

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Bc. Tomáš Urbánek

**Multidisciplinární pojetí výbavnosti s důrazem na epizodickou
paměť ve světle současného poznání**

Multidisciplinary approach to memory recall, especially episodic one
in the view of contemporary knowledge

Bakalářská práce

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

Praha, 2019

Poděkování

Na tomto místě bych chtěl velmi poděkovat vedoucímu práce doc. MUDr. Petru Zachovi, CSc., za inspirativní konzultace k tématu paměti, za poznámky a komentáře při zpracování tématu, za otevřenost novým pohledům na problematiku a za čas, po který se vedení práce věnoval. 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.

V Praze 15. srpna 2019

podpis

Abstrakt

Lidská paměť je schopna uložit, konsolidovat a následně vybavit stimuly, s nimiž se organismus setkal. Tento proces umožňuje účinněji reagovat na nově příchozí podněty. Paměť není unimodální systém a jednotlivé složky jsou odlišným způsobem formovány. Jednou ze složek je tzv. epizodická paměť (EP), obsahující kontextuální informace. Cílem práce je popsat proces vybavnosti z paměti pohledem odlišných vědních oborů, uvést základní psychologické teorie paměti a v závěrečné kapitole ukázat, že i zdánlivě kompaktní vzpomínky EP mohou být podstatným způsobem ovlivněny.

Klíčová slova: paměť, vybavnost, vědní obory, epizodická paměť, mozek

Abstract

Human memory is able to encode, consolidate and recall stimuli which the organism previously encountered. This process gives the organism a chance to react more effectively to next stimuli. Memory is not a unimodal system. Individual components are formed in different ways. One of the components is the episodic memory, which contains contextual information. The aim of this thesis is to describe the process of recall on the basis of different scientific branches, then to explain the basic psychological theories of memory, and, in the final chapter, to show that supposed compact episodic memories can be essentially changed.

Key words: memory, recall, scientific branches, episodic memory, brain

Seznam zkratek

AD	Alzheimer's disease (Alzheimerova choroba)
BMP	bazální perinatální matrice
cAMP	cyklický adenosinmonofosfát
CMP	cévní mozková příhoda
CNS	centrální nervová soustava
CTA	conditioned taste aversion (podmíněná chuťová averze)
DNA	deoxyribonukleová kyselina
EEG	elektroencefalografie
EP	epizodická paměť
fMRI	functional magnetic resonance imaging (funkční magnetická rezonance)
H. M.	pacient Henry Molaison
IQ	intelligenční kvocient
LDP	long-term depression (dlouhodobá deprese)
LTP	long-term potentiation (dlouhodobá potenciace)
MTT	mental time travel (mentální cestování časem)
NC	Nobelova cena
PCR	polymerase chain reaction (polymerázová řetězová reakce)
PET	pozitronová emisní tomografie
PTC	fenylthiokarbamid
PTSD	posttraumatická stresová porucha
WWW	What? When? Where? (Co? Kdy? Kde?) /model typu epizodické paměti/

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Studium paměti a výbavnosti na různých úrovních.....	3
2.1. Úroveň psychologie a psychiatrie.....	3
2.2. Úroveň anatomie a histologie.....	5
2.3. Úroveň buněčné biologie.....	7
2.4. Úroveň genetiky.....	9
3. Paměť a výbavnost pohledem psychologických kategorií.....	12
3.1. Senzorická paměť.....	12
3.2. Krátkodobá paměť.....	12
3.3. Pracovní paměť.....	13
3.4. Dlouhodobá paměť.....	14
4. Výbavnost z epizodické paměti.....	17
4.1. Složky epizodické paměti.....	17
4.2. Ovlivnění epizodické paměti.....	19
5. Závěr.....	23
6. Seznam literatury.....	24

1. Úvod

Vosková tabulka, klec pro ptáky, pokoje v domě či kraví žaludek – takové metafory, popisující lidskou paměť, můžeme nalézt napříč historií [1]. Může se zdát, že paměť je jako knihovna, ve které je nutno pouze dohledat správné oddělení, v něm poličku a následně nalezneme přesně to, co bylo dříve uloženo. Takový pohled na paměť býval např. v soudnictví rozšířený. Nedávné výzkumy však ukázaly, že paměť může být sice neobvykle podrobná (jako např. ta vizuální u kreslíře Stephena Wiltshirea [2]), ale i nevědomě značně ovlivnitelná [3].

Často se můžeme setkat se stížnostmi na paměť. Mnozí by si přáli pamatovat více a méně zapomínat. Dlouhodobě může takový postoj vést ke skleslosti, ale bezprostředně to neznamená, že by v paměťových testech takoví jedinci nutně měli horší výsledky než jedinci z kontrolní skupiny [4]. Výbavnost z paměti tvoří škálu s hraničními případy. Oba extrémy bývají pro své nositele paralyzující. Na jednom pomyslném konci je např. v důsledku progresu Alzheimerovy choroby (AD) ztráta mj. epizodické a sémantické paměti [5], na druhém konci bychom mohli nalézt např. posttraumatickou stresovou poruchu (PTSD), u níž minimální vodítko, vedoucí ke vzpomínce, daného jedince paralyzuje a složitými technikami je pak třeba ostrou výbavnost omezit [6]. Mj. z těchto důvodů je důležité proces výbavnosti nadále studovat.

Paměť je v nejobecnější rovině každý stav hmoty od nejmenších struktur, přes sloučeniny, směsi, buňky, organismy, ekosystémy, až po planety solárního systému a vesmír jako takový. Proměnnou veličinou je zde čas, v němž každá struktura podléhá proměně. Uvedený pohled na paměť je sice značně univerzální, avšak pro potřebu biologických oborů jej lze při zaměření na nervovou soustavu živočichů redukovat na proces o třech fázích, které se v angličtině tradičně označují jako 1) *encoding* 2) *storage* a 3) *retrieval* (překládáno např. jako učení, uchování a vybavení) [7]. Toto pojetí je mnohem konkrétnější, ale je dobré brát v úvahu, že při něm došlo k výrazné redukci. Často jsou totiž opomíjeny další orgánové soustavy a jejich podíl na paměti organismu – např. paměť imunitního systému [8] či pohybového systému [9].

V práci se budu věnovat především fázi označované *recall* (někdy také jako *retrieval* či *recollection* [10]). 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* (*retrieval*, *recollection*) se již v odborné literatuře vžil překlad *vybavení*. Běžnější

český obrat pro proces hledání v paměti je *vzpomínání*. Ovšem tento pojem je v angličtině používán i v překladu *remembering* a silně asociuje tzv. epizodickou paměť (EP). Proto se v práci přidržíím pojmu *výbavnost* a *vybavení*, i když jeho užití v textu nebude třeba vždy znít plynule.

Práce je členěná do tří oddílů. První si klade za cíl ukázat rozsah a multidisciplinární záběr studia paměti a procesu výbavnosti. Druhá část popisuje pojem výbavnosti v kontextu psychologických modelů paměti, jejichž východiskem je časové hledisko. V závěrečné části bude zaměřena pozornost na epizodickou paměť. Cílem bude EP detailněji analyzovat a uvést příklady, jak jsou zdánlivě kompaktní vzpomínky ovlivnitelné.

2. Studium paměti a vybavnosti na různých úrovních

Na pole přírodních, posléze humanitních, a i mimo oblast věd jako takových vstoupila předpona *neuro-*. V zásadě se jedná o poznatky z rozličných oborů prizmatem nervového systému. Záběr je obrovský – neurofyzika¹, neurobiologie, neuropsychologie, neuropedagogika² či neurobuddhismus³. Pozorování přicházejí z rozličných oborů a prolínají se mezi sebou. U všech lze nalézt nové postřehy k tématu paměti, protože každý obor má svoji unikátní historickou zkušenost. Výstižný přehled je nad rámec této práce. Zde se jedná o uvedení do kontextu, v jakém se s termínem vybavení pracuje. Strukturu lze sledovat podle vzrůstající komplexnosti jevů – od genů a molekul, přes buněčné orgány, mikroobvody, jednotlivé části neuronů, nervové buňky, jednotlivé oblasti mozku, funkční systémy, až po chování [14; str. 21-26] nebo podle tradičně zavedených vědních oborů [15]. Následující kapitola rozebírá jednotlivá stanoviska oborů a je strukturována tak, že v každém je nastíněn historický kontext, zmíněna velikost studovaných struktur a technologie používané při výzkumu, a nakonec uvedeny některé z poznatků týkajících se úrovně vybavitelnosti z paměti.

2.1. Úroveň psychologie a psychiatrie

“*Psychologie má dlouhou minulost, ale krátkou historii,*” uvedl Hermann Ebbinghaus (1850–1909) ve své publikaci *Abriss der Psychologie* [16; str. 1]. Studium vybavnosti paměti z pohledu chování [14; 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. Vybavnost sama o sobě je komplexním jevem, jehož úplný popis a pozorování je nad možnosti současných technologií přírodních věd. Nicméně existuje důležitý posun od centralizace této funkce k rozmístění v různých částech nervového systému (mozková kůra, basální ganglia, mozeček, hypothalamus 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 [17]. V průběhu 19. století se obor psychologie oddělil od filosofie a zformoval se jako samostatný vědní obor

¹ Velmi zajímavý je v tomto ohledu výzkum amerického fyzika Matthewa Fishera z Univeristy of California, Santa Barbara, zaměřený na kvantový přenos informací v nervové soustavě [11].

² např. učebnice od Adámka [12]

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 [13].

[18; str. 89]. Vlastní pojem neuropsychologie poprvé použil v roce 1913 William Osler [19]. První exaktní pozorování provedl na konci 19. století např. právě Hermann Ebbinghaus, když studoval schopnost zapamatovat si uměle vytvořené soubory slabik. Důležité jsou taktéž studie pacientů Théodula-Armanda Ribota (kniha *Nemoci paměti*) či prvního profesora psychiatrie v Rusku Sergeje Korsakova (podle nějž je pojmenován syndrom alkoholické paralýzy) [20]. 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 času [21].

Objektem zájmu v případě studia chování je organismus jako celek (striktní behavioristé jako např. B. F. Skinner (1904–1909) dokonce zanedbávali vnitřní procesy⁴ 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 výbavnosti standardizované sady obrázků [23], vět [24] či gest [25], aby u pacientů zjistila, které z kognitivních funkcí byly nemocí porušeny. V případě animálních modelů existují pro studium výbavnosti taktéž standardizované testovací úlohy, jako je např. Morrisovo vodní bludiště [26], Skinnerův box [27] či úloha rozpoznávání objektů [28].

Paměť ovlivňuje proces rozhodování [29], a proto je její fungování dlouhodobým předmětem zájmu člověka, aby se naučil, jak je možné proces výbavnosti ovlivnit. Velmi starou technikou na posílení výbavnosti 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, s nímž se asociují potřebné pojmy [30]. 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 [31; str. 93]. Tyto techniky lze

⁴ "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." [22]

využít při učení pojmů⁵, obrázků⁶ či čísel⁷ [32], ale v případě použití jako kompenzační pomůcky při AD nejsou příliš úspěšné [33]. Procesy učení a vybavnosti jsou zásadním způsobem ovlivněny emoční složkou. Bower [34] provedl experiment, při němž se měli studenti učit 16-20 nesouvisejících slov 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 [35]. Rozdíl mezi negativní a pozitivní emocí se odrazil i na schopnosti vybavení. Zatímco autobiografické vzpomínky spojené s negativními emocemi strachu a zlosti podpořily vybavnost 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 kontextuálních informací, a naopak pozitivní emoce romantické lásky může vést k zapamatování si více detailů o objektu zájmu [36].

2.2. Úroveň anatomie a histologie

“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* [37; 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. Dosáhly značného úspěchu v detailním popisu – např. cytoarchitektura 52 Brodmannových areí. 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.

U oborů anatomie a histologie se ohledně velikosti studovaných struktur pohybuje v rozmezí několika řádů – od desítek cm³ (např. objem bílé hmoty telencephalonu)

⁵ Rekord pro učení po dobu 15 minut a vybavení po 30 minutách je 302 slov.

⁶ Rekord pro učení pořadí hracích karet po dobu 30 minut a vybavení po 60 minutách je 1 044 karet.

⁷ Rekord pro učení čísel desítkové soustavy po dobu 60 minut a vybavení po 120 minutách je 3 260 čísel.

přes jednotky cm^3 (např. basální ganglia) po útvary o velikosti několika mm (např. průměr nervus opticus) a mikrometry (např. jednotlivé nervové buňky⁸). Takto rozsáhlá škála vyžaduje odlišné technologie pro zkoumání struktur zapojených do procesů výbavnosti 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 [39]. 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”* [40; str. 33]). Pozitronová emisní tomografie (PET) přináší podrobné informace o přítomnosti tkání spotřebovávajících 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, její využití by nevyžadovalo radioaktivní materiál a nebyla finančně náročná.

Centrální nervový systém (CNS) má oproti jiným tkáním v lidském těle omezenou schopnost regenerace. Každoročně se s tímto problémem jen v USA potýká na 500 000 lidí po cévní mozkové příhodě (CMP) a na 10 000 po traumatech páteře [41]. V závislosti na zasažené oblasti se projevují poruchy kognitivních funkcí. Nicméně nervový systém je schopen plasticky reagovat, a zvláště u dětí jsou intaktní oblasti CNS schopny do jisté míry přebrat funkce částí poškozených. U Cameron Mott se ve třech letech rozvinuly prudké záchvaty v důsledku tzv. Rasmussenovy encefalopatie. Záchvaty způsobovaly, že Cameron zcela ztrácela kontrolu nad motorikou těla, v důsledku čehož následovaly prudké pády na zem. V dalších fázích mohlo onemocnění zapříčinit ochrnutí až smrt. Proto bylo rozhodnuto o odstranění celé poloviny mozku (tzv. hemisferektomie). Operace proběhla úspěšně. Krátce po ní byla sice Cameron levostranně nepohyblivá, ale po čase dokázala tuto stranu s určitou slabostí aktivizovat, hodnoty IQ se dostaly do normálu a záchvaty ustoupily [42]. Její výsledky byly nad očekávání dobré, protože dle studie z roku 2013 se u 36 % dětí po zákroku

⁸ Mnohé číselné údaje týkající se nervové soustavy lze nalézt na webových stránkách *University of Washington* [38].

hemisferektomie záchvaty vrátily, pouze 42 % dětí starších 6 let bylo po zákroku schopných normálně číst a pouze 6,2 % bylo schopných běžně studovat [43]. Tyto hodnoty nejsou pro většinu pacientů studie příznivé. Ukazují na podstatný faktor individuální reakce organismu. Přestože plasticita je výraznější u mladých lidí, v některých případech je možné intenzivním tréninkem dosáhnout až fyzických změn i v dospělém věku. 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 [44]. Naopak neléčená deprese může způsobit atrofii této části mozku, která je velice důležitá pro určité typy paměti [45]. Díky technologickému vývoji je možné sledovat s větší přesností dynamiku kognitivních procesů. Ta může být využita pro čtení a porozumění stavům dříve obtížně zachytitelným. Příkladem může být schopnost odečíst vizuální informace z aktivity okcipitální a temporální části kortexu. Kvůli dlouhotrvající odpovědi fMRI bylo možné snímat spíše jen statické stimuly. Zdokonalením zobrazovací metody se podařilo čtení i přirozených dynamických videozáznamů [46]. Tím se částečně překonává schéma učení–konsolidace–vybavení, neboť nyní je možné vybavnosti dosáhnout technologicky, ačkoliv zatím se značnými limitacemi. Nabízí se tak využití pro postižené osoby, které nemohou s okolním světem komunikovat běžnou cestou. Např. nevidomí by tímto způsob mohli s okolním světem v podstatě bezprostředně sdílet své vizuální představy.

2.3. Úroveň buněčné biologie

*“...existuje společný vývojový princip pro nejrůznější elementární části organismů a tímto vývojovým principem je utváření buněk,”⁹ nalezneme v díle *Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen* Theodora Schwanna [47; 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 [48; 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) [49]. Další*

⁹ *“...dafs es ein gemeinsames Entwicklungsprinzip für die verschiedensten Elementartheile der Organismen gibt, und dafs die Zellenbildung dieses Entwicklungsprinzip ist.”*

NC byla udělena roku (1936) [50] 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) [51] a těla buněk (100 mikrometrů) po jednotlivé molekuly a jejich příslušné kanály (např. sodíkový má v průměru 0,3-0,5 nm) [52; 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 nm.

Stejně jako v případě studia anatomických struktur i buněčný pohled na proces výbavnosti silně ovlivnil technologický rozvoj. Ten umožnil sledování přenosu informace mezi jednotlivými buňkami a jejich ovlivnění na základě přenosu elektrického vzruchu. Zásadní obrat v tomto ohledu znamenal objev tzv. *long-term potentiation* (LTP) a *long-term depression* (LTD), ukazující fyziologické změny na synapsích v důsledku vedení elektrického vzruchu a vysvětlující mechanismus paměti na buněčné úrovni [53]. Nositelem informace pak mohou být jednotlivé neurony (tzv. *local coding*) nebo neuronová seskupení (tzv. *distributed coding*) [54]. Pro obě varianty existují experimentální důkazy. Argumentem pro *local coding* byly např. pokusy s fotografiemi konkrétních osob či památek. Ty v důsledku vizuální stimulace způsobily výraznou odezvu konkrétního neuronu. U studie, publikované v časopise *Nature*, se přišlo na jeden konkrétní neuron výrazně reagující na fotografie s herečkou Jennifer Aniston [55]. Argumentem podporujícím *distributed coding* bylo pozorování tzv. *cortical songs*, při nichž se na rozsáhlých neuronových uskupeních (>1000) opakovaly stejné vzory neuronové aktivity [56]. V poměru 1:1 nalezneme v mozku mimo neuronů gliové buňky [57]. Jejich funkce je částečně známá (např. astrocyty jako mj. zprostředkovatelé výživy neuronů, oligodendrocyty jako tvůrci myelinové pochvy umožňující saltatorní vedení atd.), ale nadále chybí komplexní poznání jejich úlohy v CNS. V posledních letech se ukázalo, že nemají pouze podpůrnou funkci, ale podílejí se taktéž na procesech paměti [58]. Studium výbavnosti se zaměřilo v posledních dekáдах na oblasti mediální části temporálního laloku a konkrétně na formaci hipokampu. Nahrávání aktivity konkrétních neuronů vedlo k objevu tzv. *place cells* [59], odpovídajících za prostorovou orientaci. Společně s objevem *grid cells* [60], *head direction cells* [61] a *time cells* [62] byla formulována teorie kognitivních map. Ty umožňují rychle se zorientovat v prostoru a účinněji tak modulovat chování např. za účelem cíleného hledání odměny [63].

2.4. Úroveň genetiky

“*Rádi bychom tímto navrhli strukturu soli deoxyribonukleové kyseliny (D.N.K.). Tato struktura má nové rysy, které mají značný biologický význam.*”¹⁰ Těmito slovy začíná přelomový článek v časopise *Nature* z roku 1953, 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. Tím byl učiněn podstatný krok k možnostem čtení informací vztahujících se k paměti na základní úrovni.

Na paměť se často pohlíží z perspektivy jednotlivce, organismu, který během svého života získává zkušenosti, na jejichž základě činí další rozhodnutí. To je paměť vztážená na zkušenost života jedince. Avšak každý organismus je zároveň vybaven svou evoluční pamětí, jejíž informace jsou zapsány v genetickém kódu [65; str. 98]. V pohledu na výbavnost se tak dostáváme za hranice klasického chápání paměti jako procesu vztáženého k nervové soustavě a přesunujeme se k východiskům, která následně tento i další systémy organismů formovaly v průběhu evoluce. Přestože se jedná již o koncept jdoucí za hranice běžného pojetí, i zde lze dobře operovat s pojmy učení, konsolidace a výbavnosti. Za učení bychom mohli označit jakékoliv mutace [65; str. 65-66], za konsolidaci mitotické a meiotické procesy a za výbavnost exprimaci genů. Jedná se zde o aplikaci psychologických pojmů, které ve vztahu ke genetické informaci běžně nepoužívají, ale stejně jako při jejich aplikaci v dalších úrovních je lze i zde využít pro vytvoření kontinuálního uchopení studia paměti. Objektem zájmu je tedy genetická informace, kde se mimochodem s procesy paměti potkává i otázka po tom, co je to život. S pochopením struktury DNA bylo teprve možno přesněji porozumět procesům učení se, konsolidaci a výbavnosti 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 projevy jednotlivých genů, tedy výbavnost na úrovni DNA. Zatímco nejprve byla tato informace považována za kompletní odpověď na podobu a chování organismu, další studium ukázalo, že do procesu dále zasahuje

¹⁰ *We wish to suggest a structure for the salt of deoxyribose nucleic acid (D.N.A.). This structure has novel features which are of considerable biological interest.* [64]

epigenetika [66]. I zde je tedy kontext, v jakém se DNA nachází, důležitým faktorem a má schopnost plasticity svého vývoje.

Na základě genetických vyšetření lze s vysokou pravděpodobností predikovat některá onemocnění (tedy patologickou výbavnost v rámci genomu). Ta se již nevztahují pouze na jedince, tato výbavnost je u sexuálních organismů svázána se všemi, kdo daný úsek DNA s jedincem sdílejí. Pro ne zcela objasněné mechanismy iniciující výbavnost některých genů je zde na místě opatrnost ohledně interpretace výsledků genetických testů, ale některé závěry lze činit s vysokou pravděpodobností. Výbavnost–exprese některých genů je eticky citlivým tématem a může zásadně ovlivnit život jedince – diskuze se značně koncentruje mj. v otázce prenatální genetické diagnostiky [67]. Vědomí přítomnosti genetické predispozice může zásadně ovlivnit chování jedince. Příkladem může být multifaktoriální Alzheimerova choroba. Ve filmu *Pořád jsem to já* (v originále *Still Alice*; 2014) zjišťuje hlavní postava, Alice Howlandová – profesorka lingvistiky a matka tří dospělých dětí, že se u ní rozvíjí AD a rozhodne se rodinu o situaci informovat, aby s ní mohli vědomě naložit a rozhodnout se, jak budou dále postupovat. Při výzkumu prof. Davida Benetta z Rush University Medical Center se přišlo na případy, kdy kognitivní a genetické testy neodhalily diagnózu AD. Ale po histologickém vyšetření mozkové tkáně se ukázaly zřejmé důkazy onemocnění. Výzkum byl proveden u řádových sester, bratrů a kněží, u nichž se předpokládá, že se běžné projevy nemoci neobjevily díky aktivnímu životnímu stylu zkoumaných osob [68]. Skutečnost, že pozitivní či negativní zkušenost s podnětem nemusí jedinec získat jen skrze formu učení během svého života, ale může být zahrnuta již v genetickém kódu, lze sledovat např. při volbě potravy. Schopnost vytvořit si spojitost mezi potravou a následným stavem organismu se označuje jako podmíněná chuťová averze (anglicky *conditional taste aversion*, CTA). Ta umožňuje jedinci vyhnout se nebezpečné nebo nechutné potravě. Např. receptor pro hořkou chuť, kódovaný genem TAS2R38, je aktivován mimo jiné třeba mimořádně hořkým fenylthiokarbamidem (PTC) [69]. Extrémní případ, kde se lze ptát, nakolik člověka ovlivňuje genetické zadání, je dobře vidět na příběhu dvou bratrů Jimů. Jedná se sice o vybraný efektní případ, ale podobnosti, se kterými se zde setkáváme, vzbuzují otázku, co všechno lze z paměti genetického kódu vybavit a co je podmíněno jinými faktory. Jednovaječná dvojčata se narodila v roce 1939 patnáctileté mexické imigrantce a byla ponechána k adopci. Po třech týdnech se cesty dvojčat rozešly a ve svých nových rodinách oba chlapi dostali shodně jméno Jim. Setkali se poprvé až po 39 letech a zjistili tak, co všechno měli nevědomě společného. Oba se oženili a jméno prvních žen bylo Linda. Později se oba rozvedli a jméno druhých manželek bylo Betty. Oba měli psa, kterého pojmenovali Toy. Jeden z nich pracoval v ochrance ocelárny a druhý byl

zástupcem šerifa. Oba měli syny, z nichž jeden se jmenoval James Allan Springer a druhý James Alan Lewis. Oba Jimové vlastnili auto značky Chevrolet, oba kouřili cigarety značky Salems, oblíbené si pivo značky Miller Lit, dovolenou trávili na St. Pete Beach ve státě Florida, měřili shodně 6 stop a vážili oba 180 liber [70]. Taková podobnost je jistě zčásti otázkou náhody, ale lze se ptát, kde a jak lze takovou hranici náhody vymezit.

3. Paměť a výbavnost pohledem psychologických kategorií

Osvojení si typů paměti a jejích patologií přineslo neuropsychologii obrovskou výhodu v přístupu k pacientům. Pokud není možné rozlišovat jednotlivé kategorie, není ani možné identifikovat typ a závažnost poruchy. Tento proces rozlišování nadále pokračuje. Jedním z nejstarších dokladů je 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 [71]. 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).

3.1. Senzorická paměť

Senzorický sklad je komponenta paměti, která je zařazena hned po registraci podnětů [21]. Doba, po níž jsou informace dostupné k ověření paměťové stopy, se počítá v řádu milisekund (v případě ikonické [72]) a v rozsahu 2 sekund (v případě echoické [73; str. 189]). Patologie senzorické paměti nemusí být vyhodnocena jako porucha paměti, nýbrž jako patologie pozornosti. Velmi často se dělí podle senzorické modality na ikonickou (tedy zrakový systém), echoickou (sluchový systém) a někdy i haptickou. Ikonická část byla studována v šedesátých letech Georgem Sperlingem. Během pokusu prezentoval probandům tabulku písmen o čtyřech sloupcích a třech řádcích. Stimul byl prezentován po dobu 50 milisekund. Za takových podmínek se pohybovala výbavnost okolo 4–5 písmen. Avšak pokud se Sperling zeptal na konkrétní řadu, byli účastníci schopni vyjmenovat právě daná písmena dotazované části [72]. Ukázalo se tak, že se v krátké době z paměti ztrácí informace, které jsou dosažitelné při bezprostředním zaměření pozornosti. Kvůli tomu se také mnohé pokusy na pozornost a senzorickou 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. problém koktejlové párty, kde účastník věnuje zpravidla pozornost jedné osobě, avšak mimoděk jsou zpracovány informace z dalších hovorů [74]. Tento koncept se nadále rozvíjí a přehodnocuje [75].

3.2. Krátkodobá paměť

V roce 1890 přišel americký psycholog William James s myšlenkou rozdělení paměti na primární a sekundární [76]. Vzpomínky řadil do jedné či druhé skupiny podle toho, jaký měl

jedinec časový odstup od doby učení a jakým způsobem bylo při vybavení zapojeno vědomí. Tímto krokem započal výzkum typů paměti, který se nejčastěji řídí podle kritérií 1) trvání, 2) kapacity, 3) mechanismu zapomínání, 4) vlivu mozkového poškození [73; 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 (anglický termín *chunks*) +/- 2 [77]. 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 značí Molekulární biologii a biochemii organismů), pak se takový soubor písmen považuje za jednu položku.

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 [78]. Zároveň klinická zkušenost ukázala pochybnosti ohledně jednotného pohledu na krátkodobou paměť, a proto byl navržen další model tzv. pracovní paměti.

3.3. Pracovní paměť

Označení pracovní paměť (v angličtině *working memory*) je občas zaměňováno s termínem krátkodobé paměti (v angličtině *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 Hitcheho [78]. 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 Baddeleyem model doplněn ještě o 4) epizodický buffer (pracující s informacemi z dlouhodobé paměti a řízený centrální jednotkou). K důkazu oddělení jednotlivých složek pracovní paměti byl sestaven pokus, při němž měli probandi rozhodovat o dalším tahu v šachové partii. Během úkonu měly různé skupiny zadané paralelní úkoly zaměstnávající jednotlivé složky pracovní paměti – fonologická smyčka (opakování výrazu *see-saw* – anglický výraz pro houpačku), vizuálně-spaciální náčrtník (konkrétně zadaný úkol na klávesnici), centrální jednotka

(jmenování náhodných slov). Výsledky ukázaly, že rozhodnutí o tahu bylo výrazněji narušeno paralelním zapojením vizuálně-spaciálního náčrtníku a centrální jednotky. Naopak využití fonologické smyčky větší problém šachistům nečinilo [79]. Demonstrovalo se tak, že při paralelním využití různých složek pracovní paměti nedochází k výraznému snížení výkonnosti, ale není tomu tak při úlohách cílených na stejné části pracovní paměti. Nové znaky pak při využití centrální jednotky zapojují rozsáhlejší oblasti mozku (11 483 mm³), kdežto u znaků, které je možné integrovat s předchozími znalostmi, je tento rozsah méně než poloviční (4368 mm³) [80].

Model pracovní paměti se nadále rozvíjí díky unikátním případům, které se vymykají běžné zkušenosti. Např. při zadaném násobení 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 vžil pojem dlouhodobá pracovní paměť [81].

3.4. Dlouhodobá paměť

Podobně jako v případě krátkodobé paměti se systematická terminologie dlouhodobé paměti začala rozvíjet zároveň se zkušenostmi s péčí o amnestické pacienty. James [76] ji nazýval sekundární. Později se název změnil a ustálil jako dlouhodobá paměť (v angličtině *long-term memory*). Jak již název napovídá, rozhodujícím kritériem je časové měřítko. Ovšem není to nutně jediný možný pohled – pokud bychom se přesunuli na buněčnou úroveň, bylo by možné hledisko dlouhodobé paměti definovat podle aktivace cyklického adenosinmonofosfátu (cAMP) [82].

Dlouhodobou paměť lze dále členit na dvě podkategorie: 1) deklarativní paměť a 2) nedeklarativní paměť. Hlediskem je zde schopnost verbalizovat příslušné informace - např. do kategorie deklarativní spadá vyprávění o cestě k moři a do kategorie nedeklarativní popis, jak jezdit na kole (lze sice popsat vyvíjení tlaku na šlapky kola a udržování těžiště, ale toto samotné sdělení nezajistí tomu, kdo prvně sedá na kolo, že 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 [83]. 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 – prepyriformní 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 snídal¹¹. Na druhou stranu při některých kognitivních úlohách se dopad operace na dlouhodobou paměť neprojevil. To se prokázalo při testování procedurální paměti. H. Molaison měl 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 zastíněn 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 [84]. 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 [85]. Epizodická zahrnuje např. vzpomínky na školní den, kdy je možné popsat sled událostí. V případě sémantické paměti se jedná o konkrétní fakta, jako např. 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. Ačkoli se oba systémy v některých ohledech překrývají, zkušenost s pacienty ukazuje, že jsou celkově zapojeny odlišným způsobem. Příkladem může být rozdílně se rozvíjející deficit během Alzheimerovy nemoci [86].

¹¹ Nicméně i to mělo své výjimky – po smrti rodičů si dokázal někdy vzpomenout, že již zemřeli.

Nedeklarativní paměť můžeme rozdělit na 4 podskupiny a to 1) procedurální, 2) priming, 3) klasické podmiňování a 4) neasociativní učení [14; str. 118]. Mezi oběma systémy není pevná hranice, ale některé dovednosti mohou z explicitní složky přejít do procedurální (např. brzké slabikování dětí a plynulý projev hlasatele [87; str. 161]) 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 [5].

4. Výbavnost z epizodické paměti

Epizodická paměť uchovává informace o událostech ze života jedince. I díky ní jsme schopni sebereflexe ve vztahu k předchozím událostem a máme tak možnost adekvátně plánovat budoucnost. Patologickým příkladem může být pacient R. S., který utrpěl subarachnoidální krvácení, které postihlo levý hipokampus, parahipokampální gyrus a dorzolaterální část thalamu. V důsledku následné retrogradní amnézie si nepamatuje události 13 let před ischemickou příhodou. Ptá se po své dceři, které je již 25 let a opustila domov. Pacient R. S. ji však nadále, přes upozornění okolí, vnímá jako dvanáctiletou. Dříve se soudilo, že sémantická paměť vzniká vyhasnutím kontextuálních informací z epizodické paměti. Případ pacienta R. S. hypotézu následnosti sémantické paměti vyvrátil, neboť i přes anterogradní amnézii EP si dokázal zapamatovat a vybavit jména známých osobností a další sémantické položky i z období, které bylo traumatem mozku postižené [88]. Obdobný závěr lze učinit i ze studií 3 pacientů (Beth, u níž problémy při porodu vedly ke stavu bezvědomí; Jona, který se předčasně narodil ve 26. týdnu těhotenství; a Kate, která v 9 letech užila toxické množství theofylinu, jímž bylo léčeno její astma). Všichni tři pacienti byli schopni studovat na škole, ale všichni mají problémy s výbavností, kam dříve umístili používané předměty. Mají taktéž problémy s orientací v čase, tj. kdy se mají dostavit na domluvenou schůzku, a nedokážou si po uplynulém dni vybavit telefonní hovory, setkání s přáteli nebo zhlédnuté televizní pořady [89].

Vlastní pojmy sémantická a epizodická paměť byly navrženy Endelem Tulvingem v roce 1971 na konferenci o paměti. Tento kanadský psycholog vycházel z J. M. Nielsena, který v knize *Memory and Amnesia* přišel s pojmy temporální amnézie (pro události ze života pacienta) a kategorická amnézie (pro pacientovi známá fakta). V souvislosti s rozpoznáním sémantické a epizodické informace navrhnul Tulving rozlišení pomocí dvou termínů *remember* (zdali si jedinec pamatuje kontext informace) a *know* (zdali je informace bezprostředně přístupná) [90].

4.1. Složky epizodické paměti

Epizodická paměť se u lidí testuje snáze (u nichž je jednodušší vyhodnocení zpětné vazby) než u živočichů. Neznamená 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 (anglicky *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 si zapamatovat, kam jakou potravu uschovaly, neboť pokud byli červi umístěni na místo, k němuž se mohly vrátit až po delším čase (124 h), pak se takovému stanovišti již nevěnovaly [91]. 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 [92].

Při specifikaci epizodické paměti zavádí Endel Tulving pojem mentální cestování časem (anglicky *mental time travel*, MTT). Ten se dokonce někdy zaměňuje za samotný pojem EP. Ve studii *Episodic memory: from mind to brain* [93] 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.

Kritérium ovlivňující složky 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 označuje jako tzv. *infantile amnesia*. Pro druhé období od 3 do 5 let je charakteristické, že je 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. *childhood amnesia*. Po 5-7 roku dítěte se ustanovuje četnost zapomenutých událostí a ustaluje se norma zapomínání jedince [94]. Následný vývoj však není úplně lineární a k největší výbavnosti autobiografických vzpomínek dochází ve věku od 10 do 30 let [95]. Lze se domnívat, že mnohé vzpomínky na rané události v dětství existují, ale jejich výbavnost v pozdějším věku je obtížnější. Ta je dána jazykovým systémem, skrze nějž jsou jednotlivé prožitky vybaveny. EP tak, jak je popsána dále v kazuistikách Elizabeth Loftus, užívá jazykový systém plně vyvinuté řeči. S tou ovšem nemůžeme počítat u plodu a do doby osvojení gramatických pravidel a slovní zásoby. Jednou z extrémních podob výbavnosti popsaných v literatuře, jsou případy zdokumentované psychiatrem Stanislavem Grofem, jehož pacienti

během změněného stavu vědomí (anglicky *altered state of consciousness*) dokázali hovořit o prožitcích na okamžiky krátce před narozením nebo samotnou událost narození (podle Grofa tzv. bazální perinatální matrice č. 1, 2 a 3 neboli BPM I, BPM II [96; str. 137] a BMP III¹²). 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.

Z hlediska evoluce lze lidské smysly hrubě rozdělit na tzv. kontaktní (např. chuť, čich, popřípadě vestibulární, které se zdají mít větší emoční impakt) a distanční [97], kterými jsou zrak a sluch, tvořící menší emoční impakt, s určitými výjimkami, kdy např. při pohledu na krev pozorovatel omdlí). Modely popisující paměť a výbavnost se často zaměřují na distanční smysly (viz např. kategorie pracovní paměti). V posledních letech se větší pozornost věnuje i kontaktním smyslům, jejichž studium ukazuje důležitost v procesu výbavnosti. Známým příkladem je tzv. *Proustův efekt* inspirovaný dílem francouzského spisovatele Marcela Prousta. Ten ve svém románu *Hledání ztraceného času* zachytil situaci, při níž si jedna z postav intenzivněji vybaví události z dětství spojené s ochutnáváním sušenek namáčených do citronového čaje. Pocit zvýšené výbavnosti je způsoben silnějším emočním zpracováním olfaktorického stimulu [98]. Nicméně výbavnost je tu podmíněna přítomností podnětu při vzpomínání (v angličtině *cued recall*), protože při procesu samovolného vybavení (v angličtině *free recall*) je schopnost vyvolání vzpomínky obtížnější, jak se ukázalo při testování schopnosti vybavit si chuť a vůni smažených hranolek oproti vizuální výbavnosti hranolek [99].

4.2. Ovlivnění epizodické paměti

Neisser v knize *Cognitive psychology* z roku 1967 přirovnává paměť k rekonstrukci dinosaura. Metafora nás upozorňuje na problematičnost rekonstruovaných vzpomínek. Některé se mohou sice jevit jako věrný otisk minulosti (cośi jako filmový záznam), ale ve skutečnosti jsou velmi náchylné ke změnám. Tato skutečnost o dlouhodobé paměti není na první pohled zcela patrná, a proto se občas můžeme setkat s výroky, které uvedený problém ne zcela

¹² BMP I se týká vzpomínek na nitroděložní období; BMP II vzpomínek těsně před porodem a BMP III vzpomínek na událost porodu.

reflektují, např. *“Informace uložené v dlouhodobé paměti se nacházejí v inaktivním stavu, jen pomalu mizí a jsou málo zranitelné.”* [100]. K demonstraci plastičnosti, neúplnosti a zranitelnosti paměti využijeme model WWW.

Jedním z důležitých bodů klamně představy, že naše paměť dokáže zachytit více méně komplexně prezentovaný vizuální stimul, je pouze omezené vstřebání podnětů na základě pozornosti. Tento bod se vztahuje ke složce *what?* V šedesátých letech minulého století provedl ruský badatel Alfred Jarbus (1914-1986) pozorování zrakového systému. Ta shrnul v knize *The Role of Eye Motion in Vision Processes*. Jeho originální přístup spočíval v nahrávání očních pohybů, z nichž mohl vyhodnotit, kam přesně se v průběhu času subjekt dívá. V kapitole nazvané *Eye movements during perception of complex objects* popisuje situaci, kdy při opakovaném prezentování stejného stimulu, jímž byla olejomalba na plátně ruského malíře Ilji Repina *Neočekávaný host*, se místa nasměrování očních bulbů probandů proměňovala. Jestliže bylo probandům řečeno, aby odhadli bohatství rodiny, kam *Neočekávaný host* přišel, byl jejich zrak upřen na oděvy osob a vybavení místnosti. Jestliže však byli dotázáni na věk postav, ulpíval zrak probandů na tvářích osob. Ukázalo se tak, že na obraze se vyskytují soubory oblastí, na něž se pozorovatelé pod vlivem zadání dívali shodně [101]. Pokud měli probandi obraz pozorovat bez zadaného úkolu, byla jejich fixace na oblasti obrazu obecnější. Měli sice následně dojem familiarity toho, co se na obraze nachází, ale pokud experimentátor až v tu chvíli uvedl zadaný úkol, byly jejich odpovědi méně přesné. Lze tedy říci, že to, co hledáme (resp. jak zaměřujeme pozornost), ovlivňuje to, co vidíme a co jsme si posléze schopni přesněji vybavit. Tento poznatek je důležitý v mnoha ohledech, protože může pomoci např. studentům se efektivněji připravit na zkoušku, ale např. lékaři, který si vytvoří hypotézu choroby, může zamezit postřehnout symptomy indikující odlišnou příčinu onemocnění.

Další problém ovlivňující složku *what?* epizodické paměti, je rozličnost vnímání a vyladění jednotlivých smyslových systémů jedince. Výrazným příkladem tohoto jevu je synestézie, kdy se jedinci sdružují smyslové kvality, které jsou za standardních podmínek oddělené (např. písmena jsou doprovázena konkrétními barvami nebo zvuky [102], reprezentující konkrétní vizuální vjemy). Tato modifikace může způsobit nedorozumění či nepochopení u druhých, kteří nemají o vyladění smyslových systémů a zpracování jejich informací dostatečné informace, ale na druhou stranu může pomoci k účinnějšímu a podrobnějšímu ukládání informací, než je obvyklé. Příkladem může být ruský mnemotechnik Solomon Venjaminovič Šereševskij, který si byl schopen zapamatovat v krátkém čase celé tabulky čísel nebo rozsáhlé texty.

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. Složka *when?* se jeví jako velmi dobře měřitelná, ale při subjektivním odhadu se může čas výrazně zkrátit nebo prodloužit. Příkladem, kdy lidé mluví o velmi pomalém plynutí času, jsou situace bezprostředního ohrožení života, např. při srážce chodce autem. V takové chvíli účastníci tvrdí, jako by 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 americkému vědci Davidu Egelmanovi 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 [103].

Třetí složkou zapojenou v epizodické paměti je *where?* Byly provedeny experimenty, které jak na vizuální, tak na verbální úrovni dokázaly vytvořit falešné vzpomínky na místa, jež probandí za daných okolností navštívit. Na verbální úrovni se jednalo o experiment Elizabeth Loftus, která si zjistila od příbuzných probandů 3 pravdivé vzpomínky, mezi než 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 kterou si pamatují. Posléze doplňovali i další detaily, i když E. Loftus podotýká, že u pravdivých vzpomínek bylo popsáno více detailů [104]. Na vizuální úrovni byl proveden experiment, kdy experimentátoři zkombinovali dvě 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. V tomto případě se počet těch, kteří si na událost vzpomněli, zvýšil, a to na 50 % [105].

Jeden z nejznámějších případů, kterými se zabývala badatelka Elizabeth Loftus, se týká Američana Stevena Tituse. Tento jednatřicetiletý muž, který žil v Seattlu ve státě Washington (USA) a pracoval jako obchodní ředitel v tamější restauraci, byl jednoho únorového večera zastaven policistou, právě když se vracel z romantické večeře se svou snoubenkou Gretchen. Ukázalo se, že toho samého večera byla v blízkosti Seattle-Tacoma International Airport znásilněna sedmnáctiletá žena. Policista pořídil snímek Tituse, jenž byl následně spolu s dalšími snímky prezentován oběti znásilnění. Ta na snímku Tituse označila jako nejpodobnějšího tomu, kdo znásilnění spáchal, a při následném soudním líčení Tituse přímo obvinila, že to byl on,

kdo jí onoho večera napadl. Přítomný Titus, jeho rodiče ani snoubenka nedokázali soudní rozhodnutí zvrátit a Steven Titus byl odsouzen. Ve vězení se pokusil zvrátit soudní rozhodnutí mediálním rozšířením případu a po uveřejnění několika článků v květnu a červnu 1981 a odvysílání rozhlasových pořadů vytvořil podmínky pro nalezení skutečného násilníka, který se následně k znásilnění doznal a byl odsouzen. Titus byl osvobozen, ale dopad soudního procesu na jeho psychiku způsobil, že ztratil práci, přišel o snoubenku a pár dní před soudním stáním, při němž požadoval, aby byli potrestáni původci soudního omylu, zemřel na zástavu srdce v důsledku stresové zátěže. Bylo mu 35 let. [106].

Dalším příkladem interference paměti může být výzkum Elizabeth Loftus, při němž badatelka dovedla předem zvolenými otázkami část probandů zhlédnuvších video srážky dvou aut k závěru, že došlo k rozbití skla a aut, ačkoli ve vlastním záznamu k takové situaci nedošlo [107]. Poslední dva případy jasně ukazují, že informace uložené v dlouhodobé paměti nejsou v *inaktivním stavu* (viz citace [98]) a nelze počítat s tím, že by nebyly *zranitelné* (viz citace [98]).

5. Závěr

Z předložené rešerše vyplývá, že výbavnost jako složka paměti je nesmírně komplexní jev. Samotný pojem je tradičně spjat s psychologickou terminologií, ale protože je paměť multidisciplinární jev, jeho uplatnění je bezpochyby širší. Velmi často se používá v neurobiologii, kde napomáhá sledovat vznik, zpracování, uchování a následnou práci s informacemi. Současné poznatky zprostředkované moderními technologiemi ukazují, jak se jednotlivé části komplexní informace rozkládají a následně skládají. Zatímco nejprve byli badatelé omezeni možnostmi pozorování, museli pracovat často na úrovni celého organismu a sledovat komplexní chování, dnes je možno experimenty činit na daleko detailnější úrovni anatomických, histologických, buněčných až molekulárních struktur. Díky tomu se daří účinněji prostorově a časově odlišovat fáze učení, konsolidace a vybavení.

Z předložené rešerše také mimo jiné vyplývá, že existuje zatím nepřeklenutý prostor mezi neurobiologickým popisem výbavnosti z paměti a popisem psychologickým. V tomto prostoru se nachází řada studií zmíněných v textu, které mají prozatím charakter spíše spekulativní a bylo by užitečné jejich validitu opakovaním experimentů ověřit (např. případ dvou Jimů [70], Grofovy poznatky [96]). Při humánních pokusech narážíme často na proveditelnost, např. vyjmutí embrya z dělohy a provedení testů paměti podobně jako u animálních modelů [108].

Studium výbavnosti z paměti má mnoho důležitých funkcí pro lidstvo, ať už se jedná např. o detailnější porozumění fází patologií paměti (jako např. AD), dopadem zdánlivě neškodných podnětů na vybavení vzpomínek z útlého dětství či pochopení jakým způsobem lze zacházet s očitými svědectvími u soudu, jak ukázala třetí část práce. 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 [96]) a rizik (např. plynoucí ze vsugerování vzpomínky na zneužívání v dětství [109]). V USA výzkumy z posledních desetiletí napomohly osvobodit mnohé ty, u nichž byl nespravedlivý rozsudek způsoben neznalostí soudců, jak je EP plastická a ovlivnitelná [109]. Uvidíme, jakým způsobem výzkum výbavnosti z paměti posune lidstvo v příštích letech.

6. Seznam literatury

1. ROEDIGER, Henry L. Memory metaphors in cognitive psychology. *Memory & Cognition*, 1980, 8.3: 231-246.
2. * PRING, Linda. 2008. Memory characteristics in individuals with savant skills. In: Jill Boucher and Dermot Bowler, eds. *Memory in Autism*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 210-230. ISBN 9780521862882.
3. LOFTUS, Elizabeth F. Unconscious transference in eyewitness identification. *Law & Psychol. Rev.*, 1976, 2: 93.
4. SCOGIN, Forrest; STORANDT, Martha; LOTT, Leeanne. Memory-skills training, memory complaints, and depression in older adults. *Journal of Gerontology*, 1985, 40.5: 562-568.
5. * BUDSON, Andrew E.; PRICE, Bruce H. Memory dysfunction. *New England Journal of Medicine*, 2005, 352.7: 692-699.
6. CATARINO, Ana, et al. Failing to forget: Inhibitory-control deficits compromise memory suppression in posttraumatic stress disorder. *Psychological Science*, 2015, 26.5: 604-616.
7. TULVING, Endel; THOMSON, Donald M. Encoding specificity and retrieval processes in episodic memory. *Psychological review*, 1973, 80.5: 352.
8. * MARIN, Ioana; KIPNIS, Jonathan. Learning and memory... and the immune system. *Learning & Memory*, 2013, 20.10: 601-606.
9. * GUNDERSEN, Kristian. Muscle memory and a new cellular model for muscle atrophy and hypertrophy. *Journal of Experimental Biology*, 2016, 219.2: 235-242.
10. * 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
11. FISHER, Matthew PA. Are we quantum computers, or merely clever robots. *International Journal of Modern Physics B*, 2017, 31.7: 1743001.
12. * ADÁMEK, Milan. Neuropedagogika. - Vyd. 1. - Pardubice: Univerzita Pardubice, 2014. - 266 s. ISBN 978-80-7395-829-9.
13. Zach P, Mrzálková 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.

14. * 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.
15. KOTCHOUBEY, Boris, et al. Methodological problems on the way to integrative human neuroscience. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, 2016, 10: 41.
16. EBBINGHAUS, Hermann. *Abriss der Psychologie*. Leipzig: Veit, 1908. iv, 195, [i] s.
17. HARLEY, Keryn; REESE, Elaine. Origins of autobiographical memory. *Developmental Psychology*, 1999, 35.5: 1338.
18. * Plháková, Alena. *Dějiny psychologie*. Vyd. 1. Praha: Grada, 2006. 328 s. Psyché. ISBN 80-247-0871-X.
19. * BRUCE, Darryl. On the origin of the term "neuropsychology." *Neuropsychologia*, 1985.
20. VEIN, Alla. Sergey Sergeevich Korsakov (1854–1900). *Journal of Neurology*, 2009, 256.10: 1782-1783.
21. 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.
22. * EVANS, Richard Isidor. *B.F. Skinner: The man and his ideas*. 1st ed. New York: E.P. Dutton, 1968. xiv, 140 s. Dialogues with Notable Contributors to Personality Theory; vol. 4.
23. 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.
24. BARTOŠ, Aleš. Krátký test slovní paměti pomocí věty u Alzheimerovy nemoci. *Česká a slovenská neurologie a neurochirurgie*, 2017, 80.6.
25. BARTOŠ, Aleš. Test gest (TEGEST) k rychlému vyšetření epizodické paměti u mírné kognitivní poruchy. *Česká a slovenská neurologie a neurochirurgie*, 2018, 81.1.
26. 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.
27. * MCLEOD, Saul. Skinner-operant conditioning. *Retrieved from*, 2015.
28. LEGER, Marianne, et al. Object recognition test in mice. *Nature Protocols*, 2013, 8.12: 2531.
29. * KLEIN, Stanley B., et al. Decisions and the evolution of memory: multiple systems, multiple functions. *Psychological Review*, 2002, 109.2: 306.

30. AKSENTIJEVIC, Aleksandar, et al. It takes me back: The mnemonic time-travel effect. *Cognition*, 2019, 182: 242-250.
31. * 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.
32. 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>
33. BÄCKMAN, L. Utilizing compensatory task conditions for episodic memory in Alzheimer's disease. *Acta Neurologica Scandinavica*, 1996, 94.S165: 109-113.
34. BOWER, Gordon H. Mood and memory. *American Psychologist*, 1981, 36.2: 129.
35. AHERN, Geoffrey L.; SCHWARTZ, Gary E. Differential lateralization for positive versus negative emotion. *Neuropsychologia*, 1979, 17.6: 693-698.
36. TALARICO, Jennifer M.; BERNTSEN, Dorthie; RUBIN, David C. Positive emotions enhance recall of peripheral details. *Cognition and emotion*, 2009, 23.2: 380-398.
37. Platón. *Faidón*. Překlad František Novotný. 6., opr. vyd. Praha: OIKOYMENH, 2005. 107 s. Platónovy dialogy; sv. 8. ISBN 80-7298-158-7.
38. * 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>
39. 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/>
40. * EAGLEMAN, David. *Mozek: váš příběh*. Překlad Petr Bokůvka. 1. vydání. Brno: BizBooks, 2017. 223 stran. ISBN 978-80-265-0663-8.
41. SHECHTER, Ravid; SCHWARTZ, Michal. CNS sterile injury: just another wound healing?. *Trends in Molecular Medicine*, 2013, 19.3: 135-143.
42. * PATEL, Tanu. Grey Matters: How controversial and drastic neurosurgeries have contributed to our knowledge of the brain. *Berkeley Scientific Journal*, 2012, 16.2.
43. MOOSA, Ahsan NV, et al. Long-term functional outcomes and their predictors after hemispherectomy in 115 children. *Epilepsia*, 2013, 54.10: 1771-1779.
44. 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.

45. 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.
46. NISHIMOTO, Shinji, et al. Reconstructing visual experiences from brain activity evoked by natural movies. *Current Biology*, 2011, 21.19: 1641-1646.
47. 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.
48. * CROFT, William J. *Under the microscope: a brief history of microscopy*. World Scientific, 2006.
49. 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/>
50. 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/>
51. * 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>
52. * 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.
53. 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.
54. THORPE, Simon. Local vs. distributed coding. *Intellectica*, 1989, 8.2: 3-40.
55. QUIROGA, R. Quian, et al. Invariant visual representation by single neurons in the human brain. *Nature*, 2005, 435.7045: 1102.
56. IKEGAYA, Yuji, et al. Synfire chains and cortical songs: temporal modules of cortical activity. *Science*, 2004, 304.5670: 559-564.
57. 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.
58. FIELDS, R. Douglas, et al. Glial biology in learning and cognition. *The Neuroscientist*, 2014, 20.5: 426-431.
59. 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.
60. DOELLER, Christian F.; BARRY, Caswell; BURGESS, Neil. Evidence for grid cells in a human memory network. *Nature*, 2010, 463.7281: 657.
61. 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.
62. EICHENBAUM, Howard. Time cells in the hippocampus: a new dimension for mapping memories. *Nature Reviews Neuroscience*, 2014, 15.11: 732.
63. GAUTHIER, Jeffrey L.; TANK, David W. A dedicated population for reward coding in the hippocampus. *Neuron*, 2018, 99.1: 179-193. e7.
64. WATSON, James D., et al. Molecular structure of nucleic acids. *Nature*, 1953, 171.4356: 737-738.
65. * MARKOŠ, Anton a kol. Biosémiotika II. Univerzita Palackého v Olomouci, 2014. 138 s. ISBN 978-80-244-4357-7.
66. * GOTTLIEB, Gilbert. Normally occurring environmental and behavioral influences on gene activity: From central dogma to probabilistic epigenesis. *Psychological review*, 1998, 105.4: 792.
67. * PETROVIČ, RNDr Robert; ŠTOFKO, MUDr Juraj. Molekulárno-genetické a biochemické aspekty neurogenetických ochorení. *Neurologie pro praxi*, 2013, (14)4
68. A BENNETT, David, et al. Overview and findings from the religious orders study. *Current Alzheimer Research*, 2012, 9.6: 628-645.
69. * KIM, U.-K., et al. Genetics of human taste perception. *Journal of Dental Research*, 2004, 83.6: 448-453.
70. * MILLER, Peter. A thing or two about twins. *National Geographic*, 2012, 1: 38-65.
71. CLAPARÈDE, Édouard. Recognition et moitié. *Archives de Psychologie*, 11, 75-90
72. SPERLING, George. The information available in brief visual presentations. *Psychological Monographs: General and Applied*, 1960, 74.11: 1.

73. * EYSENCK, Michael W. a Mark T. KEANE. Kognitivní psychologie. Praha: Academia, 2008. ISBN 978-80-200-1559-4.
74. CHERRY, Colin. Cocktail party problem. *Journal of the Acoustical Society of America*, 1953, 25: 975-979.
75. BRONKHORST, Adelbert W. The cocktail-party problem revisited: Early processing and selection of multi-talker speech. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 2015, 77.5: 1465-1487.
76. JAMES, William, et al. *The principles of psychology*. London: Macmillan, 1890.
77. 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.
78. COWAN, Nelson. What are the differences between long-term, short-term, and working memory?. *Progress in Brain Research*, 2008, 169: 323-338.
79. ROBBINS, T. W., et al. Working memory in chess. *Memory & Cognition*, 1996, 24.1: 83-93.
80. PRABHAKARAN, Vivek, et al. Integration of diverse information in working memory within the frontal lobe. *Nature Neuroscience*, 2000, 3.1: 85.
81. ERICSSON, K. Anders; KINTSCH, Walter. Long-term working memory. *Psychological Review*, 1995, 102.2: 211.
82. BAILEY, Craig H.; BARTSCH, Dusan; KANDEL, Eric R. Toward a molecular definition of long-term memory storage. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1996, 93.24: 13445-13452.
83. 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.
84. MILNER, Brenda. Les troubles de la memoire accompagnant des lesions hippocampiques bilaterales. *Physiologie de l'hippocampe*, 1962, 257-272.
85. * SQUIRE, Larry R. Memory and brain systems: 1969–2009. *Journal of Neuroscience*, 2009, 29.41: 12711-12716.
86. 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.
87. * Mysliveček, Jaromír a kol. *Základy neurověd. 2., rozš. a přeprac. vyd.* Praha: Triton, 2009. 390 s. ISBN 978-80-7387-088-1.

88. KITCHENER, Erin G.; HODGES, John R.; MCCARTHY, Rosaleen. Acquisition of post-morbid vocabulary and semantic facts in the absence of episodic memory. *Brain: a Journal of Neurology*, 1998, 121.7: 1313-1327.
89. VARGHA-KHADEM, Faraneh, et al. Differential effects of early hippocampal pathology on episodic and semantic memory. *Science*, 1997, 277.5324: 376-380.
90. TULVING, Endel. Memory and consciousness. *Canadian Psychology/Psychologie canadienne*, 1985, 26.1: 1.
91. CLAYTON, Nicola S.; DICKINSON, Anthony. Episodic-like memory during cache recovery by scrub jays. *Nature*, 1998, 395.6699: 272.
92. JOZET-ALVES, Christelle; BERTIN, Marion; CLAYTON, Nicola S. Evidence of episodic-like memory in cuttlefish. *Current Biology*, 2013, 23.23: R1033-R1035.
93. TULVING, Endel. Episodic memory: From mind to brain. *Annual review of psychology*, 2002, 53.1: 1-25.
94. NEWCOMBE, Nora S.; LLOYD, Marianne E.; RATLIFF, Kristin R. Development of episodic and autobiographical memory: a cognitive neuroscience perspective. 2007.
95. 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.
96. 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.
97. * OVSICH, Alexander J. Outlines of the theory of choice: attitude, desire, attention, will. In: *Proceedings of the 1998 IEEE International Symposium on Intelligent Control (ISIC) held jointly with IEEE International Symposium on Computational Intelligence in Robotics and Automation (CIRA) Intell.* IEEE, 1998. p. 503-510.
98. HERZ, Rachel S.; SCHOOLER, Jonathan W. A naturalistic study of autobiographical memories evoked by olfactory and visual cues: testing the Proustian hypothesis. *American Journal of Psychology*, 2002, 115.1: 21-32.
99. ZACH, Petr, et al. Difference in Subjective Accessibility of On Demand Recall of Visual, Taste, and Olfactory Memories. *BioMed research international*, 2018, 2018.
100. * KLENEROVÁ, V.; HYNIE, S. Paměť a její poruchy. *Československá fyziologie*, 2010, 59.1: 15-20.
101. * TATLER, Benjamin W., et al. Yarbus, eye movements, and vision. *i-Perception*, 2010, 1.1: 7-27.

102. ZAMM, Anna, et al. Pathways to seeing music: enhanced structural connectivity in colored-music synesthesia. *Neuroimage*, 2013, 74: 359-366.
103. STETSON, Chess; FIESTA, Matthew P.; EAGLEMAN, David M. Does time really slow down during a frightening event?. *PloS One*, 2007, 2.12: e1295.
104. LOFTUS, Elizabeth F. Creating false memories. *Scientific American*, 1997, 277.3: 70-75.
105. 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.
106. GREENE, Edith; LOFTUS, Elizabeth F. What's new in the news? The influence of well-publicized news events on psychological research and courtroom trials. *Basic and Applied Social Psychology*, 1984, 5.3: 211-221.
107. LOFTUS, Elizabeth F. Leading questions and the eyewitness report. *Cognitive Psychology*, 1975, 7.4: 560-572.
108. MEYER, Michael J.; NELSON, Lawrence J. Respecting what we destroy: reflections on human embryo research. *Hastings Center Report*, 2001, 31.1: 16-23.
109. LOFTUS, E., 2003. Our changeable memories: Legal and practical implications. *Nature Reviews Neuroscience*, 4(3), p.231.

(sekundární citace jsou označeny *)