

Sveučilište J.J.Strossmayera u Osijeku  
Filozofski fakultet  
Preddiplomski studij psihologije

Neda Rimac

**Biološke osnove pamćenja**

Završni rad

Mentorica: izv. prof. dr. sc. Gorka Vuletić

Komentorica: dr. sc. Ivana Marčinko

Osijek, 2012.

## **Sažetak**

Ovaj rad prikaz je bioloških osnova pamćenja, prvenstveno moždanih struktura povezanih s pamćenjem, te promjena na razini neurona. Prvo je prikazan povijesni pregled razvoja tehnika istraživanja mozga, a zatim su opisane različite metode istraživanja moždanih struktura i funkcija, od obdukcijskih istraživanja i istraživanja na životinjama do neinvazivnih tehnika slikovnog prikazivanja moždane aktivnosti. Na taj način pruža se uvid u razlike između nekadašnjeg proučavanja oštećenog mozga i modernih tehnika koje obuhvaćaju istraživanje na normalnom ljudskom mozgu. U nastavku su detaljnije prikazane neuralne i strukturalne promjene tijekom procesa pamćenja. Najvažnije moždane strukture povezane s pamćenjem, te njihove funkcije, zauzimaju središnji dio ovog rada. U skladu s tim, opisane su funkcije rinalnog korteksa, hipokampusa, amigdale, inferotemporalnog korteksa, malog mozga i strijarnog sustava, zatim prefrontalnog korteksa, mediodorsalne jezgre i naposljetku, bazalnog prednjeg mozga. Na kraju su prikazane bolesti pamćenja, Alzheimerova bolest i Korsakovljev sindrom, odnosno primjeri „zakazivanja“ pamćenja koji pružaju jasniji uvid i bolje razumijevanje normalnih procesa pamćenja.

***Ključne riječi*** : pamćenje, metode istraživanja pamćenja, neuralne promjene, moždane strukture, bolesti pamćenja

## SADRŽAJ:

1. Uvod.....	3
2. Povijest istraživanja pamćenja.....	3
3. Metode istraživanja moždanih struktura i funkcija.....	5
3.1. Obdukcijaska istraživanja.....	5
3.2. Istraživanja na životinjama.....	5
3.3. Neinvazivne tehnike slikovnog prikazivanja moždane aktivnosti.....	6
4. Biologija pamćenja.....	7
4.1. Neuralne promjene.....	7
4.2. Strukturalne promjene.....	9
5. Moždane strukture uključene u pamćenje.....	10
5.1. Rinalni korteks.....	10
5.2. Hipokampus.....	10
5.3. Amigdala.....	11
5.4. Inferotemporalni korteks.....	12
5.5. Mali mozak i strijarni sustav.....	12
5.6. Prefrontalni korteks.....	13
5.7. Mediodorsalna jezgra.....	14
5.8. Bazalni prednji mozak.....	15
6. Amnezija i neuropsihologija .....	15
6.1. Alzheimerova bolest.....	16
6.2. Korsakovljev sindrom.....	17
7. Zaključak.....	18
8. Literatura.....	20

## **1. Uvod**

U ovom radu prikazana je jedna od elementarnih psihičkih funkcija- pamćenje, za koje je u prvom redu bitno to da se ono odvija kako na biološkoj, tako i na psihološkoj osnovi. Ovaj rad razmatra biološke osnove pamćenja, koje su složene i odnose se na promjene na razini neurona i na razini moždanih struktura.

Uvidom u napredak u istraživanju funkcija mozga tijekom povijesti, nastoji se pružiti pregled u pokušaje razumijevanja pamćenja različitim tehnikama. Nastojale su se prikazati i pojedine istraživačke metode jer je upravo brzi razvoj tehničkih i prirodnih znanosti omogućio provođenje istraživanja o kojima se prije dvadesetak godina moglo samo maštati, a koja daju važne podatke za objašnjenje funkcioniranja pamćenja.

Unatoč tome, uz pamćenje se još uvijek veže velik broj nepoznanica. Jedan od načina smanjivanja broja tih nepoznanica je i istraživanje pojave da pamćenje „zakaže“. I stoga se danas, osim iz humanitarnih i medicinskih razloga, smetnje pamćenja istražuju kao jedan od putova za više saznanja i o „normalnom“ pamćenju.

Povezanost određenih moždanih struktura s određenim funkcijama je istražena, ali razumijevanje tog odnosa ne može u potpunosti objasniti odvijanje složenog procesa pamćenja. Cijeli proces predstavlja ne samo jednu funkciju, već čitav funkcionalni sustav. Taj sustav se odlikuje ne samo složenošću strukture, već i mobilnošću svojih sastavnih dijelova. Zbog navedene složenosti, ključni dio rada se, osim prikazom moždanih struktura povezanih s pamćenjem, bavi i promjenama na razini neurona, bez kojih bi razumijevanje načina na koji pojedine moždane strukture sudjeluju u pamćenju bio nepotpun.

## **2. Povijest istraživanja pamćenja**

Povijest ljudskog roda zapravo je povijest pamćenja. Na crtežima drevnih naroda po pećinama, hijeroglifima starih nepoznatih pisaca, pa sve do povijesnih trenutaka, svagdje je jedna iskonska potreba čovjeka da pamti i bude upamćen, radi potrebe za besmrtnošću. Pamćenje je psihički proces koji je zanimao čovjeka od kada zna za sebe, od njegovog postojanja (Jovanović, 2004). Sasvim je razumljivo da je pamćenje ono što je ispunjavalo svakog tko bi znao za sebe, u potrebi da zna raditi bilo što, i da zna što je bilo i što bi se u budućnosti moglo dogoditi i to prije svega, na temelju svega onoga što je iskusio. Može se reći da je povijest ljudskog pamćenja, zapravo povijest ljudskog iskustva i pismenosti u kojoj je uneseno i „pamćenje“. Samo poimanje pamćenja kao pojma postoji

u brojnim spisima, ali na indirektan način. Kada se radi o ispitivanju pamćenja, mogli bismo ga podijeliti u tri razdoblja- pretpovijesno, empirijsko i znanstveno. Ostavština fizike, fiziologije, a i neuroanatomije donekle je pripremila teren za sustavno znanstveno praćenje pamćenja (Jovanović, 2004).

Očito je da je učinjen velik napredak u istraživanju funkcija mozga. Gledajući unazad na prva desetljeća 20. stoljeća, može se razumjeti uzbuđenje i optimizam istraživača tog vremena (Hothersall, 2002). Razvijene su dvije tehnike za istraživanje funkcija mozga – *ablacija* i *podraživanje*, obje vrlo produktivne u stjecanju novih spoznaja.

Sherrington je svoje veliko djelo „Interaktivno djelovanje živčanog sustava“ iz 1906.godine posvetio Davidu Ferrieru, iskazujući svoje divljenje, ali i čuđenje da tako nesavršeni postupci istraživanja mogu postići tako precizne rezultate. Činilo se da čak i mozgovni mehanizam koji čini osnovu stvaranja asocijacija samo što nije otkriven. Na primjer, Baer je 1905. ugradio elektrode u vidno i motoričko područje korteksa pasa. Podraživao je vidni korteks i motorički korteks istovremeno, i ustanovio da nakon nekoliko uparivanja samo podraživanje vidnog korteksa izaziva motoričke pokrete koji su prije toga bili izazvani podraživanjem motoričkog korteksa. Ustanovljena je asocijacija unutar mozga, ali to je bila kontrolirana asocijacija, temeljena na električnom podraživanju zasebnih područja (Hothersall, 2002).

Optimističniji istraživači zacijelo su smatrali da bi se tajna funkcioniranja mozga mogla otkriti kada bi se samo proveo dovoljan broj pažljivih eksperimenata s ablacijom i podraživanjem. Činilo se da je to samo pitanje vremena. Ali takve su nade bile preuranjene. Istaknuti istraživač funkcija mozga 20. st., Karl Lashey (1950; prema Hothersall, 2002) smatrao je da su pokušaji lokalizacije psiholoških kapaciteta i funkcija kao što su učenje, pamćenje i inteligencija utemeljeni na previše pojednostavljenom shvaćanju funkcija mozga te da ih treba napustiti.

Pokušaji da se razumije učenje, pamćenje i drugi psihički procesi isključivo neuropsihološkim tehnikama nisu dovoljni. I dok je posljednjih godina na tom polju učinjen veliki napredak, i dalje postoji potreba za bihevioralnom procjenom i vrednovanjem, što je područje psihologije (Hothersall, 2002).

### 3. Metode istraživanja moždanih struktura i funkcija

Znanstvenici mogu koristiti mnoge metode za proučavanje ljudskog mozga. Te metode uključuju *obdukcijnska*, tj. post mortem istraživanja, te *in vivo* (od lat. „živući“) tehnike i na ljudima i na životinjama. Svaka tehnika pruža važne informacije o strukturi i funkciji ljudskog mozga. Čak i neka od najranijih obdukcijnskih istraživanja još uvijek utječu na naše shvaćanje načina na koji mozak izvodi određene funkcije. Međutim, suvremeni trend je usmjeravanje na tehnike koje pružaju informacije o ljudskom mentalnom funkcioniranju tijekom njegova odvijanja, a ne na pronalaženje ljudi s poremećajima i proučavanje njihovih mozгова nakon smrti. Budući da predstavljaju temelj za kasniji rad, treba razmotriti obdukcijnska istraživanja, a zatim prijeći na suvremenije *in vivo* tehnike (Sternberg, 2005).

#### 3.1. Obdukcijnska istraživanja

Stoljećima su znanstvenici mogli obavljati sekciju (odvajanje dijelova da bi se pregledali) mozga nakon smrti pojedinca. Čak i danas se sekcija često koristi za proučavanje odnosa između mozga i ponašanja. U takvim studijama slučaja vrlo temeljito se bilježi ponašanje pacijenta. Kasnije, nakon pacijentove smrti, istraživači pregledavaju pacijentov mozak tražeći lezije, tj. mjesta na kojima je tkivo oštećeno, zbog ozljede ili bolesti. Na taj način istraživači mogu pronaći vezu između opaženog oblika ponašanja i anomalija na određenim mjestima na mozgu.

U novije su vrijeme obdukcijnski pregledi žrtava Alzheimerove bolesti omogućili istraživačima da identificiraju neke od moždanih struktura uključenih u pamćenje i neka od mikroskopskih odstupanja povezanih s bolesnim procesom (Sternberg, 2005).

Iako ove tehnike, koje se temelje na lezijama, pružaju temelje za razumijevanje odnosa mozga i ponašanja, one su ograničene utoliko što se ne mogu koristiti na živom mozgu, tako da ne pružaju uvid u specifične fiziološke moždane procese.

#### 3.2. Istraživanja na životinjama

Znanstvenici također žele razumjeti fiziološke procese i funkcije živog mozga. Da bi istraživali promjenjivu aktivnost živog mozga, znanstvenici moraju koristiti *in vivo* istraživanja. Mnoge starije *in vivo* tehnike primjenjivane su isključivo na životinjama. U ovoj se vrsti istraživanja u mozak životinje (obično majmuna ili mačke) umetnu elektrode da bi se dobile snimke aktivnosti pojedinačnih moždanih neurona.

Druga istraživanja na životinjama uključuju selektivno ozljeđivanje dijelova mozga (kirurškim odstranjenjem ili oštećivanjem) da bi se opažali funkcionalni poremećaji koji će se javiti kao posljedica ozljede. Očigledno je da se ove tehnike ne mogu primijeniti na ljudima, a također je nemoguće istovremeno snimati aktivnost svake živčane stanice. Stoga su generalizacije na osnovi ovih istraživanja donekle ograničene, te je razvijen niz manje invazivnih tehnika slikovnog prikazivanja mozga koje se mogu koristiti na ljudima (Sternberg, 2005).

### 3.3. Neinvazivne tehnike slikovnog prikazivanja moždane aktivnosti

Istraživači i različito strukovno osoblje (npr. psiholozi i liječnici) često snimaju električnu aktivnost mozga, koja se javlja u obliku valova različite frekvencije i amplitude. *Elektroencefalogram* (EEG), koji registrira te frekvencije i amplitude, koristi se kako bi se tijekom relativno dugih razdoblja proučavala moždana aktivnost koja upućuje na promjene mentalnih stanja.

Specifični događaj ili zadatak povezuje se s električnom aktivnosti u mozgu tako što se višekratno mjere EEG valovi tijekom izvođenja zadatka, te se izračuna prosjek EEG valova koji predstavlja potencijal vezan uz događaj (ERP). ERP tehnika se koristi u širokom rasponu istraživanja, uključujući istraživanja inteligencije (Sternberg, 2005).

Psiholozi također koriste različite tehnike da bi dobili statične slike koje otkrivaju moždane strukture. Ove tehnike uključuju angiogram, *kompjutoriziranu aksijalnu tomografiju* (CT) i *magnetsku rezonanciju* (MR). Tehnike koje se temelje na rendgenu (angiogram i CT) omogućuju opažanje velikih abnormalnosti mozga, poput oštećenja nastalih zbog inzulta ili tumora. No njihova je rezolucija ograničena, te ne mogu dati mnogo podataka o manjim lezijama i odstupanjima.

*Tehnike slikovnog prikazivanja metaboličke aktivnosti* temelje se na promjenama koje se odvijaju unutar mozga kao posljedica povećane potrošnje glukoze ili kisika u aktivnim područjima mozga. Osnovna ideja jest da za vrijeme obavljanja nekog zadatka aktivna područja u mozgu troše više glukoze ili kisika od neaktivnih, te da bi područje koje je specifično potrebno za obavljanje zadatka trebalo biti aktivnije tijekom tog zadatka nego tijekom općenitije obrade (Sternberg, 2005). *Pozitronska emisijska tomografija* (PET) osniva se na povećanoj potrošnji glukoze u aktivnim moždanim područjima tijekom određenih vrsta obrade informacija (Buckner i sur., 1996; Raichle, 1998, 1999; prema Sternberg, 2005). Najnovija tehnika, *funkcijska magnetska rezonancija* (fMR), temelji se na MR-u, no za konstrukciju slika moždane aktivnosti koristi povećanje potrošnje kisika. Osnovna ideja ista je kao i kod PET-e, no fMR ne zahtijeva uporabu radioaktivnih čestica.

## 4. Biologija pamćenja

### 4.1. Neuralne promjene

S obzirom na to da je pamćenje proces koji se odvija u mozgu, prirodno je da se traga za lokalizacijom odvijanja tog procesa. Provedena su brojna istraživanja koja su pokušala objasniti pojavu procesa upamćivanja i pamćenja.

Formalno, proces se odvija u samim neuronima. Provedeni su eksperimenti koji su za cilj imali ukazati na veze između pamćenja i procesa upamćivanja. Obavljena je perceptivna kategorizacija. Tako je na temelju radova Kohlera 1940. godine predložena teorija tragova. Po ovoj teoriji podražaji iz okoline utječu na odvijanje procesa u neuronima. To sugerira da se pamćenja veže uz neuronske strukture. Provede se istraživanja kako bi se utvrdile promjene u neuronima izazvane podražajima, ali i mehanizimi po kojima se te promjene odvijaju. Podražaji dovode do fizioloških i strukturalnih promjena u neuronima (Jovanović, 2004). Primjerice, štakori koji su uzgajani u bogatoj, stimulatívnoj okolini u cerebralnom korteksu razvijaju više dendrita i sinapsi od štakora koji su uzgajani u relativno osiromašenoj okolini (Rosenzweig i sur., 1972; prema Ratus, 2001). Također je utvrđeno da je broj sinapsi koje nastaju u vidnom korteksu veći kod štakora koji su bili izloženi većoj razini vidne stimulacije (Turner i Greenough, 1985; prema Ratus, 2001).

D. O. Hebb (1949; prema Jovanović, 2004) smatra da *mreže neurona* sudjeluju u percepciji i pamćenju. Zanimljiva su i istraživanja pamćenja koje su proveli J.S. Bruner i A.L. Minturn (1955; prema Jovanović, 2004). Oni su pokazali da diskriminativna sposobnost pamćenja pri percepciji informacija koje se unose u pamćenje, može biti kratkotrajna, privremena ili dugotrajna. Senzorni podražaji se raspoređuju u odgovarajuću kategoriju pomoću četiri mehanizama: a) grupiranje i integracija; b) dostupnost; c) slaganje – neslaganje s prije naučenim sadržajem i d) logični slijed. Dostupnost određenih sadržaja se odnosi na vjerojatnost dosjećanja prethodno naučenih podražaja. Nemogućnost dosjećanja može se javiti zbog smještanja podražaja u neodgovarajuću kategoriju ili zbog interferencije između kategorija. Problem nedostupnosti se rješava ponovnim učenjem.

Temelji procesa pamćenja leže u fiziološkim promjenama zabilježenim u sinapsama. Posebno je značajno da postoji *svojstvo plastičnosti* sinapsi na kojima se temelje procesi pamćenja. Novija istraživanja su pokazala da odvijanjem procesa pamćenja raste broj sinaptičkih veza, a postojeće veze među neuronima se pojačavaju (Jovanović, 2004). Podraživanjem se prenosi živčano uzbuđenje preko pojedinih neurona, te se na taj način oni povezuju. Oni podaci koji se žele zadržati



u pamćenju kodiraju se u *kratkoročnom pamćenju*. Na takav način se informacije pripreme za pohranu u *dugoročno pamćenje*. Različita ispitivanja upućuju da se tijekom procesa pamćenja događaju promjene na sinapsama. Ispitivanje koje je proveo Eccles (1953; prema Jovanović, 2004) ukazuje na to da postoji neurofiziološka osnova pamćenja. Nakon što su neuroni podraženi, fiziološki procesi unutar njih se i dalje odvijaju nekoliko sekundi do desetak minuta nakon prestanka podražaja. Istraživanjem morskih puževa dobiven je uvid u ono što se događa u postojećim sinapsama tijekom učenja. Morski puž aplisija ima oko 20.000 neurona u usporedbi s milijardama neurona kod čovjeka (Kandel i Hawkins, 1992; prema Rathus, 2001). Relativno mali broj neurona morskog puža u odnosu na broj neurona kod čovjeka omogućio je istraživačima proučavanje utjecaja iskustva na sinapse neurona. Proces uvjetovanja izaziva kod morskih puževa pojačano izlučivanje neurotransmitera serotonina na određenim sinapsama. Posljedica toga je da učenje, koje se odnosi na višekratni prolaz podražaja kroz iste sinapse, čini transmisiju živčanih impulsa na tim sinapsama učinkovitijom (Goelet i sur., 1986; Kandel i Hawkins, 1992; prema Rathus, 2001).

Utvrđeno je da brojne kemijske tvari koje se prirodno pojavljuju u organizmu igraju određenu ulogu u pamćenju. Hormoni *adrenalin* i *noradrenalin*, npr., potiču tjelesnu pobuđenost i aktivaciju, ali kad se izlučuju nakon učenja, pojačavaju i procese upamćivanja (Cahill i sur., 1994; McGaugh, 1983; prema Rathus, 2001). Oslobođanje hormona adrenalina i noradrenalina moglo bi igrati posebnu ulogu u *blic pamćenju*, odnosno u izuzetno dobrom pamćenju detalja neposredno prije, za vrijeme i nakon iznenađujućeg događaja koji ima značajne posljedice za pojedinca i/ili naciju. Budući da su ti hormoni povezani sa snažnim emocionalnim uzbuđenjem, pretpostavlja se da oni urezuju putove u amigdali kako bi se zabilježila sjećanja na snažne emocionalne podražaje (Goleman, 1994; prema Rathus, 2001).

Neurotransmitter *acetilkolin* (ACh) također je od vitalnog značenja za pamćenje. Hormon koji također igra ulogu u procesima pamćenja je i *antidiuretčki hormon*, poznat kao *vazopresin*. Neki podaci upućuju da vazopresin stimulira socijalnu memoriju kod štakora. Naime, štakori kod kojih je aktivnost vazopresina blokirana prilaze starim znancima njušeći ih „od glave do pete“, što je inače ritual namijenjen samo nepoznatim životinjama (Angier, 1993; prema Rathus, 2001). Kod ljudi kojima je sintetički vazopresin apliciran u obliku nosnog spreja utvrđeno je značajno poboljšano dosjećanje (McGaugh, 1983; prema Rathus, 2001).

Neki su autori u neuronima pokušali lokalizirati promjene nastale pamćenjem. Pri tome treba napomenuti da postoje pretpostavke o anatomskim putovima, međutim one još uvijek nisu u

potpunosti dokazane. Ključno pitanje odnosi se na način na koji se odvijaju procesi u vezi s pamćenjem u neuronima, te kako su oni povezani s određenim moždanim strukturama (Jovanović, 2004).

#### 4.2. Strukturalne promjene

Poznato je da razaranje većih površina moždane kore ne sprječava osobu da pamti, povezuje misli i usmjerava pažnju, ali da znatno smanjuje stupanj razumijevanja okoline. Obrnuto, razaranje manjih dijelova talamusa ili mezencefaličnog tegmentuma, može dovesti do znatnog smanjenja psihičkog doživljavanja ili čak potpunog gubljenja (Jovanović, 2004).

Imajući u vidu navedeno, postavlja se pitanje u kojim dijelovima mozga se mogu lokalizirati određeni upamćeni sadržaji. Mozak pohranjuje dijelove sadržaja u odgovarajućim područjima senzoričkog korteksa (Moscovitch, 1994; prema Ratus, 2001). Vidne percepcije pohranjuju se u vidnom korteksu, slušne u slušnom, itd. (Hilts, 1995; prema Ratus, 2001). Kad se dosjećamo nekog događaja limbički sustav uglavnom je odgovoran za integraciju dijelova tih različitih informacija. Istraživanja na životinjama, kao i s ljudima koji imaju ozlijede na mozgu, upućuju na to da jedno područje u frontalnom režnju pohranjuje podatke o tome kada i gdje se nešto dogodilo. Ljudi s oštećenjima tog dijela frontalnog režnja često nastoje popuniti praznine u pamćenju izmišljajući priče o tome kada i gdje se nešto dogodilo.

Pohranjivanje percipiranih događaja uključuje brojna područja mozga (Hilts, 1995; prema Ratus, 2001). Dosjećanje doživljenih sadržaja, kao npr. predočivanje nekih prizora, također uključuje živčanu aktivnost u odgovarajućim područjima mozga (Kosslyn, 1994; prema Ratus, 2001). Čini se da su određeni dijelovi mozga, kao na primjer hipokampus, uključeni u zapamćivanje, ili prijenos informacija iz kratkoročnog u dugoročno pamćenje. Naime, pokazalo se da hipokampus sudjeluje u usmjeravanju senzornih informacija u različite dijelove korteksa, pa je stoga od vitalnog značenja za pohranjivanje novih informacija, iako se do ranije pohranjenih sadržaja može doći i bez njega (Muray i Miskin, 1985; Squire, 1994; prema Ratus, 2001). Prema nekim podacima hipokampus sudjeluje u određivanju „gdje“ i „kada“ smo imali iskustvo određenog podražaja (Ratus, 2001).

S druge strane, talamus, struktura smještena u središtu mozga, uključen je u pamćenje verbalnih sadržaja. U prilog govori slučaj kadeta američkog zrakoplovstva, poznatog kao N.A., kojemu je u mačevanju ozlijeđen dio talamusa. Nakon toga on više nije mogao pamtiti verbalne sadržaje, iako mu pamćenje vizualnih sadržaja bilo očuvano (Squire, 1994; prema Ratus, 2001).

Osim toga, smatra se da u svakoj misli sudjeluju istovremeno dijelovi moždane kore, talamusa, rinencefalona i retikluarne formacije moždanog stabla. Postoji pretpostavka da se neke neodređene misli mogu javiti neovisno od nižih centara mozga, ali i da mogu ovisiti o njima (Jovanović, 2004).

Značajnu ulogu u pamćenju imaju različiti dijelovi mozga i njegove međuneuronske sinaptičke veze, što predstavlja organsku osnovu za *plastičnost mozga* u procesu pamćenja, ali i intelektualnih radnji. Može se smatrati da se proces pamćenja odvija na razini neuralnih i strukturalnih promjena u središnjem živčanom sustavu (Jovanović, 2004).

## **5. Moždane strukture uključene u pamćenje**

### 5.1. Rinalni korteks

U novim istraživanjima s majmunima i štakorima koji imaju lezije rinalnog korteksa se ispituje uradak na Testu odgođene usporedbe neponavljajućih predmeta s predloškom te se pokazuje da rinalni korteks ima važnu funkciju u formiranju novog dugoročnog eksplicitnog pamćenja predmeta. Činjenica da *retrogradna amnezija*, nastala zbog lezije rinalnog korteksa, ne utječe na stara pamćenja upućuje na to da pamćenje predmeta nije pohranjeno u rinalnom korteksu (Pinel, 2002).

### 5.2. Hipokampus

Hipokampus je sastavni dio limbičkog sustava, koji se nalazi u središnjem dijelu mozga. Limbički sustav čine amigdaloidne jezgre, hipokampus i septum. Smatra se da je ovaj sustav kao cjelina odgovoran za saznanje o senzaciji koja ulazi preko osjeta u moždane strukture (Jovanović, 2004). Stariji naziv za limbički sustav bio je rinencefalon, odnosno mozak odgovoran za percepciju mirisa. Međutim, ispitivanjem njegova filogenetskog razvoja se pokazalo da je njegova mirisna funkcija zamijenjena sa složenim funkcijama i to posebno kod razvijenih sisavaca (Jovanović, 2004). Kao potvrdu tome upućuju ispitivanja kojima se pokazalo da oštećenjem hipokampusa dolaze smetnje upamćivanja novih sadržaja, te se javlja i *anterogradna amnezija*. Radovi Milnera (1954; prema Jovanović, 2004) su pokazali da su lezije dubinskih dijelova mozga, posebno onih iz Papezova kruga, povezani s oštećenjem pamćenja. Posrijedi je oštećenje kratkotrajnog pamćenja koje je karakterizirano oštećenjem spremanja i reprodukcije novih spoznaja. Otuda se naslućuje rigiditet mišljenja, pa i ličnosti (Jovanović, 2004). Dokazano je da obostrana ozljeda hipokampusa dovodi do grubih oštećenja pamćenja. De Jong (1965; prema Jovanović, 2004) je opisao teške smetnje

pamćenja, nakon diskretne, ali obostrane lezije u hipokampusu. Za razliku od kratkotrajnog, dugotrajno pamćenje nije vezano uz određena moždana područja nego uz integritet cjelokupne moždane kore, a vjerojatno i struktura ispod nje.

Niz radova koji izvještavaju o eksperimentima na životinjama ukazuju da su dijelovi limbičkog sustava, a posebno hipokampus, od važnosti u mehanizmima koji kontroliraju uređivanje, skladištenje i reprodukciju informacija. Čini se da u ovim mehanizmima igraju određenu ulogu medijalni dijelovi temporalnih režnjeva. To je dokazano presijecanjem neurona koji se povezuju s spomenutim režnjevima u majmuna. Analogni eksperimenti su provedeni i na mačkama. No, treba reći da su takvi nalazi potvrđeni i kod ljudi (Jovanović, 2004). Obostranim kirurškim odstranjivanjem hipokampusa, prilikom liječenja epilepsije, utvrđeno je da dolazi do gubitka sjećanja. Takav gubitak pamćenja je sličan kod osoba s *Korsakovljevim sindromom* (Scoville i Milner, 1975; prema Jovanović, 2004). Čini se da hipokampus također prati gdje se stvari nalaze i kako su prostorno povezane jedne s drugim (McClelland, McNaughton i O Reilly, 1995; Tulving i Schacter, 1994; prema Sternberg, 2005). Lezije hipokampusa narušavaju uradak u zadacima koji zahtijevaju dugoročno zadržavanje specijalnih informacija. Činjenica da te lezije sprječavaju stvaranje novog pamćenja položaja u prostoru, ali ne narušavaju pamćenje položaja u prostoru nastalom znatno prije lezije, upućuju na to da je hipokampus uključen u konsolidaciju dugoročnog pamćenja položaja u prostoru, no ne i u njegovo uskladištenje. Uloga hipokampusa u pamćenju položaja u prostoru potkrijepljena je nalazom da mnogi neuroni u hipokampusu imaju prostorna polja. Pitanje koje ostaje neodgovoreno jest ima li hipokampus funkcije koje nisu primarno specijalne te koje bi to bile funkcije (Pinel, 2002). Točnu ulogu hipokampusa u pamćenju i oblikovanju pamćenja tek treba utvrditi. Jedna je hipoteza da hipokampus pruža svojevrsnu kognitivnu mapu, koja predstavlja prostor u kojem se organizam mora snalaziti (O Keefe i Nadel, 1978; prema Sternberg, 2005). Drugo stajalište je to da hipokampus zauzima važnu ulogu u fleksibilnom učenju i uočavanju odnosa među česticama koje se uče (Eichenbaum, 1997; Squire, 1992; prema Sternberg, 2005).

### 5.3. Amigdala

Slično kao i za hipokampus nekada se vjerovalo da je amigdala uključena u dugoročno pamćenje predmeta. No, otkriće da lezije amigdala koje ne oštećuju rinalnu koru, a koja se nalazi ispod njih,

ne dovode do deficita na *Testu odgođene usporedbe neponavljajućih predmeta sa predloškom*, poljuljalo je tu teoriju.

Danas se smatra da amigdala ima specifičnu funkciju u pamćenju čuvstvenog značenja određenog iskustva (Pinel, 2002). Štakori s lezijama amigdala, za razliku od zdravih štakora, ne reaguju strahom na neutralne podražaje koji su ponovljeno pratili bolni električni šokovi u nogu. Bechara i sur. (1995; prema Pinel, 2002) izvijestili su o neuropsihološkom bolesniku s bilateralnim oštećenjem amigdala kod kojeg nije bilo moguće formirati uvjetovane autonomne reakcije zaprepaštenja na različite vidne ili slušne podražaje, ali za njih je imao dobro deklarativno pamćenje.

#### 5.4. Inferotemporalni korteks

*Retrogradna amnezija* do koje dolazi zbog medijalne temporalne lobektomije ne utječe na stara sjećanja. To upućuje na to da su strukture u medijalnom temporalnom režnju uključene u konsolidaciju dugoročnog pamćenja, ali nisu konačno odredište njegova uskladištenja. Gdje je onda u mozgu pohranjeno dugoročno pamćenje? Sadašnje spoznaje upućuju na to da je dugoročno pamćenje pohranjeno u onim kortikalnim neuralnim krugovima koji su posredovali u izvornom iskustvu, tj. u sekundarnom senzornom korteksu i u asocijativnom korteksu (Pinel, 2002).

Većina istraživanja pohrane *dugoročnog pamćenja* bila je usmjerena na vidno pamćenje i njegovo uskladištenje u sekundarnom vidnom korteksu u inferotemporalnom režnju. Na primjer, Buffalo i sur. (1998; prema Pinel, 2002) pronašli su da majmuni s oštećenim inferotemporalnim korteksom ne mogu naučiti istodobni diskriminacijski zadatak. Slično, smatra se da je posteriorni parietalni korteks povezan s pamćenjem prostornog položaja, za sekundarni somatosenzorni korteks se vjeruje da pohranjuje informacije dodirnih struktura dok se sekundarni slušni korteks veže uz pohranjivanje slušnih podražaja (Pinel, 2002).

#### 5.5. Mali mozak i strijarni sustav

Kao što se pretpostavlja da je *eksplicitno pamćenje* iskustva pohranjeno u mozgovnim neuralnim krugovima koji su posredovali u izvornoj percepciji, tako se pretpostavlja da je *implicitno pamćenje* senzomotoričkog učenja pohranjeno u senzomotoričkim krugovima. Većina istraživanja neuralnih mehanizama pamćenja senzomotoričkih zadataka bila je usmjerena na dvije strukture: mali mozak i strijarni sustav (Pinel, 2002).

Postoji mišljenje da su u malom mozgu pohranjeni podaci o naučenim senzomotoričkim vještinama. Njegova funkcija u klasičnom uvjetovanju reakcije očnih treptaja detaljno je ispitana.

Na primjer, Krupa, Thompson i Thompson (1993; prema Pinel, 2002) formirali su uvjetovane reakcije kod zečeva opetovanim uparivanjem tona s upuhivanjem mlaza zraka u njihovo oko. Kontrolni ispitanici naučili su treptati nakon prezentiranog tona i pamtili su tu klasičnu uvjetovanu reakciju tijekom niza dnevnih testova ponavljanja. Postojale su dvije eksperimentalne skupine. Kod svake je jedna važna struktura u neuralnom krugu u osnovi uvjetovanog refleksa treptaja bila deaktivirana tijekom treninga mikroinfuzijama muscimola, agonista neurotransmitera GABA. Jednoj su skupini bile deaktivirane crvene jezgre. Kod tih zečeva nije se pojavila uvjetovana reakcija tijekom uvjetovanja, ali kad su bili idući dan testirani bez muscimola pokazalo se da su naučili i zapamtili uvjetovanu reakciju. To upućuje da je pamćenje uvjetovane reakcije formirano na nekom mjestu neuralnog kruga, u osnovi uvjetovane reakcije treptaja, koje se nalazi ispred crvene jezgre. Mali mozak je struktura u tom neuralnom krugu koja je povezana s crvenom jezgrom. Kod zečeva u drugoj eksperimentalnoj skupini bio je deaktiviran mali mozak tijekom procesa uvjetovanja. Kad je određivano njihovo pamćenje bez muscimola, nije nađena nikakva retencija.

Za strijarni sustav se vjeruje da pohranjuje pamćenje konzistentnih odnosa između podražaja i reakcija. Riječ je o vrsti pamćenja koje se postupno povećava tijekom mnogih pokušaja. Na primjer, Knowlton, Mangels, i Squire (1996; prema Pinel, 2002) našli su da bolesnici koji boluju od *Parkinsonove bolesti* te kod kojih postoji oštećenje strijatuma nisu mogli riješiti probabilistički diskriminacijski zadatak koji je sprječavao *eksplicitno pamćenje*. Problem je bila kompjutorska igra „prognoziranja vremena“. Zadatak ispitanika bio je ispravno prognozirati vrijeme pritiskom na jednu od dvije tipke na kojima su bile oznake kiše ili sunca. Prognozu su osnivali na kartama prezentiranim na ekranu pri čemu je svaka karta prikazivala drugačije vrijeme. Kod bolesnika s Parkinsonovom bolešću nije došlo do poboljšanja tijekom 50 pokušaja, iako su pokazali normalno eksplicitno (svjesno) pamćenje za pojedine pokušaje tijekom uvježbavanja. Nasuprot tome, uradak bolesnika s amnezijom zbog oštećenja medijalnog temporalnog režnja ili medijalnog diencefalona značajno se poboljšalo, ali kod njih kasnije nije bilo eksplicitnog pamćenja uvježbavanja (Pinel, 2002).

## 5.6. Prefrontalni korteks

Uloga frontalnih režnjeva bila je predmet interesa raznih znanstvenika. Kod viših primata, pa i kod čovjeka, čeonni režnjevi igraju posebnu ulogu u upamćivanju i pamćenju (Jacobson, 1935; prema Jovanović, 2004). U prilog važnosti frontalnih režnjeva u procesu pamćenja govore istraživanja

obostrane ekstirpacije čeonih režnjeva kod majmuna koja je dovela do trenutnog gubitka redosljeda reakcija. Također, u bolesnika s bilateralnim prefrontalnim oštećenjem nema generalne amnezije, ali oni imaju neke specifične teškoće s pamćenjem. Njihova glavna teškoća je pamćenje vremenskog slijeda događaja, te iako nemaju teškoća u pamćenju događaja kao takvih, imaju teškoća u izvođenju zadataka koji zahtijevaju određeni redosljed u izvođenju (Pinel, 2002).

Rezultati *funkcijskih slikovnih prikaza mozga* upućuju na to da su istraživanja amnezije zbog mozgovnih oštećenja podcijenila ulogu prefrontalnih režnjeva u pamćenju. *Funkcijski slikovni prikazi mozga* snimljeni dok su osobe rješavale različite zadatke koji zahtijevaju pamćenje obično pokazuju značajno povećanje prefrontalne aktivnosti iako, oštećenje prefrontalnih dijelova dovodi do nekoliko ograničenih selektivnih učinaka na pamćenje u bolesnika. Jednako je paradoksalna činjenica da funkcijski prikazi mozga često ne pokazuju aktivnost u klasičnim medijalnim diencefaličkim područjima i područjima medijalnih temporalnih režnjeva s obzirom da su ti dijelovi povezani s dosjećanjem redosljeda događaja (Pinel, 2002).

Spacijalna rezolucija tehnika funkcijskog slikovnog prikaza mozga toliko se usavršila da je moguće lokalizirati promjene u aktivnosti u pojedinim područjima prefrontalnog korteksa. Na primjer, pokazalo se da dosjećanje semantičkih i epizodičkih sadržaja iz dugoročnog pamćenja aktivira različita područja u prefrontalnoj kori. U nekoliko istraživanja dosjećanje informacija iz *semantičkog pamćenja* aktiviralo je lijevi donji prefrontalni korteks dok je dosjećanje prošlih iskustava iz *epizodičkog pamćenja* aktiviralo desnu prednju prefrontalnu koru (Pinel, 2002).

### 5.7. Mediodorsalna jezgra

Otkriće da su mediodorsalne jezgre uključene u pamćenje rezultat je opažanja da su one gotovo uvijek oštećene u bolesnika s *Korsakovljevim sindromom*. Dva su dodatna izvora koja potkrepljuju tu pretpostavku. Prvo, ograničene lezije mediodorsalnih jezgri dovode do deficita u *Testu odgođene usporedbe neponavljajućih predmeta s predložkom* kod majmuna i kod štakora. Drugo, izlaganje štakora piritamini, koji sprječava ugradnju vitamina u koenzime, dovodi do oštećenja mediodorsalnih jezgri i deficita u nizu testova pamćenja (Pinel, 2002).

Osim toga, teorijski problem koji je bio predmet mnogobrojnih rasprava jest razlikuje li se amnezija zbog oštećenja medijalnog diencefalona kvalitativno od amnezije zbog oštećenja medijalnog temporalnog režnja. Do sada nikakva važna razlika u bolesnika nije nađena, što upućuje da su ta dva područja dijelovi istog neuralnog kruga uključenog u pamćenje (Pinel, 2002).

## 5.8. Bazalni prednji mozak

Funkcija bazalnog prednjeg mozga u pamćenju djelomično je nejasna. Prva pretpostavka da je bazalni prednji mozak uključen u pamćenje osniva se na opažanju oštećenja bazalnog prednjeg mozga prisutnog kod bolesnika s *Alzheimerovom bolešću*. No, ta je pretpostavka ozbiljno dovedena u sumnju opažanjem da kod bolesnika s Alzheimerovom bolešću postoje proširena mozgovna oštećenja koja uključuju oštećenja struktura koje bi mogle objasniti bolesnikove teškoće pamćenja. No, činjenica da lokalizirana oštećenja bazalnog prednjeg mozga, zbog moždane kapi i tumora, dovodi do amnezije upućuju na to da je bazalni prednji mozak uključen u pamćenje. Međutim, mnemičke funkcije bazalnog prednjeg mozga nisu jasne. To je možda zato što su samo neke njegove strukture uključene u pamćenje (Pinel, 2002).

## 6. Amnezija i neuropsihologija

Istraživanje amnezije dalo je niz podataka o tome kako pamćenje ovisi o uspješnom radu pojedinih moždanih struktura. Povezujući određene ozljede mozga s određenim deficitima pamćenja, istraživači su dobili uvid u normalno funkcioniranje pamćenja. Ispitujući različite kognitivne procese u mozgu neuropsiholozi često traže disocijacije funkcija, kad je kod normalnih ispitanika prisutna neka funkcija (npr. *eksplicitno pamćenje*), a kod bolesnika s određenom ozljedom mozga te funkcije nema, usprkos normalnim funkcijama u drugim moždanim područjima (npr. *implicitno pamćenje*) (Sternberg, 2005).

Ispitujući osobe s poremećajima pamćenja, znamo da je pamćenje osjetljivo i na njega mogu djelovati udarac u glavu, poremećaj svijesti, kao i niz ozljeda ili patoloških promjena u mozgu. No, ne mogu se utvrditi specifične uzročno-posljedične veze između određene strukturalne lezije i određenog deficita pamćenja (Sternberg, 2005). Činjenica da je određena struktura ili područje povezano s poremećajem neke funkcije ne znači da je samo to područje odgovorno za kontrolu te funkcije. Za određenu funkciju može biti odgovorno više struktura u mozgu. Široka fiziološka analogija može protumačiti teškoću lokaliziranja na osnovi opaženog deficita. Ispitivanja bolesnika s ozljedama mozga daju neke informacije i upućuju na to kako bi pamćenje moglo funkcionirati. Za sada, neuropsiholozi su utvrdili da lateralizirane lezije govore u prilog razlikovanju kratkoročnog i dugoročnog pamćenja, deklarativnog (eksplicitnog) i nedeklarativnog (implicitnog) pamćenja i preliminarno upućuju na još neka razlikovanja (Sternberg, 2005).



## 6.1. Alzheimerova bolest

Funkcioniranje pamćenja kao i problemi s pamćenjem često su praćeni i strukturalnim i neuralnim promjenama. To je slučaj i s *Alzheimerovom bolešću*. Ljudi oboljeli od Alzheimerove bolesti mogu u početku imati teškoće s dosjećanjem nedavnih događaja ili nekih osnovnih podataka, poput telefonskih brojeva ili imena unuka. S vremenom im postaje sve teže raspolagati novcem i izvoditi jednostavne računske operacije. S napredovanjem bolesti više ne mogu sami obavljati svakodnevne poslove, pa im je potrebna tuđa pomoć (Reisberg i sur., 1986; prema Rathus, 2001). Gubitak pamćenja za nedavne događaje postaje sve veći, a događa se i da ne prepoznaju dobro poznat osobe ili se ne mogu sjetiti njihovih imena (Mendez i sur., 1992; prema Rathus, 2001). Katkada ne prepoznaju ni sami sebe u ogledalu. Oštećeno je i pamćenje davnih događaja pa se ne mogu sjetiti naziva škola koje su pohađali, imena roditelja ili mjesta u kojem su rođeni. U najtežim slučajevima, takve osobe postaju potpuno bespomoćne, ne mogu više komunicirati ili hodati, pa im je potrebna pomoć u održavanju osobne higijene i hranjenja (Rathus, 2001).

Najočitija kognitivna komponenta „normalnog“ starenja je propadanje *novog dugoročnog pamćenja*. Kod osoba oboljelih od Alzheimerove bolesti ne samo da su ti deficiti drastično izraženi nego su zahvaćeni i neki aspekti pamćenja koji su relativno pošteđeni prirodnim tokom starenja. Pod tim, u prvom redu, podrazumijevamo smetnje u *semantičkom pamćenju*. Naime, propadanje *epizodičkog pamćenja* predstavlja normalnu pojavu za većinu ljudi nakon šezdesetih godina života, ali ostaje razmjerno dobro sačuvano semantičko pamćenje (Zarevski, 2002). Budući da je propadanje semantičkog pamćenja najistaknutiji bihevioralni simptom Alzheimerove bolesti, već je obavljen velik broj istraživanja funkcioniranja različitih aspekata semantičkog pamćenja, a mnoga su u tijeku. Zasad još uvijek ostaje bez konačnog odgovora pitanje je li kod osoba s Alzheimerovom bolešću oštećen samo pristup informacijama u semantičkom pamćenju, tj. pronalaženje ili je oštećena i sama struktura semantičkog pamćenja. Naime, pokazalo se da osobe s ovom bolešću imaju poteškoće s imenovanjem objekata. Budući da u testu prepoznavanja, uz vjerojatnost pogađanja imena objekta od 25%, postižu samo 40% točnih prepoznavanja imena objekata, čini se da se radi o oštećenju semantičke strukture (Zarevski, 2002). Međutim, kontradiktorno hipotezi o narušenoj semantičkoj strukturi, ustanovljeno je da pri tome ostaje neoštećena gramatička struktura rečenice, jedino što rečenice uključuju puno praznih riječi (Zarevski, 2002). Na kraju svog pregleda funkcioniranja semantičkog pamćenja oboljelih od Alzheimerove bolesti Nebes (1989; prema Zarevski, 2002) ističe da još uvijek premalo znamo o organizaciji ljudskog pamćenja, a osobito su

velike razlike među modelima pamćenja pri objašnjavanju smetnji pamćenja. Takva se situacija odražava i na taj način da još uvijek postoje znatna neslaganja između vodećim autorima o djelovanju Alzheimerove bolesti na semantičko pamćenje (Zarevski, 2002). Zbog svega navedenog, očito je da je još uvijek teško donijeti neke konačne zaključke o uzrocima smetnji pamćenja povezanih s Alzheimerovom bolešću. Budući da nemamo općeprihvaćen model pamćenja i s obzirom da je pamćenje samo po sebi vrlo složena pojava, jasno je zašto smo u vezi Alzheimerove bolesti i patologije pamćenja još uvijek više na razini fenomenologije nego objašnjenja (Zarevski, 2002).

## 6.2. Korsakovljev sindrom

Korsakoff je 1889. (prema Zarevski, 2002) imenovao bolest čiji je simptom izražena anterogradna amnezija. Ta se bolest veže se uz bilateralna oštećenja limbičkog sustava. Danas su preciznije određena područja mozga čija oštećenja prati *Korsakovljev sindrom*. Pokazalo se da je znatno oštećen Papezov krug u limbičkom sustavu, a osobito je značajno oštećenje mamilarnih tjelešaca, hipokampus i dijelova talamusa. Najčešće se javlja kod kroničnih alkoholičara, vjerojatno kao posljedica nedostatka vitamina B1 (Zarevski, 2002).

Osim teškog alkoholizma, bolest uzrokuju i određeni tumori mozga. Korsakovljevom sindromu vrlo često prethodi *Wernickeov sindrom*, koji uključuje ataksiju i ponekad paralizu mišića odgovornih za pokrete očiju, pa se stanje često naziva zajedničkim imenom *Wernicke – Korsakovljev sindrom* (Čorkalo – Biruški, 2009).

Na pojavnom planu najistaknutiji simptom ovog sindroma je mogućnost normalnog razgovora ako se informacija ponavlja. Međutim, ako se osobu s Wernicke – Korsakovljevim sindromom prekinu u ponavljanju ili razgovoru, ne mogu se sjetiti o čemu su govorili. Također, ukoliko presele ne mogu više naći put k novom domu, odnosno u bolnici ne znaju gdje im je soba. Unatoč navedenim ponašanjima koja su evidentna kod osoba s Korsakovljevim sindromom, ispitivanja pokazuju da oštećenja hipokampusa kod pasa, mačaka i majmuna nemaju tako dramatične učinke na uspješnost pamćenja (Zarevski, 2002). Kod oboljelih je kratkoročno pamćenje za verbalne informacije razmjerno dobro, dok znatno teže izlaze na kraj s neverbalnim materijalom. Međutim, ima niz istraživanja koja pokazuju da postoji znatno veći uspjeh u učenju nego što se to misli za osobe s Korsakovljevim sindromom. Još je 1911. psihijatar Claparede opisao sljedeće opažanje: na viziti je pri rukovanju iglicom bocnuo jednu damu s izraženim Korsakovljevim sindromom, a ona se tijekom

sljedećih susreta odbila rukovati s njime, premda nije znala zašto (Baddeley, 1982; prema Zarevski, 2002). Slično, Schneider (1912; prema Zarevski, 2002) je proučavao različite vrste učenja kod tri pacijenta. Zadao je sliku objekta, a zatim je zadavao fragmente objekta, i tražio od pacijenata da prepoznaju o kom objektu se radi. Premda su pacijenti poricali da su ranije vidjeli sliku objekta, bili su uspješniji u njegovu prepoznavanju što govori u prilog postojanja određenog učenja (Zarevski, 2002). Talland (1965; prema Zarevski, 2002) je pokazao da i u *motoričkom učenju* postoji ista zakonitost – oboljeli su naučili upotrebljavati nove alate. K tome, uvjetovanje je vrlo djelotvorno kod oboljelih. Međutim, unatoč svim tim uspjesima u učenju, osobe s Korsakovljevim sindromom se ne sjećaju da su nešto učili. Dakle, kao i kod ostalih *anterogradnih amnezija*, ne postoji mogućnost *namjernog učenja*.

## 7. Zaključak

Biološke osnove pamćenja su složene i obuhvaćaju neuralne i strukturalne promjene. Jedno od središnjih pitanja u neuropsihologiji pamćenja tijekom ranih istraživanja odnosilo se na to gdje je u mozgu pohranjeno pamćenje i koje su moždane strukture i područja uključeni u procese pamćenja. Povezivanje određenih moždanih struktura s pamćenjem i danas je u središtu zanimanja istraživača, no objašnjenje strukturalnih promjena do kojih dovodi pamćenje ne može se shvatiti bez promjena na razini neurona i procesa u njima.

Temelji procesa pamćenja leže u fiziološkim promjenama zabilježenim u sinapsama. Posebno je značajno da postoji svojstvo plastičnosti sinapsi na kojima se temelje procesi pamćenja. Novija istraživanja su pokazala da odvijanjem procesa pamćenja raste broj sinaptičkih veza, a postojeće veze među neuronima se poboljšavaju (Jovanović, 2004). Isto tako, utvrđeno je da brojne kemijske tvari koje se prirodno pojavljuju u organizmu igraju određenu ulogu u pamćenju.

Ključno pitanje koje do danas nije razjašnjeno i na koje odgovor trebaju dati buduća istraživanja odnosi se na način na koji se odvijaju procesi u vezi s pamćenjem u neuronima, te kako su oni povezani s određenim moždanim strukturama (Jovanović, 2004).

Kako bi odgovorili na nerazjašnjena pitanja u vezi pamćenja, znanstvenici mogu koristiti različite metode za proučavanje ljudskog mozga, koje pružaju važne informacije o strukturi i funkciji mozga. Premda se danas stavlja naglasak na tehnike koje pružaju informacije o ljudskom mentalnom funkcioniranju tijekom njegova odvijanja, a ne na pronalaženje ljudi s poremećajima i proučavanje

njihovih mozgova nakon smrti, povezujući određene ozljede mozga s određenim deficitima pamćenja, istraživači isto tako imaju uvid u normalno funkcioniranje pamćenja.

## 8. Literatura

Čorkalo – Biruški, D. (2009). *Primijenjena psihologija: pitanja i odgovori*. Zagreb: Školska knjiga.

Deutsch, J. A. (1973). *The physiological basis of memory*. San Diego, California: Academic press.

Hothersall, D. (2002). *Povijest psihologije*. Jastrebarsko: Naklada Slap.

Jovanović, T. (2004). *Pamćenje – veliko čudo prirode*. Beograd: Avangarda.

Krmpotić – Nemanić, J. i Marušić, A. (2002). *Anatomija čovjeka*. Zagreb: Medicinska naklada.

Pinel, J. P. J. (2002). *Biološka psihologija*. Jastrebarsko: Naklada Slap.

Rathus, S. A. (2001). *Temelji psihologije*. Jastrebarsko: Naklada Slap.

Sternberg, R. J. (2005). *Kognitivna psihologija*. Jastrebarsko: Naklada Slap.

Zarevski, P. (2002). *Psihologija pamćenja i učenja*. Jastrebarsko: Naklada Slap.