměty vyměnit za běžnou potravu „testing period“. V předtréninku se naučili, že se předměty (jen kovová trubka, ostatní sloužily jako distraktory) vyměňují za jídlo. Výměna vždy probíhala ve stejný čas, což mělo zlepšit odhadování následujícího testování pro malpy a makaky. Když jedinci nenasbírali žádný z předmětů, neměli co směnit za potravu a druhý den museli lépe naplánovat svůj výběr v pokusu (Burjade a kol., 2012). Výsledkem byla jen jedna správná odpověď na 10 deset kol. Což mohlo být špatným výběrem předmětů, nebo nedostačujícím pochopením úkolu. Také to mohlo být způsobeno tím, že primáti nejsou přirozeně zvyklí vyměňovat předměty za potravu. Tedy nedostačující výsledek nemusí nutně vylučovat schopnost plánování do budoucna u primátů.

Plánování v přirozeném prostředí (dlouhodobá studie)

V této studii bylo popsáno chování šimpanzů (*Pan troglodytes verus*) v jejich přirozeném habitatu (tropický deštný les) kde, když mají hlad rozbíjí ořechy z pěti druhů stromů (data dostupná jen u dvou z nich (*Coula edulis*) a (*Panda oleosa*)) pomocí různě těžkého náčiní (kameny, větve atd.). Šimpanzi v případě ořechu *Panda oleosa*, cestovali na delší vzdálenosti s těžším náčiním, jelikož stromy byly od sebe více vzdálené a jejich ořechy byly větší, naopak při rozbíjení *Coula edulis* cestovali na menší vzdálenosti s lehčími kameny. Fakt, že šimpanzi dokáží používat nástroje svědčí

⁵ Spoon test (Tulving, 2005):

Jedná se o schopnost použití nástrojů v přítomnosti pro uspokojení budoucí motivace (př. ráno šimpanzi dostávají potravu na místo, kam nedosáhnou, večer si mohou vybrat z několika předmětů, které pak druhý den ráno použijí pro dosažení na potravu). Dále viz kapitola Testování dětí a dospělých

o autooetickém vědomí, navíc, zde bylo třeba naplánovat, jak těžký kámen a na jak dlouhou vzdálenost, je třeba nést, aby zisk převyšoval vloženou energii. To by mohlo ilustrovat mentální cestová časem (Boesh a Boesch, 1984)

Vrátíme-li se k prvnímu rozdělení mentálního cestování časem na retrospektivní a prospektivní, můžeme uvažovat o pojmenování toho samého mechanismu, jen ve dvou různých situacích. V podstatě oba případy, schovávání potravy v závislosti na její trvanlivosti nebo v závislosti na pocitu hladu z předešlého dne, mají stejný základ, a to minulou zkušenost, přestože v prvním případě předchází situace (zkažení, nezkažení) adaptovanému chování oproti situaci druhé, kde se chování objevilo před danou situací (hladovění, nehladovění).

Ve srovnání s Bischof-Köhlerovou hypotézou by se mohlo zdát, přestože jsou primáti vývojově mladší než ptáci, nedisponují oproti nim mentálním cestováním v čase. Musíme však vzít v úvahu prostředí, na které jsou dané druhy adaptované, jak moc na ně v minulosti působil evoluční tlak pro vyvinutí právě této schopnosti a jak dobře je na daný druh uzpůsobené testování prokazující právě výše zmíněnou schopnost. Malpy a primáti obecně nebyli v minulosti selektované na schraňování potravy, ale jejich schopnost mentálního cestování časem se může projevit, jako používání nástrojů pro dosažení na potravu a opakování v lehce pozměněné situaci za použití stejných nástrojů. Nabízí se také vysvětlení, že chování malp nevylučuje schopnost mentálního cestování časem (např. malpy mohou očekávat, nakrmení ve stejnou dobu, jsou si jisté, že potravu dostanu, i když budou hladovět) a zároveň vyhazování potravy z klece nabývá jiného významu (př. teritoriální chování), než jak jej chápali W. Köhler a N. Bischof.

2.5. Radiální bludiště (jako model)

Za další model episodické paměti u zvířat se považuje chování hlodavců v radiálním bludišti, kde se v závislosti na čase otvírají ramena a dochází k doplnění potravy. Hodnotí se především kolikrát jsou ramena po různých intervalech navštěvována, což klade na potkany nároky na zapamatování si prostoru, ve kterém už byli a ve kterém nikoli (prostorová paměť) a zároveň jde o vztah k vnímání času (cirkadiánní rytmus).

Prozkoumávání bludiště v závislosti na pravděpodobné odměně

Prostorová paměť byla testována v experimentu (Roberts a Ilersich, 1989). Potkani (*Rattus norvegicus*) zde byli naučeni, že ve čtyřramenném bludišti se vyskytuje potrava v ramenech s určitou densitou (0%, 25%, 50%, 75%), její výskyt byl pro jednu skupinu potkanů náhodný, naopak pro druhou byl stálý. Při testovací fázi byl měřen čas, který potkani stráví prozkoumáním ramen. Z naměřeného času vyplývá, že potkani ve skupině se stabilním výskytem potravy navštěvovali ramena s vyšším množstvím granulí, tedy si pamatovali jejich umístění, naopak druhá skupina více času strávila prohledáváním jednotlivých ramen, jelikož potkani primárně nevěděli, v jakém z ramen se nachází větší množství potravy. Z čehož vyplývá, že potkani disponují prostorovou pamětí a mohli predikovat výskyt potravy.

Cirkadiální vnímání časové složky

Jako ilustrativní příklad uvádím experiment s potkany kmene (*Long evans*), kde v každém konci osmiramenného bludiště byl uschován kousek potravy. Potkani při testovací fázi vykazovali charakteristiky episodické paměti tím, že nenavštěvovali žádné z ramen dvakrát. Tedy si museli alespoň v pracovní paměti uchovat povědomí o tom, které z ramen už prozkoumali, a které ne. Dále bylo zjištěno, že na základě výskytu experimentu v jiné části dne, dochází buď k vyššímu nebo k nižšímu navštěvování ramen s čokoládou (Zhou, Crystal, Galistell, 2009). Pokus probíhal následovně: Byly stanoveny dva přesné časy v rámci dne, kdy probíhalo testování (ráno 7 hodin, odpoledne 13 hodin). Potkani byli vloženi do bludiště, kde 4 ramena z osmi byla uzavřena, zbylá ramena byla přístupná s běžnou potravou uvnitř, až na jednoho, kde byla umístěna čokoláda. Po prvním prozkoumání a snědení potravy včetně čokolády byli potkani vyjmuti a po 2 minutách vráceni do toho samého bludiště s tím, že došlo k otevření zbylých ramen s potravou a buď byla čokoláda též doplněna (ráno) nebo nikoli (odpoledne). Výsledkem bylo, že se ve druhém kole v odpoledních hodinách snižoval počet prozkoumávání ramena, kde čokoláda nebyla doplňována, a naopak docházelo ke zvyšování návštěv v ranních hodinách, což souvisí se schopností potkanů si zapamatovat denní dobu ve vztahu k typu potravy a jejímu umístění. Nicméně pokus nereflektuje vztah k self, takže by mohlo jít i o posloupnost naučených postupů, bez nutnosti plánování do budoucna a autoetického vědomí.

Cirkadiální vnímání časové složky s averzivním podmíněním

Babb a Crystal k podobnému designu experimentu přidali ještě chuťovou averzi za pomoci LiCl. Potkani tedy byli naučeni, že při ranním testování (krátký interval) není čokoláda doplněna (naopak oproti první variantě) a po snědení odpolední potravy (dlouhý interval) sice dojde k doplnění čokolády, ale její snědení je doprovázeno nevolností (aplikace injekce destilované vody s LiCl). Došlo k očekávanému výsledku, že se počet návštěv ramen po dlouhém intervalu snížil, zatímco po krátkém intervalu počet návštěv zůstal stejný (Babb a Crystal, 2005). To tedy ilustruje, že potkani si spojili nevolnost s potravou pozřenou po dlouhém intervalu a díky tomu navštěvovali daná ramena s menší frekvencí.

2.6. Testování u dětí a dospělých

Díky behaviorálním experimentům na lidech, jsme schopni s větší přesností testovat kognitivní struktury jako: autoetické vědomí, mentální cestování časem, tvorba mentální reprezentace, „self“ a jeho vztah k ostatním částem. Pomáhá nám v tom především sdělená zpětná vazba a přímá odpověď na otázku, které nemůžeme uvažovat u živočichů.

Anticipace (Kazuistika o estonské dívce)

Kazuistika je založená na tom, že subjekti vykazují během experimentu charakteristické chování, které svědčí o mentálním cestování v čase. Jako ilustrativní příklad uvádí Tulving kazuistikou o estonské dívce (Tulving, 2005), které se zdál sen, že je na narozeninové oslavě. Všichni hosté, kteří tam byli, jedli čokoládový pudink kromě dívky, jelikož neměla svojí lžici. Druhou noc si dívka vzala s sebou lžici, když šla spát. Což jednoznačně demonstruje, že vnitřní paměťové procesy jsou doprovázeny behaviorálními ukazateli. Zároveň je patrné, že autoetické vědomí je měřitelné nejen verbálně, ale i behaviorálně pomocí nonverbálních projevů. Je tedy nasnadě, že dívka musela být schopna mentálně cestovat časem. Celý příběh je znám pod názvem „spoon test“ a je považován za behaviorální důkaz episodického plánování do budoucnosti.

Anticipace (Experiment po vzoru Spoon testu)

Děti (3-5 let) byly testovány v místnosti se zavřenou truhlou, kde dostaly za úkol truhlu otevřít a přinést, co v ní je. Problém však byl v tom, že byla zamčená a děti jí nemohly otevřít, po chvíli byly děti přesunuty do jiné místnosti, kde si hrály s plyšáky (ne déle než 20 minut vzhledem k věku). Po uplynutí 20 minut byly opět odvedeny do první místnosti s truhlou, ale ještě před tím se jich experimentátoři zeptali, jestli si s sebou nechtějí něco vzít. Děti většinou na otázku automaticky odpovídaly, že chtějí klíč. Jejich odpověď na experimentátorovu otázku ukazuje, schopnost dětí plánování do budoucna (tzv. episodic future thinking) (Atance, Jackson, 2009).

WWW model „episodické paměti“ u dětí

Šlo o pokus se schováváním různých předmětů v různých místnostech. Dětem byly ukázány 4 předměty, které pak před nimi experimentátoři schovali na určitá místa v různých pokojích. Po šesti minutovém odpočinku byly děti dotázány, kde jsou předměty uschovány, jak schovaný předmět vypadá, v jakém pořadí byl schován „a na událost, co se dělo, když experimentátor schovával předměty. Děti byly před experimentem testovány na znalost předmětu a na prostorovou orientaci, aby nedošlo ke zkreslení výsledku. U tříletých dětí bylo potvrzeno povědomí o složkách (co, kde, kdy), kde nejvíce úspěšní byly ve vybavení předmětu, tedy komponenty „co“. Je zajímavé, že při vyprávění příběhu, o schovaném předmětu, uváděli tříleté děti více episodických faktů v přítomnosti, na rozdíl od pětiletých, které spíše hovořily v budoucnosti nebo v minulosti (Cuevas a kol, 2015).

WWW model „episodické paměti“ u dospělých

Holland a Smulders, provedli obdobný pokus na dospělých. Jednalo se o schovávání mincí (2 Kč a 20 Kč) v místnosti. První den měli účastníci schovat čtyři dvoukoruny a čtyři dvacetikoruny, druhý den udělali účastníci to samé, s tím, že si při schovávání měli recitovat básničku, aby si nemohli v duchu opakovat místa, kde jsou peníze. Třetí den si měli dobrovolníci postupně vybavit, kde je jaký typ mince a který den byl schován (Holland a Smulders, 2011). Při vybavování museli dobrovolníci mentálně cestovat do minulosti, aby si vybavili složky co, kde a kdy.

EMT test (Episodic-like memory test)

Jde o nově vyvinutý test paměti episodického typu, který testuje prostorovou a časovou komponentu (Vlček a kol., 2009). Subjektům je v pravé části obrazovky zobrazeno několik abstraktních obrázků na daných pozicích, v levé části obrazovky je truhla, do které mají účastníci za úkol „vkládat“ předměty z pravé části podle zadaných instrukcí. Následně, je zobrazena řada původních obrázků, které mají být vráceny na správnou lokaci a ve správném pořadí. Cílem je, aby si účastníci zapamatovali obrázek, jeho původní umístění a pořadí, ve kterém byl do truhly dán.

Uvedené testy jsou jednou z variant hodnocení konkrétní situace. Pro testování lze využít např. i rozhovor s otevřenými nebo uzavřenými otázkami, pair test, aj.

3. Část: Porovnání animálních modelů s teoretickými koncepty z 1. kapitoly

Pro přehlednější určení, které z vlastností teoretických konceptů episodické a autobiografické paměti, jsou testovány v jednotlivých modelech „episodické“ paměti u zvířat, uvádím následující tabulky.

V první tabulce uvádím srovnání teoretických konceptů z lidské psychologie (tedy vlastností, které jsou v různých modelech považovány za určující pro definici episodické-autobiografické paměti) a základních metodik, které se používají k testování episodické paměti u zvířat.

Ve druhé tabulce uvádím některé konkrétní vybrané studie a zkoumám, zda v těchto případech zvířata disponovala kognitivními charakteristikami nezbytnými pro definici episodické paměti podle různých konceptů.

	<i>Autonoetické vědomí</i>	<i>Co (kdo), Kde, Kdy</i>	<i>Dlouhodobá paměť</i>	<i>Autobiografický kontext</i>
WWW - model	-	+	+	-
Opakování vlastní akce	?	+	-	-
Anticipace	?	+	+	-
Radiální bludiště	-	+	+	-

	Studie	Animální modely	Autonoetické vědomí	Co (kdo), Kde, Kdy	Dlouhodobá paměť	Autobiografický kontext
WWW - model	Clayton a Dickinson, 1998	<i>A. coerulescens</i>	-	+	+	-
	Skov-Rackette a kol., 2006	<i>C. livia f. familiaris</i>	-	+	-	-
	Hoffman a kol., 2009	<i>M. mulatta</i>	-	+	-	-
	Schwartz a kol., 2002	<i>G. gorila gorilla</i>	?	+	+	?
	Jozet-Alves, Bertin, Clayton, 2013	<i>S. officinalis</i>	-	?	?	-
Opakování vlastní akce	Crystal, 2016	<i>C. lupus f. familiaris</i>	?	-	-	?
	Legrand, 2007/Herman a kol., 2001	<i>T. truncatus</i>	?	-	-	?
	Suddendorf a Busby, 2003	<i>C. capucinus</i>	?	?	-	?
Anticipace	Raby a kol., 2007	<i>A. coerulescens</i>	-	+	+	?
	Emery a Clayton, 2001	<i>A. coerulescens</i>	-	+	+	?
	Burjade a kol., 2012	<i>C. apella, M. tonkeana</i>	-	+	+	?
	Boesh a Boesh, 1984	<i>P. troglodytes verus</i>	-	+	+	-
Radiální bludiště	Roberts a Ilersich, 1989	<i>L. evans (R. norvegicus)</i>	-	?	+	-
	Zhou, Crystal, Galistell, 2009	<i>L. evans (R. norvegicus)</i>	-	+	+	-
	Babb a Crystal, 2005	<i>L. evans (R. norvegicus)</i>	-	+	+	?

Diskuze

Z uvedeného přehledu různých konceptů episodické a autobiografické paměti vyplývá několik hlavních charakteristik, které se objevují u autobiografické paměti (episodické paměti autobiografického typu) jde především o:

- Přítomnost autoetického vědomí
- Kontextuální zařazení vzpomínky (co, kde, kdy)
- Zapojení dlouhodobé paměti
- Zasazení episodické vzpomínky do autobiografického rámce

Tyto charakteristiky jsem porovnávala s metodami testování u zvířat a sledovala jsem, která metodika se zaměřuje, na jaké charakteristiky:

WWW model, testuje především povědomí o složkách co, kde, kdy v dlouhodobé paměti oproti autoetickému vědomí a zasazení do širšího autobiografického kontextu, kde je zapotřebí jistá míra integrace self, ať už v narrativním (tvořené autobiografickými příběhy vzpomínkami) nebo minimálním (tvořené pocitem „já“ právě teď a tady) smyslu. Opakování vlastní akce netestuje složky co, kde, kdy a zároveň je u ní větší pravděpodobnost autoetického vědomí, což opět souvisí s narrativním self, další charakteristiky jako dlouhodobá paměť a autobiografický rámec nejsou primárně testovány, i když o náznak širšího autobiografického kontextu

by se dalo polemizovat. Anticipační model se zaměřuje na testování co, kde, kdy, také bychom zde mohli předpokládat teoretickou pravděpodobnost autoetického vědomí z pohledu tvorby mentální reprezentace v čase, pro které zatím postrádáme důkazy. Dlouhodobá paměť, v tomto modelu předpokládá zapamatování si okolností na základě kterých dojde k adaptaci daného chování. Autobiografický kontext zde není přímo testován, i když bychom mohli u některých případů o jeho náznaku diskutovat. Model radiálního bludiště testuje především složky co, kde, kdy spolu s dlouhodobou pamětí, na rozdíl od autoetického vědomí a autobiografického kontextu.

Specifika při testování konkrétních složek:

Autoetické vědomí, se zdá jako těžko testovatelná kognitivní charakteristika, především z důvodu chybějící verbální zpětné vazby, které je možné pouze u lidí. Jde o složku, u které zatím nebyl nalezen přímý behaviorální indikátor právě probíhajícího procesu, i když po vzoru spoon testu bychom na určité behaviorální charakteristiky mohli usuzovat.

Složky co, kde, kdy představují bazální části www – modelu, při jejich testování narážíme na nejasné určení složky kdy, zde se může jednat o:

- a) dobu od uplynutí události
- b) dobu trvání události
- c) pořadí událostí
- d) circadiální vnímání

Což způsobuje nepřehlednost v tom, co je vlastně testováno. Časová složka také v testování vyžaduje větší míru abstrakce, to je pravděpodobně způsobeno největší kognitivní blízkostí k self (viz níže) ze všech tří složek.

Testování dlouhodobé paměti, je oproti výše zmíněnému případu mnohem jednodušší, ale i zde může docházet k interferenci mezi jednoduchým naučením určité posloupnosti úkonů nebo akcí, bez zapamatování si situace jako takové.

Autobiografický kontext je jedna z nejhůře testovatelných kognitivních struktur u zvířat, jedná se o autobiograficky zažívané jednotlivé události (zkušenosti), které jsou propojeny se self (narrativní), nejvíce je předpokládána u prožívání emocí a zakoušení zkušeností.

Výše zmíněné charakteristiky spoluutvářejí lidské episodické a autobiografické vzpomínky a do určité míry i podobné typy vzpomínek u živočichů. Jako společnou zvířecí a lidskou komponentu vnímám vztah mezi časem a self, na základě kterého dochází k zapamatování jednotlivých vzpomínek. U lidí tzv. teorie

narrativního self předpokládá, že se na tvorbě osobní identity (vlastního sebeobrazu) podílí jak samotné „self“ (ve smyslu osobních hodnot, cílů a vlastností), tak vzpomínky (Dennett, 1991) uspořádané na „vnitřní“ časové ose, která by nemohla vzniknout bez schopnosti vnímat čas. Tato schopnost probíhá na základě různých konceptů vnitřního měření/odhadování „času“: např. milisekundové časování, intervalové časování a sekvenční časování, které by mohlo být pravděpodobným prediktorem vnímání subjektivního času, a tedy i autoetického vědomí. S tím by korespondoval i fakt, že se na sekvenčním časování stejně jako na episodické paměti podílí hipokampus (Eichenbaum a kol., 2013).

Dále uvádím experimenty z druhé části práce v závislosti k testování daných charakteristik tabulka č. 2:

Clayton a Dickinson, 1998, *A. coeruleus*

Existence autoetického vědomí, zde není zcela jasná, jelikož primárně nevíme, jestli kognitivní procesy u sojek odpovídají těm lidským, nicméně můžeme předpokládat, že byla utvořena mentální reprezentace místa a prostoru, kde se nacházel určitý druh potravy, stejně tak měly sojky povědomí o čase (ve smyslu doba od uschování), protože po delším intervalu nehledaly preferované červy. Jelikož testování probíhalo v delším odstupu (hodiny), byla splněna podmínka pro testování dlouhodobé paměti. Autobiografický kontext nebyl primárně testován.

Skov-Rackette a kol., 2006, *C. livia f. familiaris*

Zde byla utvořena mentální reprezentace situace po její prezentaci na obrazovce, aby poté mohli holubi správně odpovídat na „otázky“ co, kde, kdy, čímž bylo zajištěno jejich testování, nicméně odpověď na „otázky“ byla požadována bezprostředně po ukázce, takže nedošlo k testování dlouhodobé paměti. Autoetické vědomí spolu s širším autobiografickým kontextem, také nebyly testovány, protože v experimentu nedocházelo k větší interakci se self (př. nekomfortní situace, emoční kontext atd.).

Hoffman a kol., 2009, *M. mulatta*

V tomto experimentu byly testované stejné kognitivní charakteristiky, nicméně oproti předchozímu experimentu zde došlo k propojení složek www, tím, že byly náhodně pokládány „otázky“ po zobrazení situace na obrazovce, čímž bylo vyloučeno predikování odpovědi v závislosti na pořadí „otázek“. Stejně jako v předchozím případě nebyla testována dlouhodobá paměť z důvodů příliš krátkých intervalů mezi zobrazením situace a odpovědí. Self ani mentální reprezentace sebe sama v čase

nebyla v úkole požadována, tudíž nedošlo k testování autoetického vědomí ani autobiografického kontextu.

Schwartz a kol., 2002, *G. Gorila gorilla*

Samec King vykazoval povědomí o složkách co, kde, kdy (navíc, zde byla přidána složka kdo), tím že odpovídal správně asociovanými kartičkami na otázky: „Co jsi jedl?“ a „Kdo ti jídlo přinesl?“. Potvrdil také schopnost rozlišování mezi složkami kdo a co. Dlouhodobá paměť už zde testována byla, protože interval mezi jednotlivými fázemi byl v řádu hodin. Testování autoetického vědomí a autobiografického kontextu je diskutabilní, především z pohledu, jak King vnímal podle nás položené otázky a jestli došlo k použití mentální reprezentace sebe sama.

Jozet-Alves, Bertin, Clayton, 2013, *S. officinalis*

V tomto experimentu šépie vykazovala povědomí o složkách co, kde, kdy, nicméně, by také mohlo jít i o pouhý naučený sled úkonů, bez větší interakce kognitivních charakteristik v závislosti na čase. Časový interval mezi fázemi splňoval podmínku pro testování dlouhodobé paměti. Nedá se zde však hovořit o tvorbě mentální reprezentace, ani o vnímání autobiografického rámce.

Crystal, 2016, *C. lupus f. familiaris*

Testování psů na opakování úkonu nebo pohybu po svém trenérovi by mohlo předpokládat mentální reprezentaci sebe sama v přítomnosti, povědomí o svém těle a svých pohybech. Jelikož byl pohyb opakován po předvedení, nešlo o testování dlouhodobé paměti. Testování autoetického vědomí a autobiografického rámce je diskutabilní vzhledem k povědomí o svém těle.

Legrand, 2007/Herman a kol., 2001, *T. truncatus*

Delfíni opět jako v předchozím případě vykazovali povědomí o svém vlastním těle a svých pohybech. Při plnění povelů „repeat“, „imitate“ a „create“, bylo třeba si vytvořit mentální reprezentaci pohybu, který byl předveden daným jedincem (sám sebou). Nedošlo zde však k testování dlouhodobé paměti (ve smyslu – zopakuj, co jsi udělal před hodinou). Tento experiment má nejbližší k testování autoetického vědomí a autobiografického kontextu vzhledem (bezprostřední zakoušení své zkušenosti/pohybu)

Suddendorf a Busby, 2003, *C. capucinus*

Z Bischof-Köhlerovy hypotézy usuzují, že když malpy po nasycení házely zbytky potravy na ošetřovatele, poukazuje to na skrytý důvod jejich chování, tedy i na

blízkost k autobiografickému kontextu, který je však stále diskutabilní. Bischof-Köhlerova hypotéza měla potvrdit, že malpy jednaly na základě momentální vnitřní motivace bez promýšlení dalších událostí. Ve skutečnosti však jde spíše o nepřesné testování, než orientace chování podle bezprostřední motivace. Autoetické vědomí a dlouhodobá paměť zde nebyly zpětně ověřovány.

Raby a kol., 2007, *A. coerulescens*

Zde sojky potvrdily schopnost plánování do budoucna při adaptaci svého chování v jiném kompartmentu a povědomí o složkách co, kde, kdy, při znovu nelézání potravy. Podmínka pro testování dlouhodobé paměti byla splněna dlouhým intervalem mezi fázemi experimentu. Existence autoetického povědomí je zde diskutabilní, vzhledem k tomu, že primárně nevíme, jestli mentální reprezentace v budoucnosti je prezentována jako reprezentace sebe sama. Ani autobiografický kontext nebyl testován, z důvodu absence důkazů pro self.

Emery a Clayton, 2001, *A. coerulescens*

V tomto experimentu vykazovaly sojky povědomí o složkách co, kde, kdy při schovávání a nalézání potravy, zároveň došlo k testování dlouhodobé paměti, opět díky dlouhému intervalu. Zde je možná predikce autoetického vědomí (ve smyslu zažité zkušenosti a vlivem na další chování) spolu s autobiografickým kontextem při možném učení se krást potravu.

Burjade a kol., 2012, *C. apella* a *M. tonkeana*

V tomto experimentu, povědomí o www složkách, bylo prokázáno, schopností vybrat si správný předmět, uschovat jej a později ho vyměnit za potravu. Aspekt dlouhodobé paměti byl testován několikahodinovým intervalem mezi jednotlivými fázemi. Autobiografický kontext a autoetické vědomí, nebyly testovány z důvodu nedostatečné integrace self. Zde byla pravděpodobně zvolena nedostatečně přiléhající metoda na přirozené chování makaků.

Boesch a Boesch, 1984, *P. troglodytes verus*

Orangutani v tomto experimentu sbírali vhodné nástroje na rozbití různě tvrdých ořechů. Důkaz o povědomí www složek je, že si pamatovali různé lokace a druhy ořechů, které se na nich vyskytovaly. Důkaz hovořící pro dlouhodobou paměť, je, že se na daná stanoviště vraceli v průběhu delšího období. Náznak autoetického vědomí, by mohl být, že na základě vzdálenosti k ořechům a váze kamenů plánovali svoje návštěvy, kdy pravděpodobně disponovali mentální reprezentací, jak ořechů a

vzdálenosti lokace, ale tak i váhy kamene, kterou by po celou dobu nesli. Důkaz pro autobiografický kontext zde není přítomen.

Roberts a Ilersich, 1989, R. norvegicus

V testu radiálního bludiště byly testovány složky co, kde, kdy, jelikož potkani si pamatovali množství potravy a rameno, kde se nachází, časová složka zde nebyla přímo testována. Dlouhodobá paměť byla potvrzena opětovným navštěvováním ramen s největším množstvím potravy. Zároveň důkazy pro autoetické vědomí a autobiografický kontext, v tomto případě opět chybí.

Zhou, Crystal, Galistell, 2009, R. norvegicus

Zde byla oproti předešlému příkladu integrována i složka kdy, ve smyslu výskytu testování v určité denní době. Povědomí o složkách co, kde, kdy vykazovali potkani větším navštěvováním ramen po krátkém intervalu na rozdíl od dlouhého, toto chování v několika dnech ilustruje zároveň i aspekt dlouhodobé paměti. Autoetické vědomí a autobiografický kontext nebyly opět testovány.

Babb a Crystal, 2005 R. norvegicus

V tomto experimentu byly všechny složky a dlouhodobá paměť potvrzeny podobně jako v předchozím případě (tzn. jinou frekvencí navštěvování ramen po dlouhém a krátkém intervalu v rámci několika dní). Navíc v tomto experimentu bylo použito averzivní podmínění za použití LiCl po dlouhém intervalu, kde byla potrava doplněna, v této souvislosti by se dalo vzdáleně uvažovat o testování autobiografického kontextu ve spojitosti s nevolností. Autoetické vědomí zde nebylo přímo testováno.

Závěr

Episodická i autobiografická paměť mají nepochybně svoje místo na poli vědeckého bádání, však pro potvrzení kognitivních struktur především u živočichů (pokud je to možné) bude třeba ještě mnoho dílčích výzkumů. I přes velkou komplexitu paměti jako takové, zkoumání velmi napomáhají nové nálezy jak z oblasti etologické, kognitivně-psychologické, tak i z neurobiologického oboru.

Literatura

(* sekundární zdroj)

- ALLEN, Timothy A. a Norbert J. FORTIN, 2013. The evolution of episodic memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* [online]. 18. 6., **110**, 10379–10386. ISSN 0027-8424.
- ALME, Charlotte B., Chenglin MIAO, Karel JEZEK, Alessandro TREVES, Edvard I. MOSER a May-Britt MOSER, 2014. Place cells in the hippocampus: Eleven maps for eleven rooms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* [online]. 30. 12., 111(52), 18428–18435. ISSN 0027-8424.
- ARZY, Shahar, Sven COLLETTE, Silvio IONTA, Eleonora FORNARI a Olaf BLANKE, 2009. Subjective mental time: the functional architecture of projecting the self to past and future. *European Journal of Neuroscience* [online]. 11., **30**(10), 2009–2017. ISSN 0953-816X.
- ATANCE, Cristina M. a Laura K. JACKSON, 2009. The development and coherence of future-oriented behaviors during the preschool years. *Journal of Experimental Child Psychology* [online]. 4., **102**(4), 379–391. ISSN 0022-0965.
- BABB, S. J. a J. D. CRYSTAL, 2005. Discrimination of what, when, and where: Implications for episodic-like memory in rats. *Learning and Motivation* [online]. 5., **36**(2), 177–189. ISSN 0023-9690.
- BADDELEY, A., 2000. The episodic buffer: a new component of working memory? *Trends in Cognitive Sciences* [online]. 11., **4**(11), 417–423. ISSN 1364-6613.
- BAR, Moshe, 2007. The continuum of „looking forward," and paradoxical requirements from memory. *Behavioral and Brain Sciences* [online]. 6., **30**(3), 315–+. ISSN 0140-525X.
- BAYLEY, P. J. a L. R. SQUIRE, 2003. The medial temporal lobe and declarative memory., T. ONO, G. MATSUMOTO, R. R. LLINAS, A. BERTHOZ, R. NORGREN, H. NISHIJO a R. TAMURA, ed. *Cognition and Emotion in the Brain*. Amsterdam: Elsevier Science Bv, s. 245–259. ISBN 978-0-444-51244-4.
- BIRD, Chris M. a Neil BURGESS, 2008. The hippocampus and memory: insights from spatial processing. *Nature Reviews Neuroscience* [online]. 9(3), 182–194. ISSN 1471-003X.
- BOESCH, Christophe a Hedwige BOESCH, 1984. Mental map in wild chimpanzees: An analysis of hammer transports for nut cracking. *Primates* [online]. **25**(2), 160–170. ISSN 0032-8332, 1610-7365.
- BORN, Jan a Ines WILHELM, 2012. System consolidation of memory during sleep. *Psychological Research-Psychologische Forschung* [online]. 3., **76**(2), 192–203. ISSN 0340-0727.
- BURGESS, N., E. A. MAGUIRE a J. O'KEEFE, 2002. The human hippocampus and spatial and episodic memory. *Neuron* [online]. 15. 8., **35**(4), 625–641. ISSN 0896-6273.
- CLAYTON, N. S. a A. DICKINSON, 1998. Episodic-like memory during cache recovery by scrub jays. *Nature* [online]. 17. 9., **395**(6699), 272–274. ISSN 0028-0836.
- CONWAY, M. A., 2005. Memory and the self. *Journal of Memory and Language* [online]. **53**(4), 594–628. ISSN 0749-596X. Dostupné z: doi:10.1016/j.jml.2005.08.005
- CONWAY, Martin A. Memory and the self☆. *Journal of Memory and Language* [online]. 2005, 53(4), 594-628 [cit. 2017-02-11].DOI:10.1016/j.jml.2005.08.005.ISSN0749596x.
- CONWAY, Martin A. Episodic memories. *Neuropsychologia* [online]. 2009, **47**(11), 2305-2313 [cit. 2017-04-25]. DOI: 10.1016/j.neuropsychologia.2009.02.003. ISSN 00283932.
- CONWAY, M. A., Q. WANG, K. HANYU a S. HAQUE, 2005. A cross-cultural investigation of autobiographical memory - On the universality and cultural variation of the reminiscence bump. *Journal of Cross-Cultural Psychology* [online]. 11., **36**(6), 739–749. ISSN 0022-0221.
- CORKIN, S., 1968. Acquisition of Motor Skill After Bilateral Medial Temporal-Lobe Excision. *Neuropsychologia* [online]. **6**(3), 255-. ISSN 0028-3932.
- CORKIN, Suzanne. TIMELINE: What's new with the amnesic patient H.M.? *Nature Reviews Neuroscience* [online]. 2002, 3(2), 153-160 [cit. 2017-02-05]. DOI: 10.1038/nrn726. ISSN 1471003X
- CORREIA, Sergio P. C., Anthony DICKINSON a Nicola S. CLAYTON, 2007. Western scrub-jays anticipate future needs independently of their current motivational state. *Current Biology* [online]. 15. 5., **17**(10), 856–861. ISSN 0960-9822.
- CRYSTAL, Jonathon D., 2016. Comparative Cognition: Action Imitation Using Episodic Memory. *Current Biology*. 5. 12., **26**(23), R1226–R1228. ISSN 0960-9822.

- CRYSTAL, Jonathon D., 2010. Episodic-like memory in animals. *Behavioural Brain Research* [online]. 31. 12., 215(2), 235–243. ISSN 0166-4328.
- DENNETT, D. (1991) *Consciousness Explained*, Little Brown & Co.
- ECE, Berivan a Sami GULGOZ, 2014. The Impact of Suppressing the Typical Life Events on the Reminiscence Bump. *Applied Cognitive Psychology* [online]. 10., 28(5), 702–710. ISSN 0888-4080.
- EICHENBAUM, H., 2013. Memory on time. *Trends in Cognitive Sciences*, 17(2), s.88.
- FISKE KE a PILLEMER DB. Adult recollections of earliest childhood dreams: a cross-cultural study. *Memory* (Hove, England) [online]. 2006, 14(1), 57-67 [cit. 2017-04-25]. ISSN 09658211.
- GALLAGHER, S., 2000. Philosophical conceptions of the self: implications for cognitive science. *Trends in Cognitive Sciences* [online]. 4(1), 14–21. ISSN 1364-6613. Dostupné z: doi:10.1016/S1364-6613(99)01417-5
- GILBOA, Asaf. Autobiographical and episodic memory—one and the same? *Neuropsychologia* [online]. 2004, 42(10), 1336-1349 [cit. 2017-03-08]. DOI: 10.1016/j.neuropsychologia.2004.02.014. ISSN 00283932.
- HABERMAS, T. a S. BLUCK, 2000. Getting a life: The emergence of the life story in adolescence. *Psychological Bulletin* [online]. 9., 126(5), 748–769. ISSN 0033-2909.
- HAMILTON, Trevor J., Allison MYGGLAND, Erika DUPERRAULT, Zacnicte MAY, Joshua GALLUP, Russell A. POWELL, Melike SCHALOMON a Shannon M. DIGWEED, 2016. Episodic-like memory in zebrafish. *Animal Cognition* [online]. 11., 19(6), 1071–1079. ISSN 1435-9448.
- HERMAN, L. M., D. S. MATUS, E. Y. K. HERMAN, M. IVANCIC a A. A. PACK, 2001. The bottlenosed dolphin's (*Tursiops truncatus*) understanding of gestures as symbolic representations of its body parts. *Animal Learning & Behavior* [online]. 8., 29(3), 250–264. ISSN 0090-4996.
- HOFFMAN, Megan L., Michael J. BERAN a David A. WASHBURN, 2009. Memory for „What“, „Where“, and „When“ Information in Rhesus Monkeys (*Macaca mulatta*). *Journal of Experimental Psychology-Animal Behavior Processes* [online]. 4., 35(2), 143–152. ISSN 0097-7403.
- HOLLAND, Stephen M. a Tom V. SMULDERS, 2011. Do humans use episodic memory to solve a What-Where-When memory task? *Animal Cognition* [online]. 1., 14(1), 95–102. ISSN 1435-9448.
- JOZET-ALVES, Christelle, Marion BERTIN a Nicola S. CLAYTON, 2013. Evidence of episodic-like memory in cuttlefish. *Current Biology* [online]. 2. 12., 23(23), R1033–R1035. ISSN 0960-9822.
- LEARMONTH, Amy E., Nora S. NEWCOMBE a Janellen HUTTENLOCHER. Toddlers' Use of Metric Information and Landmarks to Reorient. *Journal of Experimental Child Psychology* [online]. 2001, 80(3), 225-244 [cit. 2017-04-25]. DOI: 10.1006/jecp.2001.2635. ISSN 00220965.
- LEGRAND, Dorothee, 2007. Subjectivity and the body: Introducing basic forms of self-consciousness. *Consciousness and Cognition* [online]. 9., 16(3), 577–582. ISSN 1053-8100.
- LEVY, D. A., J. R. MANNS, R. O. HOPKINS, J. J. GOLD a L. R. SQUIRE, 2003. Impaired visual and odor recognition memory span in patients with hippocampal lesions. *Learning & Memory* [online]. 12., 10(6), 531–536. ISSN 1072-0502.
- MACDONALD, Christopher J., Kyle Q. LEPAGE, Uri T. EDEN a Howard EICHENBAUM, 2011. Hippocampal “Time Cells” Bridge the Gap in Memory for Discontiguous Events. *Neuron* [online]. 71(4), 737–749. ISSN 0896-6273.
- MAGUIRE, E. A., 2001. Neuroimaging studies of autobiographical event memory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* [online]. 29. 9., 356(1413), 1441–1451. ISSN 0962-8436.
- MARR, D., 1971. Simple Memory - Theory for Archicortex. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* [online]. 262(841), 23-. ISSN 0962-8436. Dostupné z: doi:10.1098/rstb.1971.0078
- MCBRIDE, Dawn M. a Barbara Anne DOSHER. A comparison of forgetting in an implicit and explicit memory task. *Journal of Experimental Psychology: General* [online]. 1997, 126(4), 371-392 [cit. 2017-04-25]. DOI: 10.1037/0096-3445.126.4.371. ISSN 1939-2222.
- NEWCOMBE, Nora S., Marianne E. LLOYD a Kristin R. RATLIFF. DEVELOPMENT OF EPISODIC AND AUTOBIOGRAPHICAL MEMORY: A COGNITIVE NEUROSCIENCE PERSPECTIVE. *Advances in Child Development and Behavior* [online]. 2007, 35, 37-85 [cit. 2017-02-05]. DOI: 10.1016/B978-0-12-009735-7.50007-4. ISSN 00652407
- * NOLEN-HOEKSEMA, Susan. *Psychologie Atkinsonové a Hilgarda*: [Orig.: Atkinson & Hilgard's introduction to psychology]. Vyd. 3., přepřac. Přeložil Hana ANTONÍNOVÁ. Praha: Portál, 2012. ISBN 978-80-262-0083-3.

- OLKOWICZ, Seweryn, Martin KOCOUREK, Radek K. LUCAN, Michal PORTES, W. Tecumseh FITCH, Suzana HERCULANO-HOUZEL a Pavel NEMEC, 2016. Birds have primate-like numbers of neurons in the forebrain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* [online]. 28. 6., **113**(26), 7255–7260. ISSN 0027-8424.
- * PLHÁKOVÁ, Alena. *Učebnice obecné psychologie*. Praha: Academia, 2004. ISBN 80-200-1086-6.
- RABY, C. R., D. M. ALEXIS, A. DICKINSON a N. S. CLAYTON, 2007. Planning for the future by western scrub-jays. *Nature* [online]. 22. 2., **445**(7130), 919–921. ISSN 0028-0836.
- RATHBONE, Clare J., Chris J. A. MOULIN a Martin A. CONWAY, 2008. Self-centered memories: The reminiscence bump and the self. *Memory & Cognition* [online]. 1. 12., **36**(8), 1403–1414. ISSN 0090-502X, 1532-5946.
- REEBS, S. G. a M. LAGUE, 2000. Daily food-anticipatory activity in golden shiners: A test of endogenous timing mechanisms. *Physiology & Behavior* [online]. 1. 7., **70**(1–2), 35–43. ISSN 0031-9384.
- RODRIGUEZ, F., J. C. LOPEZ, J. P. VARGAS, Y. GOMEZ, C. BROGLIO a C. SALAS, 2002. Conservation of spatial memory function in the pallial forebrain of reptiles and ray-finned fishes. *Journal of Neuroscience*. 1. 4., **22**(7), 2894–2903. ISSN 0270-6474.
- ROEDIGER, HI a Kb MCDERMOTT, 1995. Creating False Memories - Remembering Words Not Presented in Lists. *Journal of Experimental Psychology-Learning Memory and Cognition* [online]. **21**(4), 803–814. ISSN 0278-7393. Dostupné z: doi:10.1037/0278-7393.21.4.803
- ROSENBAUM, R. S., S. KOHLER, D. L. SCHACTER, M. MOSCOVITCH, R. WESTMACOTT, S. E. BLACK, F. Q. GAO a E. TULVING, 2005. The case of KC: Contributions of a memory-impaired person to memory theory. *Neuropsychologia* [online]. **43**(7), 989–1021. ISSN 0028-3932.
- RUBIN, D. C., T. A. RAHHAL a L. W. POON, 1998. Things learned in early adulthood are remembered best. *Memory & Cognition* [online]. 1., **26**(1), 3–19. ISSN 0090-502X.
- SALZ, Daniel M., Zoran TIGANJ, Srijesa KHASNABISH, Annalyse KOHLEY, Daniel SHEEHAN, Marc W. HOWARD a Howard EICHENBAUM, 2016. Time Cells in Hippocampal Area CA3. *Journal of Neuroscience* [online]. 13. 7., **36**(28), 7476–7484. ISSN 0270-6474, 1529-2401.
- SAUVAGE, Magdalena M., Norbert J. FORTIN, Cullen B. OWENS, Andrew P. YONELINAS a Howard EICHENBAUM, 2008. Recognition memory: opposite effects of hippocampal damage on recollection and familiarity. *Nature Neuroscience* [online]. 1., **11**(1), 16–18. ISSN 1097-6256.
- SCHACTER, Daniel L. a Endel. TULVING. *Memory systems 1994*. Cambridge, Mass.: MIT Press, c1994. ISBN 0262193507
- SCHWARTZ, B. L., M. R. COLON, I. C. SANCHEZ, I. A. RODRIGUEZ a S. EVANS, 2002. Single-trial learning of „what" and „who" information in a gorilla (*Gorilla gorilla gorilla*): implications for episodic memory. *Animal Cognition* [online]. 6., **5**(2), 85–90. ISSN 1435-9448.
- SKOV-RACKETTE, Shannon I., Noarn Y. MILLER a Sara J. SHETTLEWORTH, 2006. What-where-when memory in pigeons. *Journal of Experimental Psychology-Animal Behavior Processes* [online]. 10., **32**(4), 345–358. ISSN 0097-7403.
- SPERLING, G., 1967. Successive Approximations to a Model for Short Term Memory. *Acta Psychologica* [online]. **27**, 285-. ISSN 0001-6918. Dostupné z: doi:10.1016/0001-6918(67)90070-4
- SUDDENDORF, T. a J. BUSBY, 2003. Mental time travel in animals? *Trends in Cognitive Sciences* [online]. 9., **7**(9), 391–396. ISSN 1364-6613.
- SUZUKI, W. A., 2003. Episodic memory signals in the rat hippocampus. *Neuron* [online]. 18. 12., **40**(6), 1055–1056. ISSN 0896-6273. 06-7
- TULVING, Endel a Wayne DONALDSON, ed. *Organization of memory*. New York: Academic Press, 1972.
- TULVING, E., 1985. Memory and Consciousness. *Canadian Psychology-Psychologie Canadienne* [online]. **26**(1), 1–12. ISSN 0708-5591. 7
- TULVING, E., 2002. Episodic memory: From mind to brain. *Annual Review of Psychology* [online]. **53**, 1–25. ISSN 0066-4308. Dostupné z: doi:10.1146/annurev.psych.53.100901.135114
- VARGHA-KHADEM, F. a M. MISHKIN, 1997. Speech and language outcome after hemispherectomy in childhood. In: I. TUXHORN, H. HOLTHAUSEN a H. BOENIGK, ed. *Paediatric Epilepsy Syndromes and Their Surgical Treatment*. London: John Libbey & Co, s. 774–784. ISBN 978-0-86196-536-6.
- ZHOU, Wenyi a Jonathon D. CRYSTAL, 2009. Evidence for remembering when events occurred in a rodent model of episodic memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* [online]. 9. 6., **106**(23), 9525–9529. ISSN 0027-8424.