

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Bc. Tomáš Urbánek

Změny epizodické paměti na základě nových podnětů

Changes of episodic memory on basis of new stimulus

Bakalářská práce

Vedoucí práce: doc. MUDr. Petr Zach, CSc.

Praha, 2020

Poděkování:

Na tomto místě bych chtěl velmi poděkovat vedoucímu práce doc. MUDr. Petru Zachovi, CSc. a doc. RNDr. Antonu Markošovi, CSc., za inspirativní konzultace k tématu paměti, za poznámky a komentáře při zpracování tématu, za otevřenost novým pohledům na problematiku a za čas, který mi oba při zpracování tématu věnovali. Zároveň bych chtěl poděkovat MUDr. Anně Dejmkové a Ing. Radku Galabovovi za postřehy k tématu a komentáře při korekturách práce. V neposlední řadě bych rád poděkoval rodičům za podporu při studiu.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu pouze obsahuje pasáže, které byly součástí mé bakalářské práce podané v roce 2019, avšak neobhájené. Tuto práci lze tedy nahlížet jako přepracovanou verzi na základě předložených připomínek.

V Praze 9. ledna 2020

podpis

Abstrakt

Paměť je z neurobiologického hlediska definována jako schopnost vstřípit, zpracovat a následně si vybavit informace, s nimiž se organismus setkal. Díky této schopnosti je organismus schopen účinněji reagovat na další příchozí podněty. Paměť ovšem není unimodální. Jednou z jejích částí je tzv. epizodická paměť (EP) zahrnující kontextuálně bohaté vzpomínky z osobní minulosti. Cílem práce je zaměřit se na změny EP, které se projeví při vybavení.

Klíčová slova: paměť, vybavení, epizodická paměť, mozek, změny

Abstract

Memory is defined from the neurobiological point of view as the ability to store, consolidate and subsequently recall information that the organism encountered. Thanks to this ability the organism is able to respond more effectively to other incoming stimuli. However, memory is not unimodal. One of its parts is the so-called episodic memory (EP) including contextually rich memories of personal past. The aim of the work is to focus on the EP changes that will be shown during recall.

Key words: memory, recall, episodic memory, brain, changes

Seznam zkratk:

ACC	anteriorní cingulární kůra
AD	Alzheimerova choroba
BDNF	brain-derived neurotrophic factor
BMP	bazální perinatální matrice
CNS	centrální nervová soustava
CTT	teorie kompetitivní paměťové stopy
DNA	deoxyribonukleová kyselina
EEG	elektroencefalografie
EP	epizodická paměť
fMRI	funkční magnetická rezonance
HERA	hemispheric encoding/retrieval asymmetry
LTD	long-term depression
LTP	long-term potentiation
MTL	mediální temporální lalok
MTT	mentální cestování časem
MTT	teorie mnohonásobných paměťových stop
NC	Nobelova cena
PCR	polymerase chain reaction
PET	pozitronová emisní tomografie
PTSD	posttraumatická stresová porucha
SAI	Self-Administered interview
SMSC	standardní model systémové konsolidace
WWW	What? When? Where? - model typu epizodické paměti

Obsah

1. Úvod	1
2. Kategorie paměti z hlediska psychologie	3
2.1. Senzorická paměť	3
2.2. Krátkodobá paměť	4
2.3. Pracovní paměť	5
2.4. Dlouhodobá paměť	5
3. Výzkum paměti a vybavení z pohledu	8
3.1. Neurobiologie	8
3.1.1. Z hlediska anatomie	8
3.1.2. Z hlediska buněčné biologie	10
3.1.3. Z hlediska genetiky	12
3.2. Psychologie a psychiatrie	13
4. Epizodická paměť a změny projevující se při vybavení	16
4.1. Teorie epizodické paměti	16
4.1.1. Remember a know	17
4.1.2. Mentální cestování časem	17
4.1.3. Model WWW	17
4.1.4. Teorie konsolidace paměťové stopy	18
4.2. Patologie epizodické paměti	19
4.3. EP v dětství	20
4.4. Změny epizodické paměti	20
4.4.1. Subjektivnost vnímání, falešné vzpomínky	21
4.4.2. Očitá svědectví	22
5. Závěr	25
6. Bibliografie	26

1. Úvod

Voliéra s ptáky, vosková tabulka, pokoje v domě či kraví žaludek – jsou metafory používané filozofy, psychology, vědci a dalšími, aby charakterizovali paměť [1]. Ta sice může připomínat knihovnu, v níž je nutno pouze dohledat správné oddělení s poličkou, kde nalezneme, co bylo dříve uloženo (obdobný pohled na paměť býval např. v soudnictví značně rozšířený). Další a další výzkumy ovšem ukazují, že paměť může být sice neobvykle podrobná (jako např. ta vizuální u kreslíře Stephena Wiltshirea) [2], ale i nevědomě značně proměnlivá [3].

Podstatou paměti se lidé zabývají již stovky a tisíce let. Přirovnání k voskové tabulce pochází z Platónova spisu *Theaetetus* a již v něm se objevují myšlenky, které jsou stále předmětem bádání. Kupříkladu je ve spisu paměť nazvána matkou múz [1]. Nepochybně pro popis kognitivních procesů používá současná věda odlišné pojmy, než jsou múzy, ale otázka, jakým způsobem člověk tvoří nová díla a zda jsou výslovnou re-konstrukcí z paměti, zůstává. I z tohoto důvodu nemá paměť jednoznačnou definici, tak jako např. chlorofyl, mitochondrie či nervová buňka. Pro potřebu neurobiologie se pro paměť u živočichů ustálila definice coby procesu nervové soustavy o třech fázích, které se v angličtině označují jako 1) *encoding* 2) *storage* a 3) *recall* (překládáno např. jako *vštípení*, *uchování* a *vybavení*) [4]. Toto pojetí je mnohem konkrétnější, ale je dobré brát v úvahu, že při něm došlo k redukci. Často jsou totiž opomíjeny další orgánové soustavy a jejich podíl na paměti organismu – např. paměť imunitního systému [5] či pohybového systému [6].

V práci se budu věnovat především fázi označované *recall* (někdy také jako *retrieval* či *recollection* [7]). Vzhledem k dominanci angličtiny, coby současného jazyka vědy, dochází někdy k ponechání původního cizojazyčného výrazu, někdy k překladu, který může být částečný nebo úplný. Tento proces není ustálený, a proto často dochází k vytváření mnoha termínů pro daný jev. To je umocněno i multidisciplinárním zájmem o paměť. Pro anglický pojem *recall* se v odborné literatuře vžil překlad *vybavení*. Běžnější český obrat pro proces oživení vzpomínky je *vzpomínání*. Ovšem tento pojem je v angličtině používán i v překladu *remembering* a bezprostředně asociuje tzv. epizodickou paměť (EP). Proto se v práci přidržím pojmu *vybavení*, i když jeho užití v textu nebude třeba vždy znít plynule.

Jak z pohledu jedince, tak i druhu, je paměť nezbytně důležitá pro přežití. Proto se s ní můžeme setkat u naprosto rozdílných organismů. Avšak pro účely práce se zaměřím pouze na paměť lidskou, max. na modely, které se blíží lidské paměti. Tato kognitivní funkce provází jedince od prvního okamžiku. Ty nejranější fáze jsou v současné době těžko testovatelné, a proto se primárně zaměřím na období po narození a výrazně na tu část, kde si jedinec již

osvojit řeč. Jak přesně si dokážeme události ze života vybavit, je dosud nezodpovězená otázka. Mnozí by si přáli pamatovat si více a méně zapomínat (z dlouhodobého hlediska může takový postoj vést ke skleslosti, ale bezprostředně to neznamená, že by v paměťových testech tito jedinci měli horší výsledky než ti z kontrolní skupiny) [8]. Vybavení vzpomínky může být pro organismus paralyzující, ať už k němu nemůže dojít vůbec a jedinec si tuto absenci neuvědomuje (např. v důsledku progresu Alzheimerovy choroby (AD) ztráta mj. epizodické a sémantické paměti [9]) anebo naopak k vybavení dojde ve velké intenzitě (např. při posttraumatické stresové poruše (PTSD)), u níž minimální vodítko, vedoucí ke vzpomínce, daného jedince paralyzuje a složitými technikami je pak třeba prudké vybavení traumatu usměrnit [10]. Dalším problémem spojeným s vybavením vzpomínky jsou změny, k nimž v průběhu času dochází. Proto vzpomínka není přesným záznamem minulosti, ale aktuálním náhledem organismu na minulost. Cílem práce je představit v literární rešerši právě tyto změny v EP.

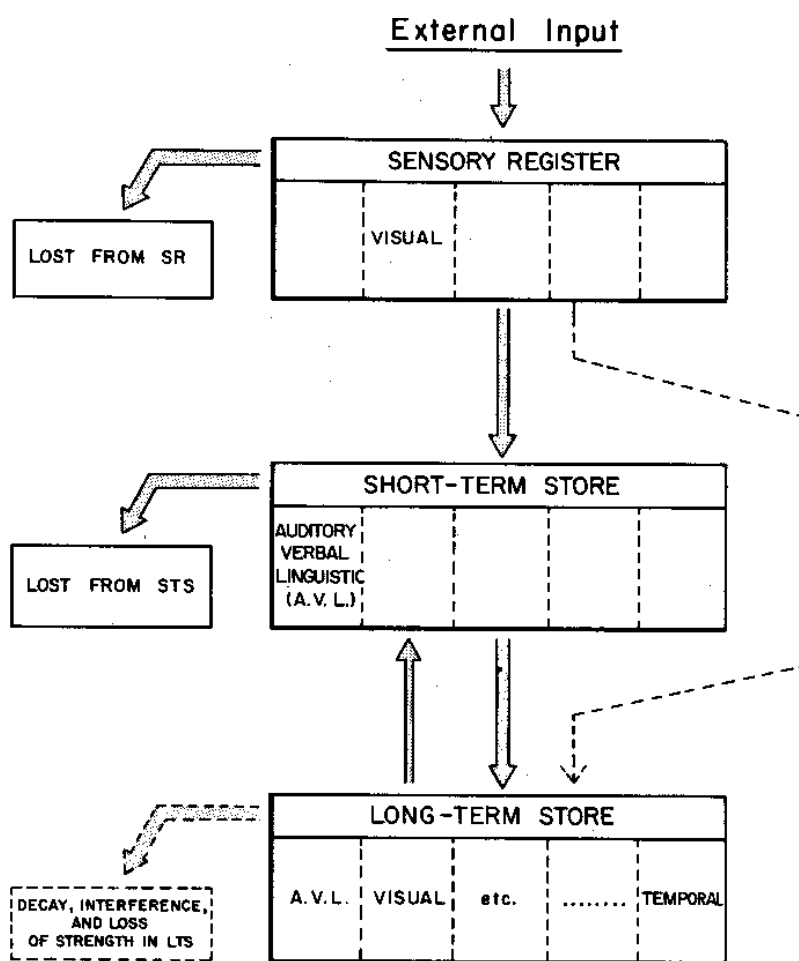
Práce je členěná do tří oddílů. První si klade za cíl představit problematiku paměti z pohledu psychologie. Ve druhé části bude uvedeno několik odlišných oborových pohledů na proces vybavení. A závěrečná kapitola bude věnována epizodické paměti - teoriím, které jí vymezují; patologii; proměnám vzhledem k věku a změnám v závislosti na zkušenostech organismu.

2. Kategorie paměti z hlediska psychologie

Způsob, jakým se o paměti v současnosti uvažuje, vychází výrazně z terminologie psychologie. Důvodem byla potřeba kategorizovat patologické stavy, což přineslo obrovskou výhodu v přístupu k pacientům¹. Pokud není možné rozlišovat jednotlivé kategorie, není ani možné dobře popsat typ a závažnost poruchy. Tento proces rozlišování nadále pokračuje. Též EP je zejména psychologickým termínem a proto následující kapitola představuje typy paměti (viz. mj obr. 1) za účelem vytvoření kontextu pro následující části práce.

2.1. Senzorická paměť

Senzorický sklad je komponenta paměti, která je zařazena hned po registraci podnětů [12]. Doba, po níž jsou informace dostupné k ověření paměťové stopy, se počítá v řádu milisekund (v případě ikonické [13] a v rozsahu 2 sekund (v případě echoické [14; str. 189]. Patologie sensorické paměti nemusí být vyhodnocena jako porucha paměti, nýbrž jako patologie pozornosti. Velmi často se dělí podle sensorické modality na ikonickou (tedy zrakový systém), echoickou (sluchový systém) a někdy i haptickou. Ikonická část byla studována v šedesátých letech Georgem Sperlingem. Během



Obr. 1 – Atkinsonův a Shiffrinův model paměti definovaný podle časového kritéria [12]

external input – informace z vnějšího prostředí, short-term store – krátkodobá paměť, long-term store – dlouhodobá paměť

¹ Příkladem z počátku 20. století může být případ amnestické pacientky švýcarského neurologa Édouarda Claparèda. Ten si před podáním ruky s pacientkou do dlaně schoval špendlík. Během dalších setkání již pacientka lékaři váhala ruku podat, ale nedokázala explicitně zdůvodnit proč [11]. Experiment poukázal na odlišnosti ve výbavnosti toho, co dnes nazýváme jako implicitní (reakce na bolestivý podnět při podání ruky) a explicitní paměť (vlastní událost podání ruky).

pokusu prezentoval probandům tabulku písmen o čtyřech sloupcích a třech řádcích. Stimul byl prezentován po dobu 50 milisekund. Za takových podmínek docházelo k výbavnosti okolo 4–5 písmen. Avšak pokud se Sperling zeptal na konkrétní řadu, byli účastníci schopni vyjmenovat daná písmena právě dotazované části [13]. Ukázalo se tak, že se v krátké době z paměti ztrácejí informace, které jsou dosažitelné při bezprostředním zaměření pozornosti. Vzhledem k tomu se mnohé pokusy na pozornost a senzoryckou paměť podobají. U echoické paměti byly stimuly např. prezentovány do sluchátek, přičemž do každého z nich byla reprodukována jiná zvuková stopa. Mohlo by se zdát, že takový laboratorní postup se vymyká běžné zkušenosti, ale cílem experimentátorů bylo mj. nasimulovat tzv. situaci koktejlové party, kde účastník věnuje zpravidla pozornost jedné osobě, avšak mimoděk jsou zpracovány informace z dalších hovorů [15]. Tento koncept se nadále rozvíjí a přehodnocuje [16].

2.2. Krátkodobá paměť

V roce 1890 přišel americký psycholog William James s myšlenkou rozdělení paměti na primární a sekundární [17]. Vzpomínky řadil do jedné či druhé skupiny podle toho, jaký uplynul od dané události nebo učení faktu časový úsek a zda si byl jedinec tohoto časového odstupu vědom. Tímto krokem započal výzkum typů paměti, který se nejčastěji řídí podle kritérií 1) trvání, 2) kapacity, 3) mechanismu zapomínání, 4) vlivu mozkového poškození [14; str. 192].

S pojmem krátkodobé paměti se často spojuje výzkum George Millera, který navázal na Ebbinghausovy pokusy. Zjistil, že pro většinu populace je možné si v tomto paměťovém skladu uchovat po krátký čas 7 položek (angl. *chunks*) +/- 2 [18]). Může se jednat o jednotlivá písmena, ale jestliže některá dohromady dávají pro jedince smysluplný celek (např. MOBIBO - jako zkratka studijního oboru na Přírodovědecké fakultě Univerzity Karlovy, která označuje Molekulární biologii a biochemii organismů), pak se takový soubor písmen bere jako jedna položka.

Jako důležitá kritéria pro rozdělení krátkodobé a dlouhodobé paměti jsou z hlediska chování 1) doba trvání a 2) kapacita. Avšak k těmto dvěma podmínkám lze nalézt případy rozrušující ostrou hranici obou typů paměti [19]. Zároveň klinická zkušenost ukázala pochybnosti ohledně jednotného pohledu na krátkodobou paměť, a proto byl navržen další model tzv. pracovní paměti.

2.3. Pracovní paměť

Označení pracovní paměť (angl. *working memory*) je občas zaměňováno s termínem krátkodobé paměti (angl. *short-term memory*), ale jedná se v odborné literatuře o dva různé koncepty. Samotný pojem pracovní paměti byl použit již Millerem v roce 1960, ale k jeho rozšíření a bližší specifikaci došlo v roce 1974 zásluhou vědců Baddeleyho a Hitcha [19]. Pracovní paměť nepochybně pracuje s prvky, které jsou vlastní krátkodobé paměti, ale má přesah, který jde nad rámec této kategorie.

Jednou z odlišností pracovní paměti je její strukturovanost na několik složek. Ta dříve zahrnovala 3 komponenty – 1) fonologickou smyčku (zpracování zvukové informace) 2) vizuospeciální náčrtník (zpracování vizuální informace) a 3) centrální jednotku (systém, nadřazený dvěma předchozím, který je jakýmsi operátorem informací). Dodatečně byl Baddeley model doplněn ještě o 4) epizodický buffer (pracující s informacemi z dlouhodobé paměti a řízený centrální jednotkou) [20]. K důkazu oddělení jednotlivých složek pracovní paměti byl proveden experiment, při němž měli probandi rozhodovat o dalším tahu v šachové partii. Během procesu rozhodování měly různé skupiny zadané paralelní úkoly zaměstnávající jednotlivé složky pracovní paměti – fonologickou smyčku (pravidelným vyslovováním anglického výrazu *the* a to jednou za 1s), vizuospeciální náčrtník (postupným stiskem kláves čtvercové klávesnice rozdělenou na 4x4 pole), centrální jednotku (akustickým vyslovováním náhodných hlásek v rychlosti 1 písmeno za 1s). Výsledky ukázaly, že proces rozhodování byl výrazněji narušen paralelním zapojením vizuospeciálního náčrtníku a centrální jednotky. Naopak využití fonologické smyčky větší problém šachistům nečinilo [21]. Při učení nových vizuálních a speciálních informací využívá centrální jednotka rozsáhlejší oblasti mozku (11 483 mm³), kdežto u informací, které je možné integrovat s předchozími znalostmi, je tento rozsah méně než poloviční (4368 mm³) [22].

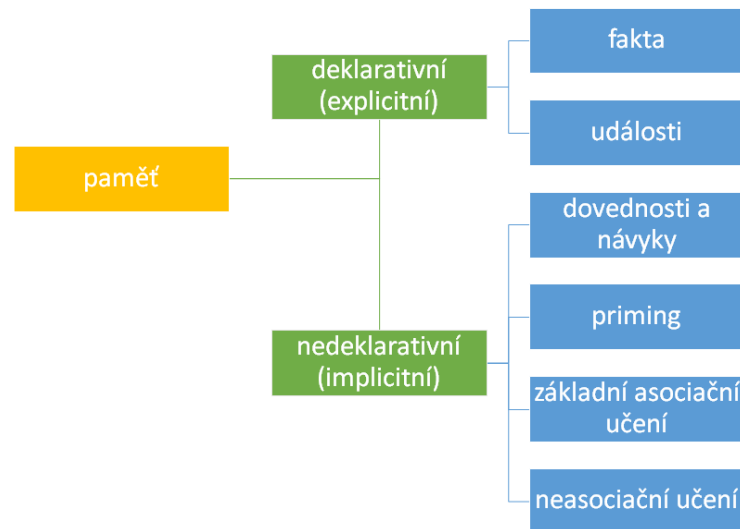
Model pracovní paměti se nadále rozvíjí díky unikátním případům, které se vymykají běžné zkušenosti. Např. s násobením dvou jednociferných čísel nebude mít standardně pokusná osoba velké problémy. U dvojciferných bude potřebný čas k nalezení správné odpovědi delší. Tréninkem však lze dosáhnout i násobení z paměti tří- a čtyřciferných čísel. Pro tuto schopnost se zavedl pojem dlouhodobá pracovní paměť [23].

2.4. Dlouhodobá paměť

Podobně jako v případě krátkodobé paměti se systematická terminologie dlouhodobé paměti začala rozvíjet zároveň se zkušenostmi s péčí o amnestické pacienty. James [17]

ji nazýval sekundární. Později se název změnil a ustálil jako dlouhodobá paměť (angl. *long-term memory*). Jak již název napovídá, rozhodujícím kritériem je časové měřítko.

Dlouhodobou paměť lze dále členit na dvě podkategorie (viz obr. 2): 1) deklarativní paměť a 2) nedeklarativní paměť. Hlediskem je zde schopnost verbalizovat příslušné informace - do kategorie deklarativní např. spadá vyprávění o cestě k moři a do kategorie nedeklarativní lze např. zařadit motorickou



Obr. 2 – Squirřův a Zola-Morganův model dlouhodobé paměti [110]

schopnost, jak jezdit na kole (lze sice verbálně (tedy deklarativně) popsat vyvíjení tlaku na šlapky kola a udržování těžiště, ale toto samotné sdělení nezaručí tomu, kdo prvně sedá na kolo, že při jízdě neztratí rovnováhu). Někdy se pro tyto dvě kategorie používají termíny explicitní a implicitní paměť (podle přítomnosti vědomé složky).

Případy amnestických pacientů ukázaly, že tyto dva systémy potřebují ke svému fungování odlišné neuroanatomické oblasti, a tedy může dojít k poškození jedné, avšak bez výrazného deficitu u druhé kategorie. Příkladem takového stavu může být případ pacienta H. M., dnes již známý pod celým jménem Henry Gustav Molaison (1926-2008). Ten do svých 27 let trpěl těžkými epileptickými záchvaty. Zdá se, že jejich etiologií nebyly komplikace při porodu (i když chybějí podrobnější záznamy), ale buď dědičné hledisko (příbuzní z otcovy strany trpěli epilepsií) nebo úraz na kole v sedmi letech, po kterém Henry zůstal na chvíli v bezvědomí. Epilepsie se pak u něj rozvinula v deseti letech a stupňovala se do intenzity 10 menších příhod (*petit mal*) během dne a jedné velké během týdne [24]. V roce 1953 bylo rozhodnuto o chirurgickém zákroku, během něhož mu byla odebrána epileptická ložiska lokalizovaná v mediálních temporálních lalocích (odebráno bylo bilaterálně celkem 5 struktur – prepyrififormní gyrus, uncus, amygdala, hipokampus, a parahipokampální gyrus). V důsledku operace došlo k výraznému odeznění velkých epileptických záchvatů; menší přetrvávaly, ale v pozměněné podobě, která spolu s medikací pomohla dostat onemocnění pod kontrolu. Avšak důsledkem odebrání struktur v okolí hipokampu došlo k rozsáhlé anterográdní amnézii. H. Molaison trpěl velice vážnou amnézií z hlediska deklarativní paměti. Nepamatoval si osoby

z nemocnice, které se o něj staraly, nepamatoval si, co viděl v televizi nebo jestli už snídal (nicméně i to mělo své výjimky – po smrti rodičů si dokázal někdy vzpomenout, že již zemřeli). Na druhou stranu při některých kognitivních úlohách se dopad operace na paměť neprojevil. To se prokázalo při testování procedurální paměti. H. Molaison měl při jedné z úloh před sebou na papíře dvě předtištěné pěticípé hvězdy, z nichž ta menší byla umístěna do středu větší. Úkolem bylo vést linku v prostoru mezi větší a menší hvězdou, ale přímý pohled na ruku nebyl umožněn. H. Molaison se na vedení tahu mohl dívat pouze přes zrcadlo umístěné za předtištěným vzorem. Přímý pohled byl zastíněný deskou. Pacient úkol opakoval po dobu tří dnů, každý den desetkrát. Mezi jednotlivými pokusy trpěl výpadky epizodické paměti, takže si předchozí průběh testování nepamatoval. Počet přejetí tužkou přes hranice jedné nebo druhé hvězdy se však s postupem provádění úkolu signifikantně snižoval [25]. Bylo proto možné učinit závěr, že implicitní paměť nebyla zákrokem zasažena tak, jako paměť deklarativní.

Obě komponenty se dále dělí na další složky. V případě deklarativní paměti se jedná o epizodickou a sémantickou paměť [26]. Epizodická zahrnuje např. vzpomínky na školní den, kdy je možné popsat sled událostí. V případě sémantické paměti se jedná o konkrétní fakta, jako např. že v roce 1348 byla založena Univerzita Karlova apod. Po čase byl model doplněn ještě o další komponentu, autobiografickou paměť, jejíž postavení vůči epizodické paměti není zcela zřejmé. Například v knize Františka Koukolíka *Lidský mozek* můžeme nalézt, že: „Autobiografická paměť má epizodickou složku zahrnující osobní události v čase a prostoru, dále autoetickou složku umožňující mentální cestování v čase, kromě toho umožňuje vybavit percepční, kognitivní i afektivní stavy v kontextu, včetně osobní perspektivy.” [27; str. 133] Během pokusu v roce 2009 využívajícím zobrazovací techniky se porovnávalo zapojení korových oblastí při vyvolávání vzpomínek z autobiografické paměti a na obsahy z paměti týkající se zhlédnutých filmových klipů. Pro autobiografickou paměť bylo při použití fMRI charakteristické zapojení korových oblastí kolem interhemisferické linie mozku (konkrétněji rostrálních (mediálních prefrontálních) a kaudálních (retrosplenické kůry, zadní cingulární kůry a precuneus)) [28]. Dalším příkladem může být rozdílně se rozvíjející deficit během Alzheimerovy nemoci [29].

Procedurální paměť můžeme rozdělit na 4 podskupiny a to na 1) dovednosti a návyky, 2) priming, 3) základní asociační učení a 4) neasociační učení. Mezi explicitní a procedurální pamětí není pevná hranice, ale některé dovednosti mohou z explicitní složky přejít do procedurální (např. při výuce v autoškole) anebo naopak z procedurální do explicitní (např. při vysvětlování dítěti, jak se jezdí na kole). Parkinsonova choroba je příkladem onemocnění, které ničivým způsobem zasahuje do procedurální paměti [9].

3. Výzkum paměti a vybavení z pohledu...

Paměť je schopnost organismu vstřípat si, zpracovat a vybavit informace. Cílem následující kapitoly je ukázat, jaké jsou možnosti a přístupy při popisu paměti a fáze vybavení vzpomínky. Kompletní výčet je nad rámec této práce. U každého z oborů je nejprve nastíněn historický kontext, následně zmíněna velikost studovaných struktur a používané technologie při výzkumu a nakonec uvedeny některé poznatky týkající se vybavení, zejména EP. (Mimo uvedené obory bychom mohli najít další např. neurofyzika², neuropedagogika [31], či neurobuddhismus³. U všech lze nalézt nové postřehy k tématu paměti, protože každý obor má svoji unikátní historickou zkušenost.)

3.1. Neurobiologie

Následující část je rozdělena podle velikosti zkoumaných struktur, přičemž zvolený postup je od komplexnějšího k méně komplexnímu systému. Mezi jednotlivými obory neexistuje ostrá hranice a vzájemně mezi sebou přecházejí. To, čím je lze rozlišit, je mj. historický přístup. I proto je první odstavec věnován vždy krátkému dějinnému vhledu.

3.1.1. Z hlediska anatomie

“A zdalipak to, čím myslíme, je krev, či vzduch, či oheň? Nebo žádná z těchto látek, nýbrž je to tak, že mozek poskytuje sluchové, zrakové či čichové počítky a z těch vzniká paměť a mínění, a z paměti a mínění, když se ustálí, že takto vzniká vědění?” nalezneme u Platóna ve spisu *Faidón* [33; str. 63-64]. Ještě starší anatomické úvahy nalezneme v tzv. papyru Edwina Smithe z doby 1600 př. Kr., ve kterém autor rozebírá několik kazuistik včetně traumat lebky. Hypotézy, kde v lidském těle se odehrává proces myšlení a paměti, jsou tedy poměrně staré. Metody, jak tuto hypotézu ověřit, však byly do první poloviny 20. století omezené na práci post mortem. Ty dosáhly značného úspěchu v detailním popisu – např. cytoarchitektura 52 Brodmannových oblastí lidské mozkové kůry. S nástupem moderních zobrazovacích metod (jako např. fMRI, EEG ad.) však bylo teprve možné pozorovat, jak se konkrétní struktury mozku zapojují během jednotlivých kognitivních procesů.

² Za zmínku v tomto ohledu stojí výzkum amerického fyzika Matthewa Fishera z Univeristy of California, Santa Barbara, zaměřený na kvantový přenos informací v nervové soustavě [30].

³ Např. srovnáním buddhistického popisu osmi vědomí se strukturou mozku u člověka se zabýval Zach, Mrzilková a Kučová v článku pro časopis *Kontakt*. Studie je důležitým krokem k aktivnímu dialogu mezi vědci a doktory západní medicíny a lidí s bohatou zkušeností introspektivních dovedností vycházející z dlouholetého náboženského učení [32].

U oborů anatomie a histologie se ohledně velikosti studovaných struktur pohybujeme v rozmezí několika řádů – od desítek cm^3 (např. objem bílé hmoty telencephalonu) přes jednotky cm^3 (např. basální ganglia) po útvary o velikosti několika mm (např. průměr nervus opticus) a mikrometry (např. jednotlivé nervové buňky [34]). Takto rozsáhlá škála vyžaduje odlišné technologie pro zkoumání struktur zapojených do procesů vybavení z paměti. Proto bylo potřeba nejprve dosáhnout technologického pokroku, díky němuž bylo možné mikrostruktury pozorovat. Zároveň jsou procesy související s pamětí značně dynamické, a tudíž bylo pro jejich sledování nutné vyvinout zobrazovací metody schopné v reálném čase a pokud možno bez poškození organismu pozorovat zapojení jednotlivých částí CNS. Jejich přínos byl pro medicínu naprosto zásadní a není tedy divu, že např. v roce 2003 byl výzkum magnetické rezonance oceněn Nobelovou cenou [35]. Nadále však mají zobrazovací technologie, nejen při výzkumu, své limity. Elektroencefalografie (EEG) dokáže časově velmi přesně snímat aktivitu neuronů, ale její prostorové rozlišení je omezené (*“někteří tvrdí, že je to jako pokoušet se pochopit pravidla baseballu tak, že instalujeme mikrofon na chodník před stadionem”* [36; str. 33]). Pozitronová emisní tomografie (PET) přináší podrobné informace o přítomnosti tkání vychytávajících radiofarmakum, ale tím vystavuje organismus radioaktivní zátěži. Funkční magnetická rezonance (fMRI) je vhodným nástrojem na sledování aktivit mozkových struktur, ale má delší časovou odezvu (v řádu stovek milisekund). Pro pozorování procesu paměti by do budoucna byla vhodná taková technologie, která by poskytovala detailní prostorové i časové rozlišení, byla by přenosná, aby ji bylo možné využít pro organismus v přirozeném kontextu, a její využití by nevyžadovalo radioaktivní materiál a nebyla finančně náročná.

Jak se ukázalo na případu pacienta H. M., je pro epizodickou paměť zcela klíčovou oblast mediálních temporálních laloků mozku⁴. Tato teorie se potvrdila na základě analýzy dat neafázických pacientů ($n = 73$) po cévní mozkové příhodě. Při testování verbální epizodické paměti byly použity Groberovy a Buschkeho testy. Ukázalo se také, že při poškození levého

⁴ Mimo to se ukázalo, že samotný hipokampus se může v závislosti na intenzitě učení změnit. Příkladem může být studie provedená na londýnských řidičích taxislužby. Ti mají za úkol se během příprav na zaměstnání podrobně naučit místopis Londýna. Závěrečná zkouška vyžaduje i několik let intenzivního učení. Komparativní analýza posteriorní části hipokampu u řidičů a kontrolní skupiny ukázala nárůst této části [37]. Naopak neléčená deprese může způsobit atrofii této části mozku [38].

thalamu došlo k okamžité poruše schopnosti vybavení (t. j. *recall*) a při poškození frontálních laloků byla porušena schopnost rozpoznání (t. j. *recognition*) [39]. Na základě testování

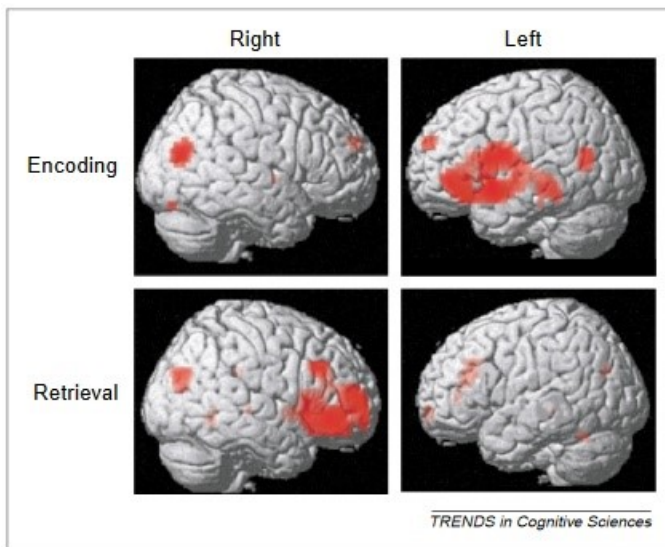
pacientů s lézemi, lze určit podstatné struktury pro EP, ale mimo to je možné u zdravých jedinců použít zobrazovací techniky - nejčastěji PET a fMRI. Výzkum zapojení jednotlivých struktur CNS za pomoci PET odhalil asymetrii, pro níž se vžila zkratka HERA a značí *hemispheric encoding/retrieval asymmetry*.

Ukázalo se, že při procesu vstípení EP je zapojen levý prefrontální kortex a při procesu vybavení pravý prefrontální kortex (viz obr. 3). Ovšem tento způsob lateralizace byl zpochybněn z hlediska metodologie zadání úkolu, za jehož pomoci bylo

funkční zapojení frontálních laloků zkoumáno [40] - k výraznějšímu zapojení levého prefrontálního kortexu docházelo, pakliže byla epizodická vzpomínka verbálního charakteru a pravého, pakliže byla obsahu nonverbálního. Jednou z kvalit, s níž se při procesu vyvolání vstípené a konsolidované informace pracuje, je rozlišení na tzv. *vybavení* (angl. *recall*) a *rozpoznání* (angl. *recognition*). Studie pomocí PET ukázala, že se při těchto procesech zapojují odlišné části neokortexu. Během experimentu se probandí nejprve učili a posléze si vybavovali či rozpoznávali dvojice slov. Při procesu vybavení došlo k vyšší aktivitě anteriorní cingulární kůry (ACC), globus pallidus, thalamus a cerebellum. To bylo zřejmě způsobeno aktivací cerebello-frontální dráhy, která se na procesu rozpoznání nepodílí. Naopak při rozpoznání docházelo k vyšší aktivaci pravého inferiorního parietálního kortexu (konkrétně Brodmannovy oblasti číslo 19, 39 a 40), což bylo zřejmě zapříčiněno větším zapojením oblastí podílejících se na percepci [41].

3.1.2. Z hlediska buněčné biologie

“...existuje společný vývojový princip pro nejrůznější elementární části organismů a tímto vývojovým principem je utváření buněk,” nalezneme v díle *Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und*



Obr. 3 – aktivace oblastí neokortexu sledovaná pomocí metody PET [40]

encoding – vstípení; retrieval – vybavení; right – pravý; left - levý

Pflanzen Theodora Schwanna [42; str. 196]. Rok před ním buněčnou teorii pro rostliny formuluje Matthias Jakob Schleiden (1804–1881). Oběma předchází na začátku 17. století (možná již na konci 16. století [43; str. 5-6]) objev mikroskopu a na to navazující pozorování buněk korku Robertem Hookem a jeho termín *cell* (česky *buňka*). Tím odstartovala důležitá kapitola pro biologii, která v případě nervového systému vynesla např. Santiagu Ramónovi y Cajal a Camillu Golgimu Nobelovu cenu za popis její struktury (1906) [44]. Další NC byla udělena roku (1936) [45] Otto Loewimu a siru Henrymu Halletu Daleovi za popis chemického přenosu nervového signálu.

Stejně jako v případě anatomické úrovně je řádový rozsah zájmu buněčné biologie obrovský – od axonu (až 1 m) [46] a těla buněk (100 mikrometrů) po jednotlivé molekuly a jejich příslušné kanály (např. sodíkový má v průměru 0,3-0,5 nm) [47; str. 31]. Z těchto důvodů bylo možné jistý rozsah struktur zkoumat pomocí světelného mikroskopu. Jeho rozlišení ovšem nepostačuje pro sledování menších buněčných útvarů, které vyžadovaly objev elektronové mikroskopie. Díky ní je možné provádět pozorování až na zmíněnou úroveň desetin nanometru.

Jak na buněčné úrovni zachytit a přesně popsat epizodickou vzpomínku je nadále nejasné. Objev tzv. *long-term potentiation* (LTP) a *long-term depression* (LTD) ukázal fyziologické změny na synapsích neuronů v důsledku vedení elektrického vzruchu a ozřejmil mechanismus paměti na buněčné úrovni [48]. Nositelem informace pak mohou být jednotlivé neurony (tzv. *local coding*) nebo neuronová seskupení (tzv. *distributed coding*) [49]. Pro obě varianty existují experimentální důkazy. Argumentem pro *local coding* byly např. pokusy s fotografiemi konkrétních osob či památek. Studie publikovaná v časopise *Nature* proběhla na pacientech s farmakologicky rezistentním typem epilepsie. Ve snaze lokalizovat epileptické ložisko byly pacientům umístěny mj. do oblasti mediálního temporálního laloku (MTL) elektrody sledující neurální aktivitu. Ukázalo se, že neurony v této oblasti reagovaly specificky na určité stimuly, např. fotografii herečky Jennifer Aniston, hudební skupiny Beatles či opery v Sydney. Tím byla podpořena hypotéza vysoké selektivity zapojení neuronů v kódování konkrétních informací (podobně hypotéza byla podpořena tzv. *cardinal*, *gnostic* a *grandmother neurons*) [50]. Argumentem podporujícím *distributed coding* bylo pozorování tzv. *cortical songs*, při nichž se na rozsáhlých neuronových uskupeních (>1000) opakovaly stejné vzory neuronové aktivity [51]. Ovšem mimo nervové buňky se v CNS nacházejí také buňky gliové a to v některých oblastech v poměru 1:1 [52]. Jejich funkce je částečně známá (např. astrocyty jako mj. zprostředkovatelé výživy neuronů, oligodendrocyty jako tvůrci myelinové pochvy umožňující saltatorní vedení elektrického signálu, atd.), ale nadále chybí komplexní poznání

jejich úlohy v CNS. V posledních letech se ukázalo, že gliové buňky se podílejí také na procesu paměti - např. aktivace intracelulárního vápníku u astrocytů může ovlivnit synaptický přenos na neuronech [53].

Důležitou oblastí výzkumu vybavení informací z paměti je studium tzv. kognitivních map. Nahrávání aktivity konkrétních neuronů v MTL vedlo k objevu tzv. *place cells* [54], odpovídajících za prostorovou orientaci. Společně s objevem *grid cells* [55], *head direction cells* [56] a *time cells* [57] byla formulována teorie kognitivních map umožňující prostorovou orientaci jedince a konkrétnější modulaci chování, např. za účelem cíleného hledání odměny [58].

3.1.3. Z hlediska genetiky

“Rádi bychom tímto navrhli strukturu soli deoxyribonukleové kyseliny. Tato struktura má nové rysy, které mají značný biologický význam.” Těmito slovy začíná přelomový článek v časopise *Nature* z roku 1953 [59], v němž Francis Crick a James Watson popsali strukturu DNA. Stalo se tak ve stejném roce, kdy byla provedena operace u pacienta H. M. Za prvotní výzkumy v oblasti genetiky jsou považovány hybridizační pokusy brněnského kněze Gregora Johanna Mendela s odrůdami hrachu a jeho shrnující článek *Pokusy s rostlinnými hybridy* z roku 1866. Za následující tři roky izoloval švýcarský lékař Miescher molekulu DNA. Trvalo však více než osmdesát let, než bylo určeno její prostorové uspořádání. Po dalších padesáti letech byl dokončen projekt sekvenování lidského genomu.

Jak bylo zmíněno v úvodu, paměť se často vymezuje z neurobiologického hlediska jako proces o třech fázích a pohlíží se na ní z perspektivy jednotlivce. To je paměť vztažená na zkušenost života jedince. Avšak každý organismus je zároveň vybaven svou evoluční pamětí. Z pohledu procesu vybavení se tak dostáváme za hranice klasického chápání paměti jako procesu vztaženého výhradně k nervové soustavě jedince. Přestože se jedná již o koncept jdoucí za hranice běžného pojetí, i zde lze dobře operovat s pojmy učení, konsolidace a vybavení. Za učení bychom mohli označit např. jakékoliv mutace [60; str. 65-66], za konsolidaci např. mitotické a meiotické procesy a za vybavení např. exprimaci genů. Nutno ale podotknout, že se zde jedná o aplikaci psychologických pojmů, které se ve vztahu ke genetické informaci běžně nepoužívají.

S pochopením struktury DNA bylo teprve možno přesněji porozumět procesu učení, konsolidace a vybavení informace na úrovni DNA. Díky pochopení komplementarity bází, uspořádání do tripletů a mechanismům replikace, transkripce a translace bylo možné vyvinout metody jako např. polymerase chain reaction (PCR), díky nimž lze sledovat vybavení na úrovni

DNA. I když byla zpočátku tato informace považována za kompletní odpověď na podobu a chování organismu, další studium ukázalo, že do procesu vybavení informace z genetického kódu dále zasahují mnohé další faktory jako např. epigenetika [61]. Tedy kontext, v jakém se DNA nachází, je nepochybně důležitým faktorem a má podstatnou úlohu při procesu vybavení.

Z pohledu genetiky lze epizodickou paměť definovat jako geneticky komplexní behaviorální rys s podstatnými dědičnými předpoklady (tj. genetické ukazatele představují významnou část rozptylu fenotypu určující tento behaviorální rys). Mj. za pomoci studia dvojčat se podařilo dokázat, že dědičnost předpokladů pro lidskou epizodickou paměť se pohybuje mezi 30% až 60 %. Studium se v tomto případě opírá o sledování struktur důležitých pro epizodickou paměť, jakými jsou např. hipokampus či parahipokampální gyrus. V konkrétním výzkumu na zvířecích modelech se tak sledoval polymorfismus pro kódování 5-hydroxytryptaminu (serotoninu), receptoru 2A (HTR2A) a brain-derived neurotrophic factor (BDNF), které mají důležitou roli při formování EP. Mimo ty byly vytipovány další geny (konkrétně - *COMT*, *GRM3*, *PRNP*, *CHRFAM7A*, *APOE*, *PDYN* a *CPEB3*), které ovlivňují fungování epizodické paměti vzhledem k jejich vztahu ke kognitivním procesům [62]. Pochopení genetických mechanismů související s EP jsou podstatné pro medicínu, neboť s ní souvisejí závažná onemocnění jako např. Alzheimerova choroba.

3.2. Psychologie a psychiatrie

“Psychologie má dlouhou minulost, ale krátké dějiny,” uvedl Hermann Ebbinghaus (1850–1909) ve své publikaci *Abriss der Psychologie* [63; str. 1]. Studium vybavení informací z paměti z pohledu chování [27; str. 26] má z hlediska pozorování a analýzy nejhlubší kořeny v dějinách vědy, protože toto studium souvisí s každodenním fungováním člověka od počátku lidské historie. Vybavení samo o sobě je komplexním jevem, jehož úplný popis a pozorování je nad možností současných technologií přírodních věd. Nicméně existuje důležitý posun od centralizace této funkce k rozmístění v různých částech nervového systému (mozková kůra, basální ganglia, mozeček, hypotalamus a další). Často je proto považován přístup psychologie k paměti za srozumitelnější jak pro odbornou, tak laickou veřejnost a má tedy větší oblibu, jelikož je určován sociálním chováním člověka a jazykem jako takovým [64]. V průběhu 19. století se obor psychologie oddělil od filosofie a zformoval jako samostatný vědní obor [65; str. 89]. Vlastní pojem neuropsychologie poprvé použil v roce 1913 William Osler [66]. Jedna z prvních exaktních pozorování provedl na konci 19. století např. Hermann Ebbinghaus, když studoval schopnost zapamatovat si uměle vytvořené soubory slabik. Důležité jsou taktéž studie pacientů Théodula-Armanda Ribota (kniha *Nemoci paměti*) či profesora psychiatrie v Rusku

Sergeje Korsakova (podle něž je pojmenován syndrom alkoholické paralýzy) [67]. Za svým způsobem přelomová se dají považovat padesátá a šedesátá léta, kdy se ukázala na případu amnestického pacienta H. M. rozdílnost deklarativní a nedeklarativní paměti a Atkinson a Shiffrin zavedli dodnes v mnoha ohledech přijímaný model paměti (definovaný podle časového faktoru) [12].

Objektem zájmu v případě studia chování je organismus jako celek (striktní behavioristé jako např. B. F. Skinner (1904–1909) dokonce zanedbávali vnitřní procesy⁵ a sledovali chování čistě jako vztah akce a reakce). Pozorování na této úrovni lze studovat za pomoci neinvazivních metod, díky čemuž nemusejí studované organismy trpět dlouhodobými závažnými následky. To poskytuje výhodu pozorování v přirozeném kontextu a lze je provádět nejen na animálních modelech, ale často také na člověku. Neuropsychologie využívá za účelem testování vybavení standardizované sady obrázků [69], vět [70] či gest [71], aby u pacientů zjistila, které z kognitivních funkcí byly nemocí porušeny. V případě animálních modelů existují pro studium vybavení taktéž standardizované testové úlohy, jako je např. Morrisovo vodní bludiště [72], Skinnerův box [73] či úloha rozpoznávání objektů [74].

Teorie související s EP a jejím vybavením jsou blíže popsány ve třetím oddílu. Proto se zde zaměřím na případy popisující ovlivnění vybavení epizodické vzpomínky. Velmi starou technikou na posílení vybavení jsou mnemotechnické pomůcky. Ty využívali mj. staří Řekové, aby si zapamatovali např. strukturu řečnických projevů. Těchto technik je několik a v zásadě využívají asociací něčeho, co je danému člověku známé či je pro něj emocionálně významné. Za všechny zmiňme metodu paměťového paláce (někdy nazývanou jako *metoda loci*). Technika využívá schopnosti mentálního cestování subjektu známým prostředím, se kterým se asociují potřebné pojmy [75] a proměňuje tak sémantický charakter informací na epizodický. Např. při snaze zapamatovat si nákupní seznam je možné asociovat si jednotlivé položky seznamu s pamětihodnostmi na prohlídce Pražského hradu – brána jako hroznové bobule, katedrála sv. Víta jako kartáček na zuby, Starý královský palác jako starý vyzrálý sýr a vinice sv. Václava jako červené víno [76; str. 93]. Tyto techniky lze využít při učení pojmů⁶, obrázků⁷ či čísel⁸ [77], ale v případě použití jako kompenzační pomůcky při AD nejsou příliš úspěšné [78]. Procesy učení a vybavení jsou zásadním způsobem ovlivněny emoční složkou. Bower (1981) [79] provedl experiment, při němž se měli studenti učit 16-20 nesouvisejících slov

⁵ „As far as I am concerned, the inside of the organism is irrelevant either as the site of physiological processes or as the locus of mentalistic activities.” [68]

⁶ Rekord pro učení po dobu 15 minut a vybavení po 30 minutách je 302 slov.

⁷ Rekord pro učení pořadí hracích karet po dobu 30 minut a vybavení po 60 minutách je 1 044 karet.

⁸ Rekord pro učení čísel desítkové soustavy po dobu 60 minut a vybavení po 120 minutách je 3 260 čísel.

v průběhu hypnózou navozeného stavu emoce radosti nebo smutku. Ukázalo se, že studenti byli při vybavení úspěšnější, pakliže byli uvedeni při procesu vybavení znovu do stejné emoce. Podrobnější studium emocí ukázalo odlišnosti v lokalizaci vnímání pozitivních a negativních emocionálních vjemů. Zatímco kladné emoce zvyšovaly elektrickou aktivitu levého prefrontálního laloku, u negativních došlo ke zvýšení aktivity v odpovídající části prefrontálního laloku vpravo [80]. Rozdíl mezi negativní a pozitivní emocí se odrazil i na schopnosti vybavení. Zatímco autobiografické vzpomínky spojené s negativními emocemi strachu a zlosti podpořily vybavení více podrobností o předmětu, na nějž byla zaměřena pozornost, a kontext události byl obsahově chudší, u pozitivních se ukázalo, že si jedinci dokázali vybavit více souvislostí spojených s předmětem zájmu. Nicméně je třeba opatrnosti s příliš obecnými závěry, protože např. negativní emoce smutku vede k rozsáhlejšímu zapamatování si kontextuálních informací a naopak pozitivní emoce romantické lásky může vést k zapamatování si více detailů o objektu zájmu [81].

4. Epizodická paměť a změny projevující se při vybavení

Neisser v knize *Cognitive psychology* z roku 1967 [82; 285-286] přirovnává paměť k rekonstrukci dinosaura. Metafora nás upozorňuje na problematičnost vybavení informací, resp. rekonstruovaných vzpomínek. Některé se sice mohou zdát z osobního hlediska věrným zachycením minulosti (coś jako filmovým záznamem), ale i ty se v průběhu času proměňují na základě dalších událostí. Tato skutečnost nemusí být na první pohled zřejmá. Příkladem může být výrok autorů Hynie a Kelnerová (na základě článku Donalda J. Lewise (1979)) v časopisu *Československé fyziologie*, kde je uvedeno: “*Informace uložené v dlouhodobé paměti se nacházejí v inaktivním stavu, jen pomalu mizí a jsou málo zranitelné.*”[83] Či výrok v bakalářské práci *Epizodická paměť u zvířat*: “*Čas je veličina, která je, až na jednu výnimku, jednosměrná a nezvratná. ... Jedinou výnimku tvoří lidská schopnost pamätať si minulé udalosti. Keď človek spomína na to, čo robil v minulosti, ohýba tým časovú os do slučky. Subjekt mentálne cestuje späť v čase a porušuje tým zákon jednosmerného toku času.*” [84] V uvedených výrocih lze částečně souhlasit s tím, že informace v paměti tvoří obraz/reprezentaci. Ale tento obraz není nikdy stejný, protože se v průběhu času neustále proměňuje. Tak se některé detaily mohou změnit a následně dramaticky ovlivnit celkové vyznění.

V následující kapitole je cílem představit nejprve nejznámější teorie spojené s formováním EP. Dále představit některé patologické stavy EP, nastínit jak se vyvíjí EP v dětství a na závěr předložit výzkumy zaměřující se na falešné vzpomínky a problematiku očitých svědků.

4.1. Teorie epizodické paměti

Vlastní pojem *epizodická paměť* byl navržen Endelem Tulvingem v roce 1971 na konferenci o paměti. Tento kanadský psycholog vycházel z J. M. Nielsena, který v knize *Memory and Amnesia* zavedl termíny *temporální amnézie* (pro události ze života pacienta) a *kategorická amnézie* (pro pacientovi známá fakta). V souvislosti s rozlišením sémantické a epizodické, coby kategorií deklarativní paměti, navrhnul Tulving rozlišení pomocí dvou termínů *remember* (zdali si jedinec pamatuje kontext informace) a *know* (zdali je informace bezprostředně přístupná) [85]. V roce 2002 popsal Tulving epizodickou paměť také jako schopnost mentálního cestování časem podmíněného 3 faktory. Na otázku, zda jsou mentálního cestování schopni i další živočichové, se pokusil odpovědět výzkum Claytona a Dickinsona při formulaci tzv. paměti epizodického typu.

4.1.1. Remember a know

Co se týče poškození mozku, demonstruje Endel Tulving rozdíl mezi *remember* (v čj. *pamatuji si*) a *know* (v čj. *vím*) na případu amnestického pacienta K. C. [86]. Ten se v říjnu roku 1980 vážně zranil při nehodě na motorce. Po několikadenním pobytu v nemocnici se ukázalo, že v důsledku léze mozkové tkáně byla poškozena jeho paměť a to velmi specificky. Nebyl si schopen vybavit události z prožité minulosti, avšak byl schopen např. uvést, že jeho rodina vlastní chatu, byl schopen ukázat na mapě, kde se chata nalézá a dokázal uvést, že na ní o víkendech trávil čas. Nebyl si ovšem schopen vybavit konkrétní událost, kterou by na chatě prožil. Jestliže se jej někdo zeptal na události tragické smrti jeho bratra, nebyl je schopen popsat, ale na otázku, jaká byla nejsmutnější událost v jeho životě, uvedl smrt bratra.

Mimo kazuistiky lze rozdíl mezi *remember* a *know* testovat pomocí zobrazovacích metod. Kensinger a Mickley [87] ukázaly signifikantní zapojení orbitofrontální a ventrolaterální části prefrontálního kortexu pro *remembering* a v případě *knowing* středního cingulárního kortexu, inferiorní části parietálního laloku a superiorní části frontálního laloku.

Dalším experimentálním způsobem, jak testovat kategorie *remember* a *know*, byl rozpoznávací test, v němž probandí pomocí volby ano/ne určovali, zda si vzpomněli na dříve prezentované slovo (na počítačové obrazovce) a v následném kroku podle instrukcí rozlišovali, zda by svůj dojem ze slova hodnotili jako *remember*, *know* či *guess* (touto kategorií *hádám*, obohatil vědecký tým Gardinera původní používané testy) [88].

4.1.2. Mentální cestování časem

Při specifikaci epizodické paměti zavádí Endel Tulving pojem *mentální cestování časem* (angl. *mental time travel*, MTT). Ten se dokonce někdy zaměňuje za samotný pojem EP. Ve studii *Episodic memory: from mind to brain* [89] pro něj vytvořil autor tři kritéria a to 1) subjektivní vnímání času, 2) autoetické vědomí a 3) vědomí vlastního self. Zřejmě i tyto charakteristiky můžeme u živočichů pozorovat, ale jen v omezené podobě, např. poslední kritérium lze posoudit podle tzv. zrcadlového testu sebeuvědomění, kterým byli schopni projít živočichové jako např. šimpanzi, gorily, delfini či straky. V diskuzi o MTT se následně začalo rozlišovat, zda se jedná o mentální cestování do minulosti anebo do budoucnosti.

4.1.3. Model WWW

Epizodická paměť se u lidí testuje snáze (neboť je vyhodnocení zpětné vazby jednodušší) než u živočichů. Neznamena to ovšem, že by zvířata epizodickou paměť postrádala. Jde o komplexní jev, jehož jednotlivé složky lze u živočichů pozorovat, ale liší se od člověka

svou kvalitou a kvantitou. Z tohoto důvodu byl založen pro animální modely systém testování souboru složek epizodické paměti označovaný zkratkou WWW, tj. *what?* (co?), *when?* (kdy?), *where?* (kde?), a pojmenovaný jako paměť epizodického typu (angl. *episodic-like memory*). Hypotéza byla testována na sojkách západních (*Aphelocoma coerulescens*), kdy bylo za pomoci potravy zjišťováno, jak si dokáží tito pěvci zapamatovat specifika jejího uschování. Složka *where* byla určena místem uschování, složka *what* typem potravy (žádanější, ale méně trvanliví červi oproti oříškům) a složka *when* trvanlivostí potravy (červi se kazili dříve než oříšky). Sojky byly schopné zapamatovat si, kam jakou potravu uschovaly, protože pokud byli červi umístěni na místo, k němuž se mohly vrátit až po delším čase (124 h), pak se takovému stanovišti již nevěnovaly [90]. Schopnost aktivní práce se složkami WWW modelu byla později testována a potvrzena i u bezobratlého druhu, konkrétně u sépií (*Sepia officinalis*). Složka *what* byla opět rozlišena typem potravy (méně preferovaný krab oproti krevetám), složka *where* určena pomocí odlišných polí (černé a bílé čtverce) a složka *when* podle uplynulého času od pozření předchozí kořisti [91].

4.1.4. Teorie konsolidace paměťové stopy

Důležitým příspěvkem k pochopení vybavení epizodické vzpomínky jsou teorie o konsolidaci paměťových stop. Ty se snaží objasnit způsob, jakým jsou vzpomínky uchovávány v jednotlivých mozkových strukturách, zejména hipokampu a neokortexu. V případě *standardního modelu systémové konsolidace* (angl. *Standard Model of Systems Consolidation; SMSC*) se předpokládá, že jsou informace přehrány z hipokampu do neokortexu, kde jsou uchovávány a k jejich redukci dochází v průběhu času. Hipokampus je proto pouze dočasným úložištěm informací. Z pohledu *teorie mnohonásobných paměťových stop* (angl. *Multiple Trace Theory; MTT*) hipokampus hraje podstatnou roli i při pozdějším vybavení informace. Proces je ovšem odlišný pro epizodické a sémantické informace. Zatímco vybavení sémantické informace je po určité době na hipokampu nezávislé, v případě epizodické jsou v hipokampu nadále uložena vodítka potřebná pro plné vybavení vzpomínky [92].

Tyto teorie byly doplněny ještě o *teorii kompetitivní paměťové stopy* (angl. *Competitive Trace Theory; CTT*) [93]. Autoři pro CTT vyhrávají 3 předpoklady: 1) vzpomínky jsou nejepizodičtější během prvního procesu vstřípení 2) při každém opětovném vybavení epizodické vzpomínky se ztrácí její podrobnosti a u některých dochází k nahrazení domnělými detaily 3) stěžejní část vzpomínky je paralelně konsolidována a dekontextualizována. Jak u MTT tak u CTT je hipokampus důležitý pro vybavení epizodické paměti, ale v případě CTT dochází vybavením k rekontextualizaci a změnám v původní vzpomínce.

4.2. Patologie epizodické paměti

Obdobně jako u dalších orgánových soustav lidského těla, rozlišujeme u CNS a tedy i epizodické paměti různé patologické stavy. Nejběžnějším případem je anterográdní amnézie, při níž je narušen proces vstípení, konsolidace a vybavení, a retrográdní amnézie, u které se dříve uložené informace stávají nedostupné. Jedním z nejznámějších případů pacienta s anterográdní amnézií je případ Henryho Molaisona, jemuž byl operativně odstraněn hipokampus [94; str. 438]. Na rozdíl od anterográdní amnézie je vyšetření retrográdní amnézie o něco složitější. Při anterográdní lze pracovat s předem připravenou sadou testů a sledovat, jaká je u jedince schopnost si materiál vstípit, konsolidovat a vybavit. Toto u retrográdní amnézie možné není, a proto byly vytvořeny postupy pokoušející se kontrolovatelné metodě přiblížit. Příkladem může být testování pacientů za pomoci sad fotografií slavných osobností spojených s určitým časovým obdobím. Další metodou je tzv. *autobiografický paměťový rozhovor* (angl. *Autobiographical Memory Interview*) [94; str. 445], při němž jsou pacienti dotazováni na konkrétní informace z životních období. Rozhovor je zaměřen na specifické údaje, jako např. název první školy, první práce apod. Tato část má za cíl získat informace o tzv. *osobní sémantické paměti* (angl. *personal semantic memory*) [94; str. 445]. V návaznosti na to je pacient dotazován na události z životních úseků (jako např. dětství, období na základní škole atd.). Zajímavé je, jak při vybavení těchto informací může hrát roli osobní vztah k daným vzpomínkám. Příkladem mohou být dva zajímavé případy. De Renzi, Liotti a Nichelli (1987) [95] se setkali s italskou ženou schopnou dobře popsat události z osobního života ale nikoliv z obecných událostí a to ani válku, kterou prožila. Výjimkou byla svatba prince Charlese a lady Diany Spencer, neboť jí princezna z Walesu připomínala choť jejího syna. Lze říci, že s opačnou situací se setkali Dalla Barba, Cipolotti a Denes (1990) [96], když popsali pacienta s Korsakovovým syndromem. Ten byl schopen si vzpomenout na slavné osobnosti a události, ale již nikoliv na situace z vlastního života. Mimo amnézie lze mezi patologie epizodické paměti zařadit konfabulace, tedy případy, kdy je vzpomínka doplněna o nepravdivou informaci. Přičemž lze zde rozlišovat případy, kdy se takto pacient snaží vyhnout pocitu trapnosti a pokouší se doplnit ty části, které si nedokáže vybavit. Anebo spontánní konfabulace, kdy si uvádění klamných informací pacient neuvědomuje. V druhém případě je často porucha spojena s poškozením frontální laloků, kde je mj. centrum exekutivních funkcí [94; str. 446].

4.3. EP v dětství

Kritérium ovlivňující kvalitu epizodické paměti i v rámci jednoho biologického druhu je věk a vývojový stupeň jedince. Z období od narození do 2 let si je jedinec schopen vybavit jen minimum vzpomínek a proto se to označuje jako tzv. *infantile amnesia*. Pro druhé období od 3 do 5 let je charakteristické, že již denzita vzpomínek vzrůstá, ale jejich podoba je značně fragmentární a nelze si vybavit větší množství detailů dané události. Proto se i zde hovoří o tzv. dětské amnézii (angl. *childhood amnesia*). Po 5-7 roku dítěte se ustanovuje četnost zapomenutých událostí a ustaluje se norma zapomínání jedince [97]. Následný vývoj však není úplně lineární a k největšímu vybavení autobiografických vzpomínek dochází ve věku od 10 do 30 let [98]. Lze se domnívat, že mnohé vzpomínky na rané události v dětství existují, ale jejich vybavení v pozdějším věku je obtížnější. Ta je dána jazykovým systémem, skrze nějž jsou jednotlivé prožitky vybaveny. EP se většinou vztahuje k jazykovému systému plně vyvinuté řeči. S tou ovšem nemůžeme počítat u plodu a do doby osvojení gramatických pravidel a slovní zásoby. Jednou z extrémních podob vybavení popsanych v literatuře, jsou případy zdokumentované psychiatrem Stanislavem Grofem, jehož pacienti během změněného stavu vědomí (angl. *altered state of consciousness*) dokázali hovořit o prožitcích krátce před narozením nebo o vzpomínkách na samotnou událost narození (podle Grofa tzv. *bazální perinatální matrice* č. 1, 2 a 3 neboli BPM I, BPM II a BMP III⁹) [99]. Vzpomínky na tyto okamžiky jsou zřejmě těžko popsatelné kvůli zcela odlišnému smyslovému nastavení organismu, jenž během ontogeneze prodělává další obrovskou proměnu. Avšak události z raného dětství mohou v nevědomé a nezpracované podobě způsobit neočekávané reakce ve věku pozdějším. Proto je do budoucna vhodné se těmto jevům na fyziologické úrovni věnovat. Nutno však podotknout, že výzkum na tomto poli je a bude z etických důvodů velice složitý.

4.4. Změny epizodické paměti

Již první zaznamenané úvahy o paměti ukazují, že si lidé brzy uvědomili, jak odlišně se vzpomínky zachovávají. V metafoře o voskových tabulkách autor upozorňuje, že některé z nich jsou větší, některé menší, některé tvrdší a některé měkčí. Jak se zkušenost otiskne do paměti, je ovlivněno mnoha faktory, např. jakým způsobem je zaměřena pozornost či emocionální valencí. Během procesu vnímání, se některé informace o skutečnosti doplňují na základě předchozích zkušeností. Proto samotné vnímání není pouhým otiskem vnějšího světa do světa vnitřního, ale

⁹ BMP I se týká vzpomínek na nitroděložní období, BMP II vzpomínek těsně před porodem a BMP III vzpomínek na událost porodu.

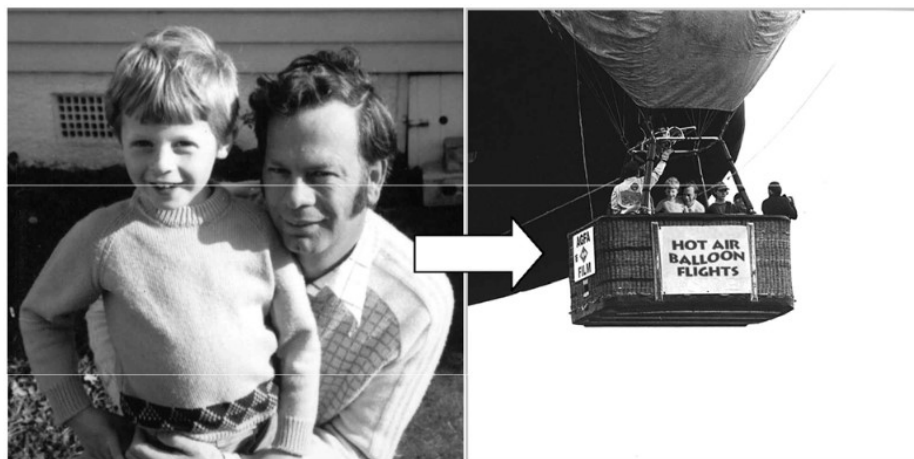
i jeho interpretací a doplněním. Tato skutečnost nemusí zdravému člověku způsobovat v chování problémy, ale čas od času se setká se situacemi, kde tento aspekt vnímání a paměti hraje důležitou roli. Cílem následující kapitoly je ukázat, že se ke vzpomínkám nevracíme jako k neměnné a inaktivní jednotce, ale jako k dynamickému systému. V první části se zaměřím na subjektivnost vnímání a falešné vzpomínky, ve druhé na konkrétní forenzní otázky očitého svědectví.

4.4.1. Subjektivnost vnímání, falešné vzpomínky

Tvorba, formování a sdílení vzpomínek je ovlivněna spoustou faktorů. Jedním z nich je intenzita a okolnosti prožitku. Ty dokážou značně ovlivnit např. vnímání času. Ačkoliv je, zejména ve městech, možno sledovat s přesností na minuty až vteřiny objektivní čas, někdy je lidský organismus vystaven situacím, kdy je mu tato informace nedostupná a zakládá svou vzpomínku na vjemu subjektivního času. Příkladem, kdy lidé mluví o velmi pomalém plynutí času, jsou situace bezprostředního ohrožení života, např. při srážce chodce autem. V takové chvíli účastníci tvrdí, jakoby se pro ně čas výrazně zpomalil. Pokud by to byla pravda, byl by jedinec schopen získat informace nedostupné za běžných podmínek. Tuto domněnku se podařilo vyvrátit za pomoci experimentu, v němž byli lidé puštěni volným pádem z velké výšky do sítě, aby se nasimuloval pocit ohrožení a zároveň jim byly na zápěstí umístěny hodinky, které ukazovaly čísla v tak rychlém sledu, že je člověk není za běžných podmínek schopen odečíst. Zjistilo se, že ani při takto extrémním prožitku se schopnost odečtu nezlepší. Důvodem zkreslení je zřejmě intenzivnější zapojení limbické struktury, amygdaly [100].

Jedním z nejpodivnějších úkazů, jaké epizodická paměť produkuje, jsou tzv. falešné vzpomínky konstruovatelné jak na verbální, tak na vizuální úrovni. Na verbální úrovni se jednalo o experiment Elizabeth Loftus, při němž si zjistila od příbuzných probandů 3 pravdivé vzpomínky, mezi něž zařadila i jednu smyšlenou. Ta standardně popisovala situaci, kdy se dotazovaný ztratil v obchodním centru, byl nalezen starší paní a doveden zpět k rodině. Následně E. Loftus zjišťovala, zda si účastníci experimentu na událost pamatují, či nikoli. 7 z 24 (což činí 29 %) označilo konstruovanou vzpomínku jako událost, na níž si pamatují. Posléze doplňovali i další detaily, i když E. Loftus podotýká, že u pravdivých vzpomínek bylo popsáno více detailů [101]. Bohužel, verbální vsugerování falešné vzpomínky není jen laboratorní hypotézou, ale i konkrétním problémem v psychoterapii. Např. americký psychiatr ze státu Illinois, Bennett Braun, využíval hypnózy a drog, aby zjistil, zda nebyli jeho pacienti v dětství zneužíváni. Postup, který Bennett Braun zvolil, vedl k tomu, že jeho pacientka Patricia Burgus se potýkala s myšlenkami, že její osoba zahrnovala 300 osobností. V tomto případě byl

nebezpečný postup odhalen a Benett Braun trestně stíhán. Tento případ ukazuje, jak dalece může mysl zajít v přijetí myšlenek a domnělých vzpomínek [102]. Na vizuální úrovni vsugerování falešné vzpomínky byl proveden experiment,



Obr. 4 – fotomontáž použita při experimentu zkoumající falešné vzpomínky [103]

při němž experimentátoři zkombinovali 2 fotografie, z nichž jedna byla fotografií probanda z dětství a na další byla fotografie létajícího balónu. Kombinací tak vzniklo falešné vodítko ke vzpomínce letu balónem (viz obr. 4). V tomto případě se počet těch, kteří si na událost „vzpomněli“, zvýšil, a to na 50 % [103].

4.4.2. Očitá svědectví

Typickými případy, kde se lidé spoléhají na přesnost epizodické paměti, jsou očitá svědectví. Ačkoliv mohou mít obrovskou výpovědní hodnotu, je potřeba brát v úvahu, co všechno může proces vštípení, konsolidace a vybavení epizodické vzpomínky ovlivnit. Rizika spojená s tímto procesem nejsou všem zainteresovaným orgánům často známá - např. 37% Američanů věří, že jediné očitě svědectví je dostačující důkaz pro odsouzení domnělého pachatele [104]. Na druhou stranu při ověřování pachatelů trestných činů se za pomoci DNA testů ukázalo, že 75 % nevinných bylo odsouzeno na základě očitých svědectví. Problematičnost očitých svědectví, coby rozhodující důkazu, je tématem nejen forenzních detektivů a kognitivních vědců, ale také tématem pro filmaře. Dobrým příkladem je americký snímek *12 rozhněvaných mužů* (1957), v němž se jednomu z porotců podaří odhalit nedostatky zdánlivě přesvědčivého očitých svědectví. Jaké jsou tedy faktory ovlivňující výpověď očitých svědků?

Jedním z faktorů je nepochybně zaměření pozornosti. Ta v určitých situacích připomíná reflektor, jehož světelný rozsah reguluje vnímání reality. Pozornost umožňuje zachycení dat z velkého rozsahu viditelného pole, může se ale také omezit jen na malý výsek. Selektivní okruh pozornosti nastává např. při *fenoménu zaměření se na zbraň* [94; str. 339] - tedy situaci, kdy se během trestného činu objeví zbraň, která vyvoláním pocit strachu a úzkosti upoutá pozornost

očitého svědka a omezí jeho schopnost popsat více detailů z okolí. Dalším případem sledujícím selektivnost pozornosti je fenomén *slepoty z nepozornosti* (angl. *inattention blindness*). Ta byla v roce 1999 demonstrována Simonsem a Chabrisem na tzv. neviditelné gorile [105]. Účastníkům experimentu bylo prezentováno video, na němž byli pohybující se studenti v bílých a černých tričkách, kteří si přihrávali basketbalový míč. Cílem probandů bylo spočítat přihrávky bíle oblečených hráčů. Během této akce prošla mezi hráči žena převlečená v černém kostýmu gorily, zastavila se uprostřed mezi hráči, zabušila pažemi do hrudi a odešla. Když se experimentátoři v dotazníku ptali na něco zvláštního, co by se během videa odehrálo, pouze 60 % účastníků uvedlo přítomnost gorily.

Přestože informace o předmětu či osobě je v paměti přítomná, může dojít při jejím vybavení k nesprávnému začlenění. Příkladem je tzv. nevědomý přenos (angl. *unconscious transference*), jehož kuriózní ukázkou je australský případ psychologa Donalda Thompsona [94; str. 344]. Ten se zúčastnil televizní debaty, kde se snažil popsat příčiny nedůvěryhodnosti očitého svědectví. Zanedlouho po odvysílání pořadu byl zadržen policií a uvězněn, což si vykládal jako nepřívětivou reakci na jeho televizní vystoupení. Následně byl vybrán do rekogničního způsobu dokazování, při němž byl spolu s dalšími muži předveden před ženu, která se stala obětí znásilnění. Ze skupiny předvedených mužů označila žena za pachatele Donalda Thompsona. To, že se byl D. Thompson nevinný, se jasně ukázalo, když oběť uvedla čas, kdy k trestnému činu mělo dojít. Jednalo se právě o čas, kdy se Thompson zúčastnil uvedené televizní debaty. Posléze vyšlo najevo, že v průběhu znásilnění byla na místě zapnuta televize a tím došlo k nevědomému přenosu identifikace pachatele.

Epizodická vzpomínka může být taktéž ovlivněna vnějšími podněty a to natolik, že se změní důležité informace, které obsahuje. Ukázkou je výzkum Elizabeth Loftus z roku 1975 [106]. Při něm probandi nejprve zhlédli video, v němž došlo ke srážce aut. Posléze měli účastníci pokusu odpovědět buďto na otázky: „*V jaké rychlosti auto narazilo do druhého vozidla?*” či „*V jaké rychlosti auto vletělo do druhého vozidla?*” (přičemž celkem bylo při testování použito několika výrazů pro kontakt vozidel a to angl. *hit, collided, bumped, contacted, smashed into*). V závislosti na zvoleném výrazu se zvyšoval či snižoval odhad rychlosti a to od 40,8 mph pokud šlo o *smashed*, přes 34 mph pro *hit* až k 31,8 mph pokud byl užit výraz *contacted*. S touto odlišností Elizabeth Loftus pracovala dále a po týdně se účastníků experimentu zeptala, zda na videu po srážce viděli rozbité sklo. 14 % účastníků, u kterých byl použit výraz *hit*, uvedlo, že viděli rozbité sklo. U těch, kteří byli konfrontováni s výrazem *smashed* počet stoupl na 32 %. Ve skutečnosti k rozbití skla při srážce nedošlo. Ukazuje se tak, že vzpomínka může být ovlivněna volbou otázky.

Z výše uvedeného je patrné, že spousta faktorů může negativně ovlivnit kvalitu epizodické paměti. Proto bylo vytvořeno několik postupů, jak s větší opatrností pracovat s pamětí coby důkazním materiálem. Jedním z nich je snaha upevnit získané informace pomocí rekonsolidace. Experimentálně tento krok uskutečnili Gabbert, Hope, Fisher a Jamieson (2012) [107], když jednu skupinu probandů po zhlédnutí videa bankovní loupeže nechali provést tzv. *Self-Administered interview* (SAI) a druhou skupinu ponechali, coby kontrolní, bez zmíněné intervence. O týden později byli účastníci z obou skupin dotazováni na informace ze zhlédnutého videa a ukázalo se, že SAI napomohlo nejen uchovat více detailů, ale tito jedinci byli odolnější vůči zavádějícím informacím. Na základě výzkumu Elizabeth Loftus (1992) [108] se ukázalo, že vytvoření obrany proti zavádějící informaci je nesmírně důležité, protože ty se s postupem času více a více začleňují a jsou pevněji spjaté s původní událostí. Proti nevědomému ovlivnění svědků vyšetřovateli byl vytvořen postup tzv. *kognitivního interview*. Zatímco dříve bylo běžné pokládat uzavřené otázky způsobem: „*Jakou barvu mělo dané auto?*“, nyní se vyšetřovatelé snaží umožnit vybavení více podrobností pomocí otevřených otázek jako např.: „*Co byste mohl o daném autu říci?*“ K vedení kognitivního interview patří další aspekty, jako např. představení se, vysvětlení cílů rozhovoru, iniciování volné výpovědi atd. Ačkoliv je metoda složitější oproti standardnímu vedení vyšetřování, uvádí Memon et. al. (2010) [109] jeho jedinou nevýhodu, a to mírné zvýšení výskytu nepřesných informací.

5. Závěr

Z uvedené rešerše vyplývá, že vybavení epizodické vzpomínky z paměti je nesmírně komplexní jev a je proto potřeba brát ohled na to, že může být v průběhu modifikováno (což bylo demonstrováno ve třetí části práce). Samotný pojem je tradičně spjat s psychologickou terminologií, což bylo cílem ukázat zejména v první části práce, ale protože je paměť mezioborový jev, studium EP zasahuje do mnoha vědních oborů (což se ukazuje v druhé kapitole). Zatímco dříve byli badatelé omezeni možnostmi pozorování a museli především pracovat na úrovni celého organismu, dnes je možno experimenty cílit daleko přesněji na jednotlivé anatomické, buněčné či molekulární jevy. Díky tomu se daří účinněji prostorově a časově odlišovat fáze vstípení, konsolidace a vybavení.

Z předložené rešerše také mimo jiné vyplývá, že zatím neexistuje plynulé překlenutí prostoru mezi neurobiologickým popisem vybavení z paměti a popisem psychologickým (jehož důsledkem je např. diskuze o *local coding* a *distributed coding* či studium genetických předpokladů pro onemocnění související s EP). V tomto prostoru se taktéž nachází řada studií, které mají prozatím charakter spíše spekulativní a bylo by užitečné jejich validitu ověřit (např. v případě BMP). Při humánních pokusech narážíme často na proveditelnost, např. vyjmutí embrya z dělohy a provedení testů paměti podobně jako u animálního modelu.

Studium vybavení informace z paměti má mnoho důležitých důsledků pro lidstvo, ať už se jedná např. o detailnější porozumění fázím patologií paměti (jako např. amnézie, konfabulace či AD), dopad zdánlivě neškodných podnětů na vybavení vzpomínek z útlého dětství či pochopení jakým způsobem lze zacházet s očitým svědectvím u soudu. Přes velké množství poznatků, jež jednotlivé obory nashromáždily, bude třeba ještě hlouběji porozumět tomuto procesu, abychom si byli vědomi jednotlivých příležitostí (např. při zkoumání prenatální paměti, jíž se zabývá mj. Stanislav Grof) a rizik (např. plynoucí ze vsugerování vzpomínky). V USA výzkumy z posledních desetiletí napomohly osvobodit ty, u nichž došlo k nespravedlivému rozsudku kvůli neznalosti soudců, jak je EP ovlivnitelná. Uvidíme, jakým způsobem výzkum vybavení informací z paměti posune lidstvo v příštích letech.

6. Bibliografie:

1. ROEDIGER, Henry L. Memory metaphors in cognitive psychology. *Memory & Cognition*, 1980, 8.3: 231-246.
2. * PRING, Linda. Memory characteristics in individuals with savant skills. 2008.
3. LOFTUS, Elizabeth F. Unconscious transference in eyewitness identification. *Law & Psychol. Rev.*, 1976, 2: 93.
4. TULVING, Endel; THOMSON, Donald M. Encoding specificity and retrieval processes in episodic memory. *Psychological review*, 1973, 80.5: 352.
5. * MARIN, Ioana; KIPNIS, Jonathan. Learning and memory... and the immune system. *Learning & Memory*, 2013, 20.10: 601-606.
6. * GUNDERSEN, Kristian. Muscle memory and a new cellular model for muscle atrophy and hypertrophy. *Journal of Experimental Biology*, 2016, 219.2: 235-242.
7. * ALEŠ, Stuchlík. Neurobiologie chování a paměti. *Neurofyziologie paměti* [online]. Praha: Fyziologický ústav AV ČR, 2019 [cit. 2019-08-15]. Dostupné z: http://memory.biomed.cas.cz/332/www332_CZ/dokumenty/Prednaska1-2019.pdf
8. SCOGIN, Forrest; STORANDT, Martha; LOTT, Leeanne. Memory-skills training, memory complaints, and depression in older adults. *Journal of Gerontology*, 1985, 40.5: 562-568.
9. * BUDSON, Andrew E.; PRICE, Bruce H. Memory dysfunction. *New England Journal of Medicine*, 2005, 352.7: 692-699.
10. CATARINO, Ana, et al. Failing to forget: Inhibitory-control deficits compromise memory suppression in posttraumatic stress disorder. *Psychological Science*, 2015, 26.5: 604-616.
11. CLAPARÈDE, Édouard. Recognition et moitie. *Archives de Psychologie*, 11, 75-90
12. ATKINSON, Richard C.; SHIFFRIN, Richard M. Human memory: A proposed system and its control processes. In: *Psychology of Learning and Motivation*. Academic Press, 1968. p. 89-195.
13. SPERLING, George. The information available in brief visual presentations. *Psychological Monographs: General and Applied*, 1960, 74.11: 1.
14. * EYSENCK, Michael W. a Mark T. KEANE. Kognitivní psychologie. Praha: Academia, 2008. ISBN 978-80-200-1559-4.
15. CHERRY, Colin. Cocktail party problem. *Journal of the Acoustical Society of America*, 1953, 25: 975-979.

16. BRONKHORST, Adelbert W. The cocktail-party problem revisited: Early processing and selection of multi-talker speech. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 2015, 77.5: 1465-1487.
17. JAMES, William, et al. *The principles of psychology*. London: Macmillan, 1890.
18. MILLER, George A. The magical number seven, plus or minus two: Some limits on our capacity for processing information. *Psychological Review*, 1956, 63.2: 81.
19. * COWAN, Nelson. What are the differences between long-term, short-term, and working memory?. *Progress in Brain Research*, 2008, 169: 323-338.
20. BADDELEY, Alan. The episodic buffer: a new component of working memory?. *Trends in cognitive sciences*, 2000, 4.11: 417-423.
21. ROBBINS, T. W., et al. Working memory in chess. *Memory & Cognition*, 1996, 24.1: 83-93.
22. PRABHAKARAN, Vivek, et al. Integration of diverse information in working memory within the frontal lobe. *Nature Neuroscience*, 2000, 3.1: 85.
23. ERICSSON, K. Anders; KINTSCH, Walter. Long-term working memory. *Psychological Review*, 1995, 102.2: 211.
24. CORKIN, Suzanne. Lasting consequences of bilateral medial temporal lobectomy: Clinical course and experimental findings in HM. In: *Seminars in Neurology*. © 1984 by Thieme Medical Publishers, Inc., 1984. p. 249-259.
25. MILNER, Brenda. Les troubles de la memoire accompagnant des lesions hippocampiques bilaterales. *Physiologie de l'hippocampe*, 1962, 257-272.
26. * SQUIRE, Larry R. Memory and brain systems: 1969–2009. *Journal of Neuroscience*, 2009, 29.41: 12711-12716.
27. * KOUKOLÍK, František. Lidský mozek: [funkční systémy, norma a poruchy]. 3., přeprac. a dopl. vyd. Praha: Galén, 2012. 400 s. ISBN 978-80-7262-771-4.
28. SUMMERFIELD, Jennifer J.; HASSABIS, Demis; MAGUIRE, Eleanor A. Cortical midline involvement in autobiographical memory. *Neuroimage*, 2009, 44.3: 1188-1200.
29. GREENE, John DW; HODGES, John R. Identification of famous faces and famous names in early Alzheimer's disease: Relationship to anterograde episodic and general semantic memory. *Brain*, 1996, 119.1: 111-128.
30. FISHER, Matthew PA. Are we quantum computers, or merely clever robots. *International Journal of Modern Physics B*, 2017, 31.7: 1743001.
31. * Neuropedagogika / Milan Adámek. - Vyd. 1. - Pardubice : Univerzita Pardubice, 2014. - 266 s.

32. Zach P, Mrzílková J, Kučová S. Srovnání popisu buddhistických osmi vědomí se strukturou mozku u člověka. *Kontakt*. 2009;11(1):85-89. doi: 10.32725/kont.2009.013.
33. Platón. *Faidón*. Překlad František Novotný. 6., opr. vyd. Praha: OIKOYMENH, 2005. 107 s. Platónovy dialogy; sv. 8. ISBN 80-7298-158-7.
34. * CHUDLER, Eric H. Brain Facts and Figures: Neurons. *UW Faculty Web Server* [online]. Seattle: University of Washington, 2018 [cit. 2019-08-15]. Dostupné z: <http://faculty.washington.edu/chudler/facts.html#neuron>
35. The Nobel Prize in Physiology or Medicine 2003: Paul C. Lauterbur and Sir Peter Mansfield. *NobelPrize.org* [online]. Nobel Media AB, 2019 [cit. 2019-08-15]. Dostupné z: <https://www.nobelprize.org/prizes/medicine/2003/summary/>
36. * EAGLEMAN, David. *Mozek: váš příběh*. Překlad Petr Bokůvka. 1. vydání. Brno: BizBooks, 2017. 223 stran. ISBN 978-80-265-0663-8.
37. MAGUIRE, Eleanor A., et al. Navigation-related structural change in the hippocampi of taxi drivers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2000, 97.8: 4398-4403.
38. CZÉH, Boldizsár, et al. Stress-induced changes in cerebral metabolites, hippocampal volume, and cell proliferation are prevented by antidepressant treatment with tianeptine. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2001, 98.22: 12796-12801.
39. GODEFROY, O., et al. Deficit of episodic memory: anatomy and related patterns in stroke patients. *European neurology*, 2009, 61.4: 223-229.
40. HABIB, Reza; NYBERG, Lars; TULVING, Endel. Hemispheric asymmetries of memory: the HERA model revisited. *Trends in cognitive sciences*, 2003, 7.6: 241-245.
41. CABEZA, Roberto, et al. Functional neuroanatomy of recall and recognition: A PET study of episodic memory. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 1997, 9.2: 254-265.
42. Schwann, Theodor: *Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Struktur und dem Wachsthum der Thiere und Pflanzen*. Berlin, 1839, S. 196. In: Deutsches Textarchiv <http://www.deutschestextarchiv.de/schwann_mikroskopische_1839/220>, abgerufen am 14.08.2019.
43. * CROFT, William J. *Under the microscope: a brief history of microscopy*. World Scientific, 2006.
44. The Nobel Prize in Physiology or Medicine 1906: Camillo Golgi Santiago, Ramón y Cajal. *NobelPrize.org*[online]. Nobel Media AB, 2019 [cit. 2019-08-15]. Dostupné z: <https://www.nobelprize.org/prizes/medicine/1906/summary/>

45. The Nobel Prize in Physiology or Medicine 1936: Sir Henry Dale, Otto Loewi. *NobelPrize.org* [online]. Nobel Media AB, 2019 [cit. 2019-08-15]. Dostupné z: <https://www.nobelprize.org/prizes/medicine/1936/summary/>
46. * CHUDLER, Eric H. The Hows, Whats and Whos of Neuroscience. *Neuroscience For Kids* [online]. University of Washington, 2019 [cit. 2019-08-15]. Dostupné z: <https://faculty.washington.edu/chudler/what.html>
47. * Rokyta, Richard a kol. *Fyziologie a patologická fyziologie: pro klinickou praxi*. 1. vydání. Praha: Grada Publishing, 2015. xxxi, 680 stran. ISBN 978-80-247-4867-2.
48. LØMO, Terje. The discovery of long-term potentiation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 2003, 358.1432: 617-620.
49. THORPE, Simon. Local vs. distributed coding. *Intellectica*, 1989, 8.2: 3-40.
50. QUIROGA, R. Quian, et al. Invariant visual representation by single neurons in the human brain. *Nature*, 2005, 435.7045: 1102.
51. IKEGAYA, Yuji, et al. Synfire chains and cortical songs: temporal modules of cortical activity. *Science*, 2004, 304.5670: 559-564.
52. * VON BARTHELD, Christopher S.; BAHNEY, Jami; HERCULANO-HOUZEL, Suzana. The search for true numbers of neurons and glial cells in the human brain: A review of 150 years of cell counting. *Journal of Comparative Neurology*, 2016, 524.18: 3865-3895.
53. * FIELDS, R. Douglas, et al. Glial biology in learning and cognition. *The Neuroscientist*, 2014, 20.5: 426-431.
54. O'KEEFE, John, et al. Place cells, navigational accuracy, and the human hippocampus. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 1998, 353.1373: 1333-1340.
55. HAFTING, Torkel, et al. Microstructure of a spatial map in the entorhinal cortex. *Nature*, 2005, 436.7052: 801.
56. TAUBE, Jeffrey S.; MULLER, Robert U.; RANCK, James B. Head-direction cells recorded from the postsubiculum in freely moving rats. I. Description and quantitative analysis. *Journal of Neuroscience*, 1990, 10.2: 420-435.
57. EICHENBAUM, Howard. Time cells in the hippocampus: a new dimension for mapping memories. *Nature Reviews Neuroscience*, 2014, 15.11: 732.
58. GAUTHIER, Jeffrey L.; TANK, David W. A dedicated population for reward coding in the hippocampus. *Neuron*, 2018, 99.1: 179-193. e7.
59. WATSON, James D., et al. Molecular structure of nucleic acids. *Nature*, 1953, 171.4356: 737-738.

60. * MARKOŠ, Anton a kol. Biosémiotika II. Univerzita Palackého v Olomouci, 2014. 138 s. ISBN 978-80-244-4357-7
61. * GOTTLIEB, Gilbert. Normally occurring environmental and behavioral influences on gene activity: From central dogma to probabilistic epigenesis. *Psychological review*, 1998, 105.4: 792.
62. * PAPASSOTIROPOULOS, Andreas; DOMINIQUE, J.-F. Genetics of human episodic memory: dealing with complexity. *Trends in cognitive sciences*, 2011, 15.9: 381-387.
63. EBBINGHAUS, H. Abriss der Psychologie. 1908.
64. HARLEY, Keryn; REESE, Elaine. Origins of autobiographical memory. *Developmental Psychology*, 1999, 35.5: 1338.
65. * Plháková, Alena. *Dějiny psychologie*. Vyd. 1. Praha: Grada, 2006. 328 s. Psyché.
66. * BRUCE, Darryl. On the origin of the term "neuropsychology." *Neuropsychologia*, 1985.
67. VEIN, Alla. Sergey Sergeevich Korsakov (1854–1900). *Journal of Neurology*, 2009, 256.10: 1782-1783.
68. * EVANS, Richard I. BF Skinner: The man and his ideas. 1968.
69. BARTOŠ, Aleš, et al. Soubor jednoznačně pojmenovatelných obrázků k hodnocení a léčbě jazykových a kognitivních deficitů. *Česká a slovenská neurologie a neurochirurgie*, 2013, 2013: 76.
70. BARTOŠ, Aleš. Krátký test slovní paměti pomocí věty u Alzheimerovy nemoci. *Česká a slovenská neurologie a neurochirurgie*, 2017, 80.6.
71. BARTOŠ, Aleš. Test gest (TEGEST) k rychlému vyšetření epizodické paměti u mírné kognitivní poruchy. *Česká a slovenská neurologie a neurochirurgie*, 2018, 81.1.
72. VORHEES, Charles V.; WILLIAMS, Michael T. Morris water maze: procedures for assessing spatial and related forms of learning and memory. *Nature Protocols*, 2006, 1.2: 848.
73. * MCLEOD, Saul. Skinner-operant conditioning. *Retrieved from*, 2015.
74. LEGER, Marianne, et al. Object recognition test in mice. *Nature Protocols*, 2013, 8.12: 2531.
75. AKSENTIJEVIC, Aleksandar, et al. It takes me back: The mnemonic time-travel effect. *Cognition*, 2019, 182: 242-250.
76. * Buzan, Tony a Boučková, Pavlína, ed. *Trénink paměti: jak si zapamatovat vše, co chcete*. 1. vyd. Brno: BizBooks, 2013. 232 s. ISBN 978-80-265-0057-5.
77. World Records. *World memory statistics* [online]. World Memory Sports Council, 2016 [cit. 2019-08-15]. Dostupné z: <http://www.world-memory-statistics.co.uk/disciplines.php>

78. BÄCKMAN, L. Utilizing compensatory task conditions for episodic memory in Alzheimer's disease. *Acta Neurologica Scandinavica*, 1996, 94.S165: 109-113.
79. BOWER, Gordon H. Mood and memory. *American Psychologist*, 1981, 36.2: 129.
80. AHERN, Geoffrey L.; SCHWARTZ, Gary E. Differential lateralization for positive versus negative emotion. *Neuropsychologia*, 1979, 17.6: 693-698.
81. TALARICO, Jennifer M.; BERNTSEN, Dorthe; RUBIN, David C. Positive emotions enhance recall of peripheral details. *Cognition and emotion*, 2009, 23.2: 380-398.
82. * NEISSER, U. Cognitive psychology. New York: Appleton-Century-Crofts, 1967.
83. * HYNIE, S.; KLENEROVÁ, V. Neurobiologie paměti. *Československá fyziologie*, 2010, 2.
84. * GÁLIK, Michal. *Epizodická paměť u zvířat*. Praha, 2011. Bakalářská práce. Univerzita Karlova. Přírodovědecká fakulta. Katedra zoologie.
85. TULVING, Endel. Memory and consciousness. *Canadian Psychology/Psychologie canadienne*, 1985, 26.1: 1.
86. TULVING, Endel. Remembering and knowing the past. *American Scientist*, 1989, 77.4: 361-367.
87. MICKLEY, Katherine R.; KENSINGER, Elizabeth A. Emotional valence influences the neural correlates associated with remembering and knowing. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, 2008, 8.2: 143-152.
88. GARDINER, John M.; RAMPONI, Cristina; RICHARDSON-KLAVEHN, Alan. Experiences of remembering, knowing, and guessing. *Consciousness and cognition*, 1998, 7.1: 1-26.
89. TULVING, Endel. Episodic memory: From mind to brain. *Annual review of psychology*, 2002, 53.1: 1-25.
90. CLAYTON, Nicola S.; DICKINSON, Anthony. Episodic-like memory during cache recovery by scrub jays. *Nature*, 1998, 395.6699: 272.
91. JOZET-ALVES, Christelle; BERTIN, Marion; CLAYTON, Nicola S. Evidence of episodic-like memory in cuttlefish. *Current Biology*, 2013, 23.23: R1033-R1035.
92. MOSCOVITCH, Morris, et al. Functional neuroanatomy of remote episodic, semantic and spatial memory: a unified account based on multiple trace theory. *Journal of anatomy*, 2005, 207.1: 35-66.
93. YASSA, Michael A.; REAGH, Zachariah M. Competitive trace theory: a role for the hippocampus in contextual interference during retrieval. *Frontiers in behavioral neuroscience*, 2013, 7: 107.

94. * BADDELEY, Alan D., Michael W. EYSENCK a Michael C. ANDERSON. *Memory*. Second edition. London: Psychology Press, Taylor & Francis Group, 2015. ISBN 978-1-84872-183-8.
95. DE RENZI, Ennio; LIOTTI, Mario; NICHELLI, Paolo. Semantic amnesia with preservation of autobiographic memory. A case report. *Cortex*, 1987, 23.4: 575-597.
96. DALLA BARBA, Gianfranco; CIPOLOTTI, Lisa; DENES, Gianfranco. Autobiographical memory loss and confabulation in Korsakoff's syndrome: A case report. *Cortex*, 1990, 26.4: 525-534.
97. * NEWCOMBE, Nora S.; LLOYD, Marianne E.; RATLIFF, Kristin R. Development of episodic and autobiographical memory: a cognitive neuroscience perspective. 2007.
98. RATHBONE, Clare J.; MOULIN, Chris JA; CONWAY, Martin A. Self-centered memories: The reminiscence bump and the self. *Memory & Cognition*, 2008, 36.8: 1403-1414.
99. Grof, Stanislav. *Když se nemožné stane: [dobrodružství za hranicemi běžného vědomí]*. Vyd. v českém jazyce 1. Praha: Práh, 2012. 397 s. ISBN 978-80-7252-359-7.
100. STETSON, Chess; FIESTA, Matthew P.; EAGLEMAN, David M. Does time really slow down during a frightening event?. *PloS One*, 2007, 2.12: e1295.
101. LOFTUS, Elizabeth F. Creating false memories. *Scientific American*, 1997, 277.3: 70-75.
102. * LOFTUS, E., 2003. Our changeable memories: Legal and practical implications. *Nature Reviews Neuroscience*, 4(3), p.231.
103. WADE, Kimberley A., et al. A picture is worth a thousand lies: Using false photographs to create false childhood memories. *Psychonomic Bulletin & Review*, 2002, 9.3: 597-603.
104. SIMONS, Daniel J.; CHABRIS, Christopher F. What people believe about how memory works: A representative survey of the US population. *PloS one*, 2011, 6.8: e22757.
105. SIMONS, Daniel J.; CHABRIS, Christopher F. Gorillas in our midst: Sustained inattention blindness for dynamic events. *perception*, 1999, 28.9: 1059-1074.
106. LOFTUS, Elizabeth F. Leading questions and the eyewitness report. *Cognitive Psychology*, 1975, 7.4: 560-572.
107. GABBERT, Fiona, et al. Protecting against misleading post-event information with a self-administered interview. *Applied Cognitive Psychology*, 2012, 26.4: 568-575.
108. LOFTUS, Elizabeth F. When a lie becomes memory's truth: Memory distortion after exposure to misinformation. *Current directions in psychological science*, 1992, 1.4: 121-123.

109. * MEMON, Amina; MEISSNER, Christian A.; FRASER, Joanne. The Cognitive Interview: A meta-analytic review and study space analysis of the past 25 years. *Psychology, public policy, and law*, 2010, 16.4: 340.
110. SQUIRE, Larry R.; ZOLA-MORGAN, Stuart. The medial temporal lobe memory system. *Science*, 1991, 253.5026: 1380-1386.

(sekundární citace jsou označeny *)