

— dětský apercepční test (L. Bellak, S. Bellak, 1949), Jacksonův test (Jackson Test of Family Attitudes, 1952), Le Test Film atd. Z testů zaměřených na analýzu některých charakteristik ve struktuře osobnosti jsou to například Guilford-Zimmerman Temperament Surrey, 1949, Insight Test (S. S. Sargent, 1944) atd.

Celkově lze slovník hodnotit jako velmi kvalitní příručku, v níž se odrážejí rozsáhlé teoretické i výzkumné znalosti obou autorů a která představuje operativní informační bázi pro všechny, kteří pracují s lidmi a jimž odborná erudice umožňuje analyzovat individuální psychické kvality člověka.

*Lubomír Vašina*

*Мишкин, М., Эппенцеллер, Т.: Анатомия памяти. В мире науки, 5, № 8, 1987, с. 30—41.*

Problematika paměti byla v centru pozornosti psychologů již od přelomu 19. a 20. století. V současné době se paměť jako základní složka každé poznávací činnosti stává klíčovou otázkou při výzkumu mozkové činnosti. Paměť je předpokladem a současně i výsledkem lidské poznávací činnosti.

Skutečnost, že problematika paměťového procesu je stále aktuální, potvrzuje mimo jiné i stať Anatomie paměti („Анатомия памяти“) amerických autorů M. Mishkina a T. Appenzellera, publikovaná v časopise „В мире науки“, pojednávající o nejnovějších vědeckých psychologických poznatcích o této složce poznávací činnosti.

Studium podstaty amnézie u člověka ukázalo, jak hlubkové mozkové struktury mohou být v součinnosti se systémy vnímání v povrchových vrstvách mozku při přetváření senzorickeho stimulu v paměťovou stopu.

Během posledních 20 let se Mishkin a jeho spolupracovníci zabývali identifikací nervových struktur a úrovní (velkých skupin nervových buněk), které se účastní paměťových procesů, zkoumali jejich projekce a pokoušeli se zjistit jejich součinnost při formování paměťové stopy, jejím vybavování a při vytváření spoje mezi paměťovými stopami různé modality. Paměťový proces zkoumali nejen u člověka, ale i u opic tzv. Starého světa (makaků). Složitost objektu jejich výzkumů vyžaduje přístup, při němž se musí přihlížet k obrovské strukturální organizaci mozku. Podle těchto autorů je paměť jakýsi sled událostí na molekulární úrovni. Autoři se ve své stati pokoušejí zmapovat oblasti mozku, v nichž se tyto události rozvíjejí. Mnohé práce, jejichž výsledky se staly základem současných představ o paměti, vycházely z chorobopisů lidí, kteří z určitých příčin (následkem onemocnění, traumatu nebo chirurgického zákroku) měli poškozenou určitou oblast mozku a částečně ztratili schopnost učit se nebo si zapamatovat (viz amnézie). V experimentech s makaky, uskutečněných výše zmíněnými autory a jejich spolupracovnicí, byl aplikován komplexní přístup zahrnující aspekty anatomické, fyziologické a neuropsychologické. Při zkoumání paměťového procesu se u člověka používají nepřímé metody s vlastními jim nevyhnutelnými nedostatky. Přes určité rozdíly u opic a člověka (např. v rozměrech mozkového substrátu a s tím spjatá i složitost jeho organizace, ve funkcích mozkových struktur, dále jedinečná schopnost člověka — řeč — a s ní spjatá specializace mozku) autoři předpokládají, že základní systémy mozku u člověka a opic jsou se vši pravděpodobností stejné. Údaje, které získali při zkoumání opic, se zcela shodovaly s tím, co je známo z klinické praxe o poruchách paměti u člověka.

Poznatky, získané na základě výzkumů, shrnuli M. Mishkin a T. Appenzeller do následujících sedmi částí:

Zrakový systém

Od zkušenosti k paměti

Jiné úrovně paměti

Typy paměti

Stopy různých typů paměti se setkávají

Sepětí paměti s emocemi

Paměť a zvyk

## Zrakový systém

Paměťové stopy se nejčastěji vytvářejí v důsledku počitků. Autoři a jejich spolupracovníci si položili dvě otázky:

1. Jakým způsobem se vůbec zpracovává senzoričká informace?

2. Jak je senzoričká zkušenost uchovávána v mozku v podobě paměťových stop?

Východiskem výzkumů paměti se stalo zkoumání nervové dráhy zodpovědné za zrakové vnímání. V mozku zrakový systém začíná ve striatické (primární korové centrum zrakové, zejména okolí sulcus calcarinus) neboli primární zrakové kůře, dostávající informaci o zrakových stimulech ze sítnice zrakovým nervem a útvarem mezimozku (nazvaným corpus geniculatum laterale). Výzkumy ukázaly, že zrakového vnímání se kromě striatické kůry účastní také spánkový lalok (spodní spánková kůra). Na základě údajů, získaných z výzkumů zrakového vnímání u opic, byl učiněn předpoklad, že zraková informace je již v průběhu zrakovou drahou na různých jejích etážích částečně zpracovávána. V této dráze nervové buňky reagují na stále vzrůstající počet fyzikálních znaků objektu (jeho rozměry, tvar, barvu, texturu atd.) a neurony nejvyšší úrovně umístěné ve spodní spánkové kůře uskutečňují syntézu konečného obrazu objektu.

## Od zkušenosti k paměti

V příslušných etážích zrakové dráhy dochází k integraci dílčích senzoričkových informací v celostní perceptivní zkušenost (počitek). Zdá se, že analogicky je zpracovávána i informace postupující do mozku z jiných smyslových orgánů (viz např. výzkumy dráhy zpracování taktilní informace — D. Friedmann, E. A. Murrayová, T. Pons a R. J. Schneider).

Na vštěpování vjemových stop do paměti se podílejí dvě struktury, nacházející se na vnitřním povrchu spánkového laloku obou mozkových hemisfér — hipokampus a amygdala. Chirurgické poškození spodního spánkového laloku u opic vede ke ztrátě schopnosti k určitým typům učení spjatým se zrakovým vnímáním (např. vybrat si předmět doprovázený posílením potravou ze skupiny předmětů předkládaných bez odměny). Společně s B. Johnsonem se autoři pokusili zjistit, s kterými strukturami zrakový systém vytváří anatomické spoje a jak ovlivňuje chirurgická destrukce těchto struktur schopnost opic vybrat si předmět za odměnu. Odstranění amygdaly v obou mozkových hemisférách vedlo k náhlému zhoršení schopnosti opic učít se; asociace mezi stimulem a odměnou vznikala pomalu, ale nakonec se přece objevila. Současným odstraněním amygdaly a hipokampu (jehož samotné odstranění nemělo takový efekt jako likvidace amygdaly) je možné zesílit poruchu učení se u opic (viz výzkumy M. Mishkina a B. Spieglerové); schopnost plnit úkol se úplně ztrácela. Zesílení efektu vedlo autory k otázce, zda současné odstranění hipokampu a amygdaly nevede ke ztrátě zrakové paměti. E. Delacour a M. Mishkin jsou autory testu specifického pro zrakovou paměť, umožňujícího oddělit ji od schopnosti zvířete spojovat předmět s odměnou (tzv. test na konfrontaci předmětu a vzoru — dále jen TKPV).

Považujeme ze vhodné zmínit se podrobněji o tomto testu a výsledcích jím dosažených. Test spočívá v tom, že se zvířeti předkládá určitý předmět (pod nímž je odměna — arašíd); pak se zvířeti předkládají dva předměty, z nichž jeden už zná a druhý ne (pamlske je pod neznámým předmětem). Odměňuje se poznání a zřeknutí se známého předmětu „ve prospěch“ neznámého. V každé zkoušce se používá nová dvojice předmětů; existují varianty této metody. Tento test umožňuje specificky posuzovat paměť spjatou se znovupoznáním. Normální (intaktní) opice vykonají test s téměř stoprocentní přesností. Specifický test na zrakové znovupoznání byl použit u opic s odstraněnou spodní spánkovou kůrou (byla pozorována tatáž neschopnost vnímat a identifikovat známé předměty stejně jako dřive u jiných způsobů ověřování). Dále byla testu podrobena zvířata s intaktním zrakovým systémem, ale s odstraněnou amygdalou a hipokampem. Při malém intervalu mezi předložením prvního předmětu a situací vyžadující výběr zvířata zvládla úkol, což poukazovalo na neexistenci poruch zrakového vnímání. Zvětšoval-li se interval až do 1—2 min., ukazatelé chování klesaly téměř až k úrovni náhodných významů. Takovým způsobem se podařilo dosáhnout opravdové ztráty paměti u opic. Pozornost si zasluhuje i fakt, že amnézie, která se rozvinula u zvířat po současném odstranění amygdaly a hipokampu, se dotýkala nejen zrakového zapamatování, ale měla celkový charakter (výzkumy E. Myrrayové s opicemi — zhoršení schopnosti znovupoznávat předměty hmatem). U člověka podobná amnézie vzniká následkem poškození samotného hipokampu i poškození amygdaly.

Jak se ukázalo, stupeň zhoršení paměti u nemocných amnézií je proporcionální celkové části poškození nervové tkáně v amygdale a hipokampu. Zdá se, že amygdala a hipokampus mají stejně důležitou úlohu v paměti spjatou se zrakovým znovupoznáním. Odstranění kterékoli jedné z těchto struktur ovlivňuje schopnost zvířete znovupoznávat, ale relativně slabě — patrně proto, že mohou kompenzovat funkce jedna od druhé. Mnohem silnější porucha nastává v případech, když je u zvířat jedna ze struktur likvidována v obou mozkových hemisférách a druhá — pouze v jedné. Oboustranné odstranění amygdaly i hipokampu vede k tomu, že ukazatelé chování zvířete v TKPV klesají téměř až k úrovni náhodných významů.

### Jiné úrovně paměti

Příčinou amnézie jsou kromě poškození amygdaly a hipokampu (základních struktur tzv. limbického systému) i poškození mezimozku — skupiny jader v centrální části mozku, vytvářejících dvě struktury — talamus a hypotalamus. Klinické důkazy o účasti jader mezimozku v paměťovém procesu podporují anatomické údaje — k mezimozku vedou nervová vlákna z amygdaly a hipokampu. Společně s J. P. Aggletonem autoři ověřovali u opic předpoklad o součinnosti mezimozku s limbickými strukturami, tvořící jakýsi paměťový okruh, pomocí chirurgického zákroku (poškození částí mezimozku) s následující zkouškou chování. Testy na zrakové znovupoznání odhalily tentýž typ poruch paměti, který se rozvíjel po odstranění samotného hipokampu a amygdaly. Porucha znovupoznání byla velmi silná v případech současného poškození částí mezimozku, inervovaných z hipokampu a amygdaly; slabý efekt byl v případech poškození částí spojených pouze s jednou z těchto struktur. Autoři identifikovali dva zcela určité články paměťového procesu, z nichž každý může zabezpečovat zrakové znovupoznání stimulu. Další výzkumy potvrdily správnost předpokladu, že mezimozek a limbické struktury se nezúčastňují paměťových procesů nezávisle, ale jako jeden řetěz. Při přerušení nervových drah spojujících tyto struktury byly pozorovány tytéž poruchy paměti, jaké vznikají při poškození samotných struktur (viz výzkumy J. Bachevalierové a J. Parkinsona). Jádra talamu spojená s limbickými strukturami vysílají vlákna k ventromedální

prefrontální kůře. Jak ukázala J. Bachevalierová, chirurgická destrukce této oblasti vede k hluboké poruše paměti, vyžadující znovupoznání. Tedy nejvyšší úroveň zrakového systému (stejně jako i jiných sensorických systémů) je spjata se dvěma paralelními okruhy paměti, zahrnující přinejmenším limbické struktury spánkového laloku, mediální části mezimozku a ventromediální prefrontální kůru. Autoři dále objasňují, jak fungují tyto struktury v procesu vytváření paměťové stopy, a upozorňují na existenci a význam zpětnovazebného systému, jímž je zabezpečena prodloužená aktivita ve všech útvarech zabezpečujících paměťový proces.

## Typy paměti

V této části autoři pojednávají o zvláštích nervových drah dalšího typu paměti spjaté s prostorovým viděním (schopností vidět prostorové vztahy). Tkáň temenní kůry se v oblasti parietálního pólu mozku podílí na zrakovém vnímání. U. Paul ukázal, že odstranění této oblasti mozku vede k poruše vidění, avšak charakter tohoto efektu se podstatně odlišuje od jevu pozorovaného po poškození spodní spánkové kůry. Na rozdíl od opic s poškozením spodní spánkové kůry zvířata s poškozenou temenní kůrou mohla rozlišovat dva různé předměty, ale nevnímala prostorové vztahy. L. Angellader zjistil, že zpracování zrakové informace se kromě již známé anatomické dráhy účastní ještě jedna dráha, která začíná od striatické kůry (1. úroveň zrakového systému na zadním povrchu mozku). Nervová vlákna, tvořící druhou dráhu, nesměřují dopředu ke spodní spánkové kůře, ale nahoru a procházejí řadou úrovní, nejvyšší úrovně dosahují v zadní temenní kůře. V průběhu této dráhy probíhá analýza informace o prostorových vztazích. Z její nejvyšší úrovně zpracovaná informace o prostorových vztazích vyvolává aktivaci podkorového systému paměti. Dva výše popsané okruhy, zabezpečující paměťový proces, se rozdílně podílejí na učení, vyžadujícím analýzu prostorových vztahů. Mohou-li se hipokampus a amygdala při učení zvířat poznávat objekt vzájemně nahrazovat, pak při učení se prostorovým vztahům hlavní úlohu má hipokampus (viz pokusy s hlodavci a experimenty J. Parkinsona s opicemi). V případech odstranění amygdaly v obou mozkových hemisférách opice si po tomto zákroku znovu rychle osvojily návyk a přesně plnily úkol. Oboustranné odstranění hipokampu vedlo k zániku schopnosti zapamatovat si rozmístění předmětů. U lidí nemocných amnézií byly prokázány analogické výsledky — byla prokázána korelace mezi stupněm poškození hipokampu a stupněm zhoršení paměti na rozmístění objektů (viz výzkumy M. Smithové a B. Milnerové).

## Stopy různých typů paměti se setkávají

Amygdala (amygdalární komplex), který je složen z několika jader, představuje jakousi „křižovátku“. Mnozí badatelé (např. B. Turner, M. Mishkin) ukázali, že amygdala vytváří četné přímé spoje se všemi sensorickými oblastmi kůry. Nervovou drahou, která je jednou z částí paměťového systému, je amygdala také spojena s talamem. Z těchto oblastí amygdaly, na kterých konvergují sensorické vlivy, vedou nervová vlákna hluboko do mozku, k hypotalamu — centru vegetativních reakcí a k limbickému systému — centru emočních reakcí. Fakt konvergence sensorických vlivů z kůry na amygdale vedl E. Murrayovou a M. Mishkina k otázce, zda tato konvergence nezabezpečuje vytváření asociací mezi paměťovými stopami, které se vytvořily v různých sensorických systémech. Paměťová stopa se nezdá aktivizuje jako odpověď na sensorický stimul jiné modalitě (např. zvuk známého hlasu v te-

lefonu vyvolává v paměti zrakový obraz tváře mluvčího). Zřejmě pro podobnou mezimodální vzpomínku na příznaky předmětu je zapotřebí vzájemné výměny informace mezi těmi oblastmi kůry, v nichž se uchovávají paměťové stopy různých modalit. Výše zmínění autoři si položili otázku, zda tato vzájemná výměna není zprostředkována amygdalou. Pro ověření tohoto předpokladu E. Murrayová a M. Mishkin vypracovali metodiku zahrnující dva testy na zkoušku paměti spjaté se znovu-poznáním — taktilním a zrakovým. Ve zkouškách s opicemi bylo dokázáno, že asociace mezi paměťovými stopami, které se vytvořily v různých sensorických systémech, je zprostředkována amygdalou.

### Sepětí paměti s emocemi

Další řešená problematika se týká vztahu paměti s emocemi. Protože je amygdala spojena nervovými vlákny jak se sensorickými oblastmi kůry, tak i s centry emočních reakcí v limbickém systému, hraje strukturální úlohu zprostředkující spojení mezi vnímáním známých stimulů a vznikem emocí vyvolaných těmito stimuly. Předpoklad, že sensorická zkušenost nabývá emocionálního zabarvení za účasti amygdaly, byl potvrzen výzkumy paměti s opicemi. Je možné, že amygdala nejen zabezpečuje vznik emocionálního zabarvení sensorické zkušenosti, ale také dává emocím podobu vjemových stop a umožňuje jim uchovat se v paměti. Nejen emoce vystupují v úloze filtru při zpracování sensorických informací v kůře, přičemž soustřeďují pozornost zvířete (a tedy i proces učení) na emocionálně významné stimuly, ale ukázalo se, že existuje nervový okruh, který zřejmě umožňuje amygdale plnit funkci filtru. Nervová vlákna, obsahující endorfiny, vedou od amygdaly do sensorických systémů kůry, kde mohou plnit funkci filtru, uvolňují endorfiny jako odpověď na emocionální stavy vytvářené limbickým systémem. Tedy amygdala může zprostředkovávat vliv emocí na vnímání a učení.

### Paměť a zvyk

V poslední části studie se autoři zabývají ještě druhým typem učení (nazývají ho zvykem), nezávislým na limbických strukturách zabezpečujících paměťový proces. Tento typ nepatří ke kognitivnímu učení: jeho základ netvoří poznané a dokonce ani vzpomínky (ve smyslu nezávislých elementů rozumové činnosti), ale automatické spoje mezi stimulem a reakcí. V testu na diskriminaci, který použila B. Malamutová, se opice ze dne na den setkává s jedním a týmě párem stimulů; nakonec si vypracuje zvyk vybírat si odměňovaný předmět. Avšak splnění TKPV nemůže být zajištěno zvykem. Zvyk je definován jako vzpomínka automatických spojů S-R. Místem vytváření zvyků je pravděpodobně striatum — komplex struktur v předním mozku. Ke striatu vedou nervová vlákna z mnoha oblastí kůry (počítaje v to korové sensorické systémy) a zase od striata vedou vlákna k mozkovým strukturám, které regulují pohyby. Řada badatelů dokázala, že poškození striata zhoršuje schopnost opic vypracovat zvyky podobné těm, které vyžaduje test na diskriminaci. Řešení otázky, jak jsou v součinnosti systémy paměti a zvyku v mozku dospělého zvířete nebo člověka, je teprve v počátcích.

Závěrem lze konstatovat, že předkládaná studie Anatomie paměti autorů M. Mishkina a T. Appenzellera přispívá k obohacení současné poznátkové základny této základní složky poznávací činnosti. Autorům a jejich spolupracovníkům se podařilo při zkoumání nervových struktur, zabezpečujících paměť a zvyk, zmapovat pole budoucích výzkumů.

*Zdenka Stránská*