

MOZAK I UM: OD ELEKTRIČNIH POTENCIJALA DO SVJESNOG BIĆA

This manuscript ([permalink](#)) was automatically generated from [fpehar/manupsy@6e84fb1](#) on December 19, 2019.

Authors

- **John Doe**

 [XXXX-XXXX-XXXX-XXXX](#) ·  [johndoe](#) ·  [johndoe](#)

Department of Something, University of Whatever · Funded by Grant XXXXXXXX

- **Jane Roe**

 [XXXX-XXXX-XXXX-XXXX](#) ·  [janeroe](#)

Department of Something, University of Whatever; Department of Whatever, University of Something

Predgovor

U trenutku pisanja ovog predgovora početak je 2019. godine i prošla su dva desetljeća od završetka *desetljeća mozga*, a istraživanja u neuroznanosti sve su zanimljivija. Primjerice, Nobelova nagrada iz fiziologije i medicine za 2014. godinu dodijeljena je za neuroznanstveno *otkriće stanica u mozgu koje sačinjavaju sustav pozicioniranja*. Nagradu su podijelili znanstvenici John O'Keefe, May-Britt Moser i Edvard I. Moser. Postoje i brojne druge spoznaje do kojih se došlo u dvijetisućitima. Primjerice, otkriće zrcalnih neurona s kraja prošlog stoljeća intenziviralo je daljnja istraživanja i razumijevanje njihove uloge u ovom stoljeću. Može se reći da su teme o mozgu doista neiscrpne. Istraživanja razlika muškog i ženskog mozga još su uvijek aktualna, s tim da novija istraživanja potvrđuju da su razlike među spolovima manje nego što se nekad mislilo. U fokusu su znanstvenih istraživanja i pitanja kako se motivacija manifestira na neuronskoj razini, tj. u snazi sinaptičkih veza među neuronima. Prisutnost alfa-valova tijekom meditiranja se, prema rezultatima recentnijih istraživanja, povezuje s mentalnom dobrobiti. Konkretnije, povećanje udjela alfa-valova povezano je s kreativnim mišljenjem i reduciranjem depresije. Fizička aktivnost također je povezana s funkcioniranjem mozga. Točnije, poboljšanja su vidljiva u samom zdravlju mozga, ali i u povećanoj kognitivnoj fleksibilnosti kod starijih osoba zbog bolje integracije bijele tvari, odnosno neuronskih vlakana. Većina navedenih spoznaja iznimno je važna u neuroznanosti i medicini, ali i u drugim područjima, primjerice u psihologiji, pedagogiji, filozofiji i kognitivnim znanostima općenito. Istraživanja mozga toliko su uznapredovala da danas nema ni jedne teme u suvremenoj psihologiji o kojoj se ne bi mogla pronaći barem djelomična neuronska osnova koja daje suvisla i detaljna objašnjenja za opisane psihološke fenomene. Stoga je danas više nego prije potrebno da suvremeni studiji psihologije integriraju spoznaje iz područja neuroznanosti u većinu kolegija. Isto bi se moglo preporučiti i drugim društvenim i humanističkim studijima poput filozofije, sociologije i pedagogije. U stjecanju znanja za studente psihologije više nije dovoljno da na samom početku studija dobiju uvid u osnovne spoznaje o građi i funkcijama živčanog sustava unutar kolegija koji se nekad zvao fiziološka psihologija (danas biološka psihologija) te da se nakon toga u ponekim kolegijima tijekom daljnjeg studiranja doziva takvo znanje. Spoznaje iz psihologije danas bi se ipak trebale proučavati višerazinski, kako na razini opažljivih fenomena u doživljavanju i ponašanju tako i na razni funkcioniranja živčanog sustava. Razvoj psihologije i neuroznanosti u budućnosti će se sve više preklapati, a navedeno se odnosi ne samo na bazičnu psihologijsku znanost unutar koje je takva integracija uspostavljena već i na primijenjenu psihologiju. Kako bi se nastavnici i studenti na studiju psihologije, ali i na drugim već spomenutim studijima, uhvatili u koštac s takvim izazovima, na raspolaganju su im brojni udžbenici iz osnova neuroznanosti od kojih su mnogi izvrsni. Svakom studentu psihologije preporučili bismo da što prije pročitava barem jedan od takvih udžbenika u cjelini. Međutim, suvremeni trendovi optimizacije nastavnog procesa ograničavaju maksimalnu količinu gradiva na svakom kolegiju, što u konačnici može dovesti do

problema s upotrebom jako detaljnih udžbenika. Mnogi od udžbenika iz neuroznanosti preglomazni su i predetaljni i kao takvi više su namijenjeni studentima medicine i neuroznanosti nego studentima psihologije. Naime, takvi udžbenici pokrivaju gotovo sve teme koje se tiču mozga, a za određeni kolegij u studiju psihologije bitno je tek nekoliko tema. Takva razina detaljnosti može biti za studenta demotivirajuća i stoga se javila ideja o izboru odabranih tema iz neuroznanosti koje su korisne i zanimljive studentima psihologije, a vjerojatno i drugim studentima iz područja društvenih znanosti i humanistike. Cilj nam je stoga bio prikazati odabir istaknutih tema koje se danas izučavaju u psihologiji i neuroznanosti s naglaskom na rezultate novijih istraživanja, od kojih jedan dio proizlazi i iz primjene suvremenih tehnika oslikavanja mozga. Knjigu čini deset poglavlja. Prvo poglavlje bavi se živčanim sustavom, funkcijama različitih područja središnjeg živčanog sustava i obogaćeno je prikazima poznatih studija slučajeva ljudi s različitim oštećenjima mozga. U drugom poglavlju prikazana je elektroencefalografija kao jedna od najčešće korištenih metoda u proučavanju mozgovnih procesa. Treće poglavlje bavi se evolucijom mozga. U tom poglavlju čitatelj će se susresti s odgovorima na pitanje smanjuje li se mozak modernog čovjeka i koji bi mogli biti razlozi tomu. Četvrto poglavlje bavi se jednim od najtvrdokornijih neuromitova, mitom o 10 % iskorištenog mozga. Čitatelj ima priliku doznati kako je nastao mit, zašto ljudi vjeruju u psihološke i neuromitove općenito kao i specifično u ovaj mit. U poglavlju su također detaljno izloženi argumenti koji ga pobijaju. Vid je najvažnije ljudsko osjetilo i oko 80 % naših svakodnevnih aktivnosti posredovano je upravo njime. Peto poglavlje donosi informacije kako funkcionira prostorni vid, koji su drugi zadatci vidnog sustava te u kojim se sve područjima mozga obrađuju vidne informacije. Šesto poglavlje uvodi čitatelja u područja mozga koja sudjeluju u deklarativnom pamćenju, prikazuje studija slučajeva te suvremena istraživanja pamćenja koja se temelje na tehnikama vizualizacije ljudskog mozga. Sedmo poglavlje bavi se jezikom, dijelovima mozga koji procesiraju jezičnu informaciju, afazijama, načinima ispitivanja lokalizacije jezičnih funkcija te kako učenje stranog jezika utječe na mozgovne strukture. Osmo poglavlje bavi se fenomenom svijesti. Čitatelju pruža uvid u načine istraživanja svijesti, njezina opća obilježja i neuronske korelate. Deveto poglavlje posvećeno je mozgovnim procesima, hormonima i neuroprijenosnicima koji su uključeni u različite aspekte ljudske seksualnosti. To poglavlje pruža uvid u suvremena istraživanja neurokemijskih procesa koji se događaju u različitim stadijima romantične ljubavi: stadij požude i privlačnosti, stadij zaljubljenosti, stadij privrženosti i stadij prekida ljubavnog odnosa. Deseto poglavlje daje pregled istraživanja iz područja političke neuroznanosti. Radi se o mladoj znanstvenoj disciplini koja posljednjih desetak godina učvršćuje svoju poziciju u znanosti.

Knjiga je zamišljena kao dodatni udžbenik za veći broj kolegija na studiju psihologije. Kao takva trebala bi proširiti znanja studenata u odnosu na bazične teme koje su pokrivene temeljnim udžbenicima koji su zadani kao obvezna literatura unutar nekog kolegija. Knjiga koja se ispred vas nalazi trebala bi omogućiti kvalitetniju integraciju znanja te potaknuti studenta na daljnje istraživanje teme u sklopu seminarskih obaveza ili vlastitom unutarnjom motivacijom za stjecanjem znanja. Među predloženim kolegijima na studiju psihologije ovu knjigu preporučujemo kao dodatnu literaturu za sljedeće kolegije: Biološka psihologija, Psihologijska metodologija, Osjeti i percepcija, Kognitivna psihologija, Psihologija pamćenja, Psihologija učenja, Psihologija mišljenja, Psihologija jezika, Ličnost, Psihologija seksualnosti, Socijalna psihologija, Mjerne tehnike u psihofiziologiji, Klinička psihologija, Razvojna psihologija. Izbor tema za ovu knjigu došao je direktno iz psihologijske predavačke struke. Praktički svi suradnici, odnosno autori pojedinih poglavlja, sveučilišni su profesori, nastavnici i predavači za razne psihologijske kolegije i svaki od njih se u svojim predavanjima stalno ili barem povremeno dotiče neuroznanstvenih tema. Dakako, izbor naših tema nije potpun, niti može biti, s obzirom na iznimno velik broj neuropsiholoških tema. Odabrane teme svakako su među istaknutijima ako se kao kriterijem poslužimo iskustvom i odabirom stručnjaka u specifičnim kolegijima.

Zahvaljujemo našim kolegama, autorima poglavlja na odabiru relevantnih tema i vrlo uspješnoj suradnji u svakoj fazi našeg zajedničkog rada. Također zahvaljujemo i našim kolegama recenzentima dr. sc. Draženu Domijanu, dr. sc. Ani Slišković i dr. sc. Ivani Hromatko na vrlo korisnim sugestijama i prijedlozima koji su utkani u sadržaj knjige. Toplo zahvaljujemo Tomislavu Grzunovu, diplomiranom

restauratoru – konzervatoru na ilustracijama živčanog sustava i izradi naslovne stranice. Značajnu zahvalu dugujemo i lektorici Editi Medić, prof.

- Studij psihologije (prema kolegijima):
 - Biološka psihologija: cijela knjiga
 - Osnove kognitivne neuroznanosti: cijela knjiga
 - Kognitivna psihologija: poglavlja 2, 4, 5, 6, 7, 8
 - Osjeti i percepcija: poglavlja 2 i 5
 - Socijalna psihologija: poglavlja 3, 7, 8, 9, 10
 - Edukacijska psihologija: poglavlja 4, 6, 7, 8
 - Psihološka metodologija: poglavlja 2, 4, 5, 7, 8
- Studij sociologije: poglavlja 1, 3, 7, 8, 9, 10
- Studij pedagogije: poglavlja 1, 2, 4, 6, 7, 8
- Studij lingvistike: poglavlja 1, 2, 3, 6, 7, 8, 10
- Studij informacijskih znanosti: poglavlja 1, 2, 3, 5, 6, 7
- Studij filozofije: poglavlja 1, 2, 3, 4, 7, 8, 9, 10.

Konačno, željeli bismo napomenuti da se uredništvo, iako je tražilo od autora da udovolje udžbeničkim zahtjevima, također zauzelo za relativno prohodan stil pisanja. Korištena literatura navedena je u popisu referenci u skladu s APA-inim standardima, dok u samom tekstu nije primijenjen ovaj način citiranja koji je inače uobičajen u znanstvenim člancima. Time je prosječnom čitatelju olakšan kontinuitet čitanja. Također je od autora zatraženo da svoja poglavlja obogate adekvatnim primjerima i anegdotama i time ih učine manje suhoparnim. U komunikaciji s autorima, kao i vlastitim intervencijama u tekst, uredništvo je nastojalo pronaći ravnotežu u poglavljima, i to u gustoći iznesenih spoznaja i detalja, kao i usklađivanju općeg tona knjige. Pritom se ipak pazilo da svako poglavlje zadrži i dio osobnosti i stila pisanja svojeg autora. Na taj način dobili smo ujednačeni niz uzbudljivih priča o mozgu u kojem svaka epizoda o mozgu ima svojeg specifičnog pripovjedača. Nadamo se da smo tekst uspjeli učiniti zanimljivijim i prohodnijim, ne samo studentima psihologije već i širem zainteresiranom čitateljstvu. Vjerujemo da će knjiga ovakvog formata biti interesantna kako studentima drugih društvenih i humanističkih studija tako i širem čitateljstvu koje osjeća uzbuđenje svaki put kad čuje dobru znanstvenu priču. Također se nadamo da smo fleksibilnošću i prohodnošću uspjeli složiti knjigu koja se može čitati i kao popularno-znanstveni tekst. Za nas urednike i autore ove publikacije veliki uspjeh i osobno zadovoljstvo bilo bi ako bi naša knjiga privukla pažnju srednjoškolaca te ih zainteresirala za znanstvenu psihologiju i neuroznanost općenito. Mozak je mnogima od nas, a i nama samima, još uvijek velika nepoznanica. Nevjerojatne i nove spoznaje o načinu njegova funkcioniranja gotovo se svakodnevno otkrivaju. Vrijeme je da uskočimo na neurovlak i da se bolje upoznamo s mozgom i pričama koje ovaj najkompleksniji organ priča o sebi.

Urednici

Nataša Šimić, Pavle Valerjev i Matilda Nikolić Ivanišević

Zadar, veljača 2019.

O urednicima i autorima

Dr. sc. Nataša Šimić zaposlena je kao redovna profesorica na Odjelu za psihologiju Sveučilišta u Zadru. Nositeljica je većeg broja kolegija iz biološke psihologije. Njezini su znanstveni interesi primarno u području biološke psihologije, dijelom i evolucijske psihologije, i uključuju: psihofiziologiju stresa, endokrinologiju ponašanja te vršnjačko i partnersko nasilje. Sudjelovanjem u obilježavanju Tjedna mozga Odjela za psihologiju Sveučilišta u Zadru radi na popularizaciji neuroznanosti.

Dr. sc. Pavle Valerjev bavi se eksperimentalnom i kognitivnom psihologijom i prvenstveno je zaokupljen istraživanjima mišljenja, rasuđivanja, donošenja odluka, rješavanja problema, metakognicije i perceptivnih iluzija. Zaposlen je na Odjelu za psihologiju Sveučilišta u Zadru gdje radi kao izvanredni profesor i drži više kolegija iz područja kognitivne psihologije i percepcije te je također voditelj Laboratorija za eksperimentalnu psihologiju. Često kao javni predavač popularizira psihologiju i kognitivnu znanost.

Dr. sc. Matilda Nikolić Ivanišević članica je Odjela za psihologiju Sveučilišta u Zadru na kojem je zaposlena u zvanju docenta. Njezini istraživački interesi prvenstveno se odnose na psihofiziologiju, točnije na kardiovaskularnu i kortikalnu aktivnost za vrijeme različitih mentalnih i motoričkih radnji. Nastava koju izvodi vezana je uz metodologiju, mjerne tehnike u psihofiziologiji te stres u radu. Aktivna je u obilježavanju Tjedna mozga, ali i ostalih aktivnosti kojima je cilj popularizacija znanosti i Odjela, odnosno Sveučilišta u Zadru (Tjedan psihologije, Otvoreni dan Sveučilišta).

Dr. sc. Igor Bajšanski izvanredni je profesor na Odsjeku za psihologiju Filozofskog fakulteta Sveučilišta u Rijeci. Nositelj je kolegija iz područja kognitivne psihologije i psihologije učenja, a predaje i izborni kolegij Psihologija svijesti. Njegovi su znanstveni interesi u području eksperimentalne kognitivne psihologije, posebno u području metakognicije, psihologije mišljenja i psihologije učenja. Održao je više popularnih predavanja o psihologiji mišljenja i o psihološkim miskoncepcijama.

Benjamin Banai trenutno je zaposlen na Odjelu za psihologiju Sveučilišta u Zadru te je doktorand na Filozofskom fakultetu Sveučilišta u Zagrebu. Njegov primarni istraživački interes primjena je evolucijske psihologije u razumijevanju političkog ponašanja i organizacije ljudskih grupa. Osim toga, bavio se istraživanjem individualnih razlika u ličnosti, seksualnosti i ljubomori. Sudjeluje u izvođenju nastave na kolegijima iz biološke psihologije te metodologije znanstvenog rada.

Dr. sc. Tanja Gulan istraživački se bavi kognitivnom psihologijom. Njezin je primarni istraživački interes psihologija jezika, prvenstveno istraživanja bilingvizma, a osim toga uključena je u istraživanja rasuđivanja i perceptivnih iluzija. Radila je na odsjecima za psihologiju riječkog i zadarskog sveučilišta, kao i na odjelu lingvistike. Trenutno radi kao školski psiholog te kao gostujući predavač u zvanju docenta drži nastavu iz kognitivne psihologije i inteligencije na Odsjeku za psihologiju Sveučilišta u Mostaru.

Mr. sc. Lozena Ivanov viši je predavač na Odjelu za psihologiju Sveučilišta u Zadru gdje drži različite kolegije iz opće, kognitivne i edukacijske psihologije. Njezini interesi usmjereni su na procese pamćenja i učenja, ali i na različite motivacijske faktore povezane s njima. U okviru samoregulacije učenja posebno je interesira uloga osobnih uvjerenja o vlastitim sposobnostima organiziranja i izvršavanja akcija potrebnih za ostvarenje željenih ishoda te primjena tih spoznaja u obrazovanju i svakodnevnom životu.

Dr. sc. Marina Nekić zaposlena je kao izvanredna profesorica na Odjelu za psihologiju Sveučilišta u Zadru. Nositeljica je većeg broja kolegija iz razvojne psihologije te kolegija iz područja psihologije seksualnosti, psihologije savjetovanja i osnova iz geštalt psihoterapije. Njezini znanstveni interesi vezani su za područje razvojne psihologije, seksualnosti i usredotočene svjesnosti. Često provodi radionice za studente u sklopu Studentskog savjetovališta i kao javna predavačica usmjerena je i na populariziranje psihologije.

Dr. sc. Irena Pavela Banai docentica je na Odjelu za psihologiju Sveučilišta u Zadru. Sudjeluje u izvođenju nastave iz područja biološke i eksperimentalne psihologije. Njezini istraživački interesi uključuju područja evolucijske psihologije i psihoneuroendokrinologije. Bavi se istraživanjima ljudskog glasa i njegovom ulogom u privlačenju partnera kod žena te izražavanju dominacije kod muškaraca. Svake godine sudjeluje u obilježavanju Tjedna mozga s ciljem promoviranja i popularizacije spoznaja iz područja neuroznanosti.

Abstract

1. POGLAVLJE

PUTOVANJE LJUDSKIM MOZGOM

Nataša Šimić

U ovom poglavlju naučit ćemo:

- o izgledu ljudskog mozga
- o energetske potrošnji najkompleksnijeg organa našeg tijela
- o neuronima i glija-stanicama koje grade mozak i živčani sustav
- o ravninama i presjecima koji se koriste u anatomiji
- o podjeli živčanog sustava
- o osnovnim dijelovima ljudskog mozga i njihovim funkcijama

Ljudi bi trebali znati da u mozgu, i samo u mozgu, nastaju naša radost, veselje, smijeh i šala, kao i naša tuga, bol, žalost i strah. On nam omogućuje da čujemo i razlikujemo ružno od prelijepog, dobro od lošeg, ugodno od neugodnog.

Hipokrat, 5. stoljeće prije Krista

Mozak

Posljednjih je dvadesetak godina neuroznanost napredovala zapanjujućom brzinom, otvarajući svoja vrata brojnim spoznajama o mozgu kao najkompleksnijem ljudskom organu. Mozak funkcionira kao kontrolno središte u tijelu koje upravlja svim motoričkim radnjama te filtrira brojne informacije koje svakodnevno bombardiraju naša osjetila. Upravlja vitalnim funkcijama disanja, rada srca, regulacije krvnog tlaka, gutanja, znojenja i brojnim drugim refleksnim reakcijama bez kojih život nije moguć. Pod njegovim nadzorom je i kontrola gladi, žeđi, spolnog nagona i spavanja. Mozak generira emocije, oblikuje misli, stvara „pretince“ dugoročnog pamćenja pohranjujući mnoštvo informacija. Mozak nam omogućava učenje, mišljenje, a pritom oblikuje i našu osobnost, moralnost, suosjećanje i brojne druge aspekte ponašanja koji nas čine onim što zapravo jesmo, tj. ljudskim bićima. Vjerojatno o njemu i njegovim funkcijama i ne razmišljamo baš previše. Međutim, tijekom stoljeća čovjek je pokušao objasniti funkcije tog zagonetnog organa uz pomoć modela zasnovanih na najnovijim tehničkim otkrićima tog doba. Tako se mozak opisivao kao sveobuhvatna knjiga, teatar u glavi, mašina, telefonska centrala, a najčešće usporedbe iz novijeg doba su s računalom i svemirom. Mozak je znatno složeniji od bilo koje od tih naprava, iako je njegov izgled daleko od impresivnog. Naborana, sluzava i gnjecava masa veličine cvjetače, po sastavu nalik dobro ohlađenoj hladetini. U njega možemo gurnuti prst, narezati ga na mikrotomu, umetnuti elektrode i/ili gledati kako krv pulsira kroz njega. Moždana kora čovjeka je naborana, a zahvaljujući naboranosti mozak zauzima mnogo manje prostora. Nemaju sve životinjske vrste naborane mozgove, a nekada se smatralo da broj i veličina moždanih vijuga određuju intelektualni kapacitet vrste. Danas se zna da su broj i veličina vijuga u vezi s veličinom tijela, a svaki veliki sisavac ima izuzetno naboran mozak, u čemu najviše prednjači dupin. Koliko teži najkompleksniji organ u našem tijelu? Prosječna težina odraslog ljudskog mozga iznosi oko

1,5 kg, a zdravi mozgovi teže između 1 i 2 kg. Kada je Albert Einstein davne 1955. godine umro u sedamdeset šestoj godini života, mnogi su željeli saznati nešto više o najpoznatijem mozgu dvadesetog stoljeća. Pod pretpostavkom da je nešto fizičke prirode moralo stvoriti takvoga genija, na njegovu je mozgu izvedena obdukcija i utvrđeno je da je težio 10 % manje od prosječnog mozga. Suvremeni čovjek, za kojeg se misli da je najinteligentnije živo biće, nema najteži mozak. Mozgovi slonova teže oko 5 kg, dok mozak kita ulješure, težine oko 8 kg, spada u najteže mozgove. Veće životinje uglavnom imaju i veće mozgove, vjerojatno zato što njihova veća tijela zahtijevaju više mozgovnog tkiva koje će tim tijelima upravljati. Zbog toga činjenica da viši muškarci imaju veće mozgove od nižih muškaraca, muškarci imaju veće mozgove od žena, a slonovi veće od ljudi, ništa ne govori o njihovoj inteligenciji. Težina mozga izražena kao postotak ukupne tjelesne mase ipak dopušta čovjeku da zauzme svoje opravdano mjesto ispred slona. O usporedbama veličine mozgova različitih vrsta čitatelj može više doznati u trećem poglavlju.

Čime se hrani najzagonetniji organ našeg tijela? Njegovo glavno stanično gorivo je glukoza. Iako na mozak otpada svega 2 % tjelesne težine, on troši oko 20 % ukupnih zaliha glukoze, a dnevno mu je potrebno oko 120 g glukoze, tj. oko 420 kcal, što iznosi oko devet Jaffa keksa. Mozak nema skladišta glukoze, a opskrba ovim gorivom vrši se putem krvi. Osim glukoze troši i kisik, i potrebno mu je oko 20 % kisika iz tijela, čak i u vrijeme spavanja. Što više radi, troši više kisika, glukoze i drugih hranjivih tvari. Na tome se zasnivaju mnoge tehnike snimanja kojima je cilj mjeriti neke aspekte rada mozga. Iako slovi kao „najgladniji“ organ u našem tijelu, od napornog razmišljanja ipak ne možemo smršavjeti. Njegova energetska potrošnja odgovara potrošnji jedne žarulje od 15 W. Michel A. Hofman s Instituta za istraživanje mozga u Amsterdamu izračunao je da ukupni troškovi energije mozga jedne osobe za cijeli njezin životni vijek od 80 godina ne iznose više od 1200 eura. Zvuči pomalo razočaravajuće za taj čudesan i najsloženiji organ našeg tijela!

Neuroni i glija-stanice

Kako bismo mogli nastaviti s našom pričom o mozgu, trebamo bolje upoznati glavne likove, živčane stanice (neurone) koje grade mozak i cijeli živčani sustav. Mozak sadrži oko 100 milijardi neurona, što je oko 15 puta više nego što ima ljudi na svijetu. Svaki neuron povezuje se sa stotinama i tisućama drugih neurona tvoreći komunikacijsku mrežu koja je daleko složenija i razvijenija od bilo kojeg računala. Neuroni se sastoje od staničnog tijela i izdanaka. Kraći su izdanci neurona dendriti koji primaju signale, a duži je izdanak akson (neurit) koji prenosi signale na druge neurone. Nobelovac Ramón y Cajal (1852. – 1934.) opisuje neuron kao „Aristokrata među strukturama tijela, s orijaškim rukama ispruženim poput krakova hobotnice prema granicama vanjskog svijeta, u očekivanju stalnih zasjeda fizikalnih i kemijskih sila“. Na trenutak zastanite i zamislite 100 milijardi neurona koji jedan na drugog ispaljuju električne signale odgovorne za svaku našu misao i svako naše djelo. Zvuči nevjerojatno! Mozak odraslog čovjeka sadrži više od 100 tisuća kilometara vlakana, a neka vlakna mogu postići brzinu provodljivosti električnih signala od čak 100 metara u sekundi. Spoj na kojem se jedan neuron susreće s drugim je sinapsa, a za prijenos signala na sinapsama koriste se različiti neuroprijenosnici (neurotransmiteri). Postoji više od 100 različitih neuroprijenosnika koji se različito dijele, pa tako razlikujemo klasične neurotransmitore i neuropeptide. Njihovi učinci u živčanom sustavu mogu biti ekscitacijski i/ili inhibicijski, što omogućava raznolikost naših reakcija i širok repertoar ponašanja. Američki biolog i nobelovac Gerald M. Edelman (1929. – 2014.) rekao je da se broj mogućih neuronskih krugova u mozgu bilježi brojkom 10 nakon koje slijedi milijun nula. Imajte na umu da se broj čestica u poznatom svemiru procjenjuje brojkom 10 nakon koje slijedi sedamdeset devet nula. Impresivno, zar ne? Još jednom zastanite i zamislite 100 milijardi neurona, kilometre i kilometre vlakana i sve to upakirano u paket volumena 1,5 litre, zvanog mozak. Razmislite na trenutak i o neuronskim krugovima svojeg vlastitog mozga. Zamislite u svojim glavama milijarde neurona u složenom nizu, otprilike 100 bilijuna veza među njima, te gotovo beskonačan broj putova kojima se ispaljuju električni signali. Među tim mnoštvom, koje vjerojatno nalikuje velikoj prašumi, ipak vlada savršeni red. Neki neuroni reguliraju vaše disanje, dok drugi kontroliraju glad ili žeđ, a neki su odgovorni za vaše emocije ili trenutne misli. U ovoj priči nemojmo zaboraviti i glija-stanice koje su u

mozgu brojnije od neurona i nalaze se u omjeru 3 : 1. One su učinkovita potpora koja pomaže neuronima u opskrbi hranjivim tvarima, izgradnji ovojnice na njihovim vlaknima, a posjeduju i druge funkcije. U nekim se regijama mozga glija-stanice ponašaju poput matičnih stanica potičući ponovni rast oštećenih neurona. Istraživanja potvrđuju i njihovu ulogu u procesima pamćenja i učenja, a Einsteinov mozak, u usporedbi s drugim mozgovima, skrivao je mnogo više glija-stanica, posebice u područjima velikog mozga zaduženim za vizualnospacijalne i matematičke sposobnosti.

Ravnine i presjeci u anatomiji živčanog sustava

Kako bismo se snašli u svijetu neurona, potrebno je poznavati neke latinske izraze kojima se opisuje smještaj i međusobni odnosi pojedinih dijelova živčanog sustava. U anatomiji se koriste tri zamišljene ravnine koje prolaze kroz tijelo u anatomsom položaju koji je kod životinja četveronožan, a kod ljudi uspravan posturalan stav. Te tri ravnine su sagitalna, frontalna i transverzalna (Slika 1.1.). Sagitalna ili središnja ravnina prolazi kroz tijelo tako da ga dijeli na dvije jednake polovice, desnu i lijevu. U toj ravnini medijalno označava bliže središnjoj osi, a lateralno je pozicionirano udaljenije od središnje osi, prema stranama tijela. Sagitalni presjek kroz sredinu mozga, između polutki, naziva se medijalni presjek. Frontalna ili koronalna ravnina okomita je na sagitalnu ravninu, paralelna s čelom, i dijeli tijelo na ventralni i dorsalni dio. Ventralno označava prema površini trbuha ili donjem dijelu glave. Dorsalno je pozicionirano prema površini leđa ili prema vrhu glave. Transverzalne ili horizontalne ravnine postavljene su vodoravno i dijele tijelo na prednji dio, koji se još zove *anterior* i stražnji dio, za koji se upotrebljava latinski izraz *posterior*. Pojmovi istog značenja su i rostralno, od lat. riječi *rostrum* što znači 'kljun' i kaudalno, od lat. *cauda* što znači 'rep'. Kada je riječ o čovjeku, iz navedenog slijedi da se za vrh glave i stražnji dio tijela upotrebljava termin dorsalno, dok se za donji dio glave i prednji dio tijela koristi termin ventralno. Kako bi se zaobišla ta komplikacija, za vrh glave kod primata obično se upotrebljava termin *superior*, a za donji dio glave *inferior*. Ukratko, prilikom opisa živčanog sustava kralježnjaka koristimo se trima zamišljenim osovima koje su opisane u odnosu na položaj njihova središnjeg živčanog sustava: medijalno-lateralno, ventralno-dorsalno i anteriorno-posteriorno. Medijalno označava 'prema središnjoj liniji tijela', dok lateralno označava 'od središnje linije prema stranama tijela'. Ventralno znači 'prema površini trbuha i prsa' ili, kao što je već kazano, 'donjem dijelu glave', dok dorsalno označava 'prema površini leđa ili vrhu glave'. Anteriorno ili kaudalno je 'prema naprijed, prema nosu', a posteriorno ili rostralno 'prema otraga, prema repu' (Slika 1.1.).

SLIKA 1.1.

Objasnit ćemo još neke termine s kojima se možete susresti na putovanju živčanim sustavom. Termini proksimalno i distalno odnose se na pozicije bliže polaznoj točki (proksimalno) i udaljenije od polazne točke (distalno). Pojam ipsilateralno znači 'na istoj strani tijela', dok se kontralateralno odnosi na suprotnu stranu tijela. Definirajmo još sivu i bijelu tvar u živčanom sustavu. Radi se o histološkim pojmovima koji se upotrebljavaju za opise regija u mozgu i kralježničkoj moždini bogatim tijelima neurona (siva tvar ili *substantia grisea*) nasuprot regijama bogatim aksonima (bijela tvar ili *substantia alba*). Bijela je tvar nazvana prema svojoj svijetloj boji koja je posljedica lipidnog sustava mijelina. Sada, kada smo razriješili te osnovne termine, krenimo na put kroz živčani sustav.

Podjela živčanog sustava

Krajnje je odredište našeg putovanja veliki mozak. Dosad smo govorili o mozgu kao o jednoj jedinstvenoj nakupini tkiva, međutim taj se organ sastoji od različitih dijelova. Nadam se da će vam putovanje mozgom, koje slijedi, biti zanimljivo. U ovoj priči krenimo od početka. Početak je živčani sustav kojeg čine dva osnovna dijela koja se, s obzirom na svoj smještaj, dijele na **središnji** (centralni) i **periferni živčani sustav**. Središnji živčani sustav smjestio se unutar šupljina lubanje i kralježnice i čine ga mozak (*encephalon*) i kralježnička moždina (*medulla spinalis*) (Slika 1.2.). Zadatak je perifernog

živčanog sustava povezati periferiju tijela sa središnjim živčanim sustavom, a to čine brojni živci. Ukupno 12 pari lubanjskih (*kranijalnih*) živaca povezuje periferiju glave i mozak, dok 31 par spinalnih živaca povezuje periferiju trupa i udova s kralježničkom moždinom. Osjetilni (senzorički) živci nose informacije iz receptora (osjetilnih organa), dok motoričkim živcima putuju signali do efektor, tj. mišića i žlijezda. Mješoviti živci sadrže osjetilna i motorička vlakna, a takvi su neki lubanjski živci, kao i svi spinalni živci. U perifernom sustavu smjestile su se i nakupine tijela neurona koje se nalaze u brojnim ganglijima. Mozak možemo podijeliti na tri velika dijela (Slika 1.2.), a to su **moždano deblo** (*truncus cerebri*), **mali mozak** (*cerebellum*) i **veliki mozak** (*cerebrum*). Krajnjem cilju našeg putovanja (veliki mozak) vratit ćemo se kasnije, a sada ćemo zaviriti u druge dijelove središnjeg živčanog sustava.

SLIKA 1.2.

Kralježnička moždina i moždano deblo

Poznati kognitivni neuroznanstvenici Tom Stafford i Matt Webb usporedili su središnji živčani sustav s gljivom kojoj je kralježnička moždina stapka, a mozak klobuk. Dakle, naša stapka djeluje kao vod za električne signale koji putuju uz i niz tijelo. Usporedit ćemo kralježničku moždinu s autocestom kojom osjetni signali putuju uzlazno do mozga, a motorički signali silazno iz motoričkih područja mozga u kralježničku moždinu, noseći informacije mišićima koji trebaju reagirati. Nećete vjerovati, ali na ovoj neurocesti vlada savršeni red, odmorišta su poznata i jasna, a mi idemo dalje uzlazno do sljedeće velike postaje, koja se zove moždano deblo. Tu postaju čine produljena moždina (*medulla oblongata*), most (*pons*) i **srednji mozak** (*mesencephalon*) (Slika 1.2.). Tu ćemo susresti brojne neurone čija su se stanična tijela grupirala u različitim jezgrama. Tu je i mnoštvo vlakana koja čine uzlazne i silazne putove. Važan je dio moždanog debla **retikularna formacija** koja izgledom podsjeća na mrežu vlakana, a na toj kratkoj dionici smjestilo se stotinjak jezgara. Ako želimo iz produljene moždine doći do srednjeg mozga, svakako moramo proći dijelom moždanog debla koji se zove pons. Tri glavne postaje srednjeg mozga su: tektum (*tectum*), tegmentum i moždani krakovi (*crura ili pedunculi cerebri*). Tektum ćemo prepoznati prema izgledu koji podsjeća na brežuljke. Tu su se zapravo smjestila dva para izbočenja (kvržica), čiji su nazivi kolikule inferior (*colliculi inferiores*; donje kolikule) i kolikule superior (*colliculi superiores*; gornje kolikule). O ulozi kolikula superior u refleksnim reakcijama na pokretne podražaje u vidnom polju pročitajte u petom poglavlju. Tegmentum je druga postaja srednjeg mozga. U tom su se području smjestile različite jezgre. Tu ćemo susresti periakveduktalnu sivu tvar koja je važna u posredovanju analgetskih učinaka opijata. Ventralno tegmentalno područje proizvodi neuroprijenosnik dopamin koji je važan u kontroli pokreta, motivaciji i nagrađivanju. Novije studije oslikavanja mozga pokazuju pojačanu neuronsku aktivnost tog područja kod zaljubljenih, a o navedenom možete više pročitati u devetom poglavlju. Na proputovanju srednjim mozgom susret ćemo i dva velika debela kraka koji izlaze iz ponsa povezujući veliki mozak s kralježničkom moždinom, moždanim deblom i malim mozgom.

Moždano deblo funkcionira kao autopilot, kontrolirajući važne vitalne funkcije poput disanja, rada srca, regulacije krvnog tlaka i brojnih drugih refleksnih radnji. U suradnji s drugim dijelovima živčanog sustava sudjeluje i u regulaciji spavanja, održavanju pažnje i tonusa mišića. Budimo pažljivi na putu kroz moždano deblo, jer krvarenje čak iz najmanje arterije koja opskrbljuje to područje može značiti trenutačnu smrt.

Mali mozak

Jasno označeni putovi dovest će nas do sljedeće velike postaje koja se zove mali mozak (Slika 1.2.). Ta postaja, iako čini samo 10 % mase mozga, sadrži jako mnogo neurona, više od polovine moždanih živčanih stanica. Tu susrećemo velike, bogato razgranate neurone koji komuniciraju s drugim dijelovima živčanog sustava, osobito s velikim mozgom. Mali mozak omogućuje nam da se krećemo

na ujednačen i koordiniran način, pomaže nam u održavanju ravnoteže. Taj dio živčanog sustava važan je pomagač velikom mozgu, on može ispraviti pokrete ako odstupaju od predviđenih. Kada motorička područja velikog mozga, preko kralježničke moždine, pošalju signale mišićima, kopiju tog signala dobiva mali mozak. Taj dio središnjeg živčanog sustava prima i mnoštvo informacija, preko kralježničke moždine, iz osjetilnih organa u mišićima i zglobovima cijelog tijela. Zahvaljujući tim informacijama mali mozak detektira neslaganje između namjera velikog mozga i trenutnog stanja na periferiji tijela te uključuje potrebne korekcije. Njegova je uloga u učenju motoričkih vještina velika, posebice za vrijeme izvođenja novih pokreta. Zbog oštećenja malog mozga mogu se javiti različiti motorički poremećaji koji uključuju nemogućnost precizne kontrole pokreta i prilagođavanja pokreta promjenjivim uvjetima, poremećaje u koordinaciji trupa i udova (zbog kojih možemo teturati poput pijanca). Ostavimo mali mozak da obavlja svoj posao i uputimo se dalje prema velikom mozgu.

Veliki mozak

Talamus i hipotalamus

Veliki je mozak prema medijalnom presjeku podijeljen u dvije polutke (hemisfere). Nadalje, možemo ga podijeliti i na **međumozak** (*diencephalon*) te **prednji** ili krajnji mozak (*telencephalon*). Talamus (*thalamus*) i hipotalamus (*hypothalamus*) dijelovi su međumozga, a bazalni gangliji, limbički sustav i kora velikog mozga (*cortex cerebri*) čine prednji mozak. Najviše neurona, otprilike njih 40 milijardi, smjestilo se u velikom mozgu. Kratko ćemo posjetiti glavne postaje velikog mozga. Prva od naših postaja, smještena na samom vrhu moždanog debla, jest talamus, koji se sastoji od brojnih jezgara koje čine lijevi i desni talamus. Taj dio središnjeg živčanog sustava prima veliku količinu informacija iz osjetilnih organa i provodi ih u koru velikog mozga na složeniju obradu. Talamus funkcionira kao jako dobra i efikasna tajnica koja propušta ili koči različite signale na njihovu putu ka kori velikog mozga. Sadrži brojne jezgre od kojih je većina u vezi s korom velikog mozga. Neke od njih primaju signale iz osjetilnih organa, obrađuju ih i prenose u osjetilna područja kore velikog mozga. Lateralno koljenasto tijelo (*corpus geniculatum laterale*) jedna je od takvih jezgara, a važna je postaja vidnog sustava. O njezinoj ulozi u vidnom procesiranju možete pročitati u petom poglavlju. U blizini talamusa smjestio se i hipotalamus koji se također sastoji od brojnih jezgara. Točnije, ta se postaja nalazi ispod talamusa (*hypo* znači 'ispod'). Iako je mali (zauzima 1 % ukupnog volumena mozga), hipotalamus ima središnji nadzor nad svim vegetativnim funkcijama, utječe na rad endokrinog sustava, regulira tjelesnu temperaturu, cirkadijurni ritam (biološki dnevni ritam), hranjenje, pijenje, seksualnu aktivnost i druge važne funkcije. U komunikaciji s drugim regijama središnjeg živčanog sustava sudjeluje i u izražavanju emocija. U usporedbi s drugim dijelovima mozga, hipotalamus je privilegiran direktnom komunikacijom s hipofizom preko hipofiznog drška koji se još naziva infundibulum (vidjeti u 9. poglavlju Sliku 9.1). Neke njegove jezgre, točnije paraventrikularna jezgra i supraoptička jezgra, sintetiziraju hormone oksitocin i vazopresin koje otpušta neurohipofiza. Kratko ćemo se zadržati u medijalnom preoptičkom području prednjeg hipotalamusa. Fiziološka istraživanja na štakorima i majmunima potvrđuju da neuroni te regije upravljaju seksualnim i reproduktivnim ponašanjem koje uključuje izbor partnera, pripremu za spolni odnos i samu spolnu aktivnost. O ulozi hipotalamusa i složenosti neurokemijskih procesa koji su u podlozi različitih aspekata ljudske seksualnosti, uključujući zaljubljenost, privrženost, seksualni odnos i „ljubavnu bol“, imate prilike doznati u devetom poglavlju. Ukratko, funkcije hipotalamusa najbolje odražava neuroznanstveni vic koji kaže da taj dio mozga regulira sva četiri bitna sastojka života: tučnjavu, bježanje, hranjenje i parenje.

Bazalni gangliji

Ostavimo hipotalamus da nadzire „glavne sastojke naših života“ i zavirimo malo u prednji mozak koji je najveći dio ljudskog mozga i upravlja njegovim najsloženijim funkcijama. Taj dio velikog mozga započinje voljne pokrete, tumači osjetilne podatke te posreduje u složenim kognitivnim funkcijama poput pamćenja, učenja, govora i rješavanja problema. U dubinama telencefalona čeka nas neobično

oblikovana nakupina jezgara koja se naziva **bazalnim ganglijima**. Glavni njihov dio čini strijarni sustav (*corpus striatum*) koji se sastoji od ukupno tri jezgre: kaudalna jezgra (*nucleus caudatus*), *putamen* i *globus pallidus*. Kaudalna jezgra dobila je naziv zbog svog karakterističnog izgleda (*caudatus* znači 'repat') (Slika 1.3.). Važan dio bazalnih ganglija čine još dvije jezgre: crna jezgra (*substantia nigra*) i subtalamička jezgra koja se smjestila ispod talamusa. Svakodnevno, u regulaciji motoričke kontrole i donošenju odluka, bazalni gangliji komuniciraju s korom velikog mozga i moždanim deblom, kao i sa svojim susjedom talamusom. Zahvaljujući tom dijelu velikog mozga održava se tonus mišićne mase pri izvođenju automatskih, a donekle i voljnih pokreta. To nije sve, tj. njegova uloga u kognitivnim funkcijama poput pamćenja i učenja danas se intenzivno proučava. Oboljenja bazalnih ganglija očituju se u tremoru, nekoordiniranim pokretima i neželjenim suvišnim pokretima. Manjak dopamina u nekim njihovim dijelovima (točnije u neuronima crne jezgre čija se vlakna projiciraju u kaudalnu jezgru i putamen) dovodi do Parkinsonove bolesti sa simptomima koji uključuju izražen tremor u mirovanju, ukočenost mišića, teškoće u započinjanju pokreta, lice poput maske. Parkinsonova bolest druga je najčešća degenerativna bolest središnjeg živčanog sustava (na prvom je mjestu Alzheimerova bolest), a danas se intenzivno proučavaju novi terapijski pristupi za nju. Do 90-ih godina prošlog stoljeća liječenje je bilo primarno ograničeno na farmakoterapiju kojom se podizala razina dopamina u bazalnim ganglijima. Dubokom stimulacijom mozga, u kombinaciji s farmakoterapijom, postiže se značajno poboljšanje zdravstvenog stanja oboljelih od Parkinsonove bolesti i drugih motoričkih poremećaja. Dva najčešća mjesta za implantaciju elektroda kod duboke stimulacije mozga jesu jezgre *globus pallidus* i subtalamička jezgra. Budući da su područja bazalnih ganglija bogata dopaminergičnim sinapsama, funkcije tih regija (prvenstveno putamena i ventralnog *palliduma*) povezuju se s nagrađivanjem, potkrepljivanjem i ovisničkim ponašanjem. Istraživanja oslikavanja mozga funkcijskom magnetskom rezonancijom pokazuju da bismo ljubav mogli „smjestiti” u stražnji putamen i ranije spomenuto ventralno tegmentalno područje, tj. u regije mozga koje ne upravljaju emocijama (više o tome u devetom poglavlju).

SLIKA 1.3.

Limbički sustav

Krenimo dalje prema još jednom dijelu prednjeg mozga koji se naziva **limbičkim sustavom**, a točnu lokaciju te postaje pogledajte na slikovnom prikazu 1.4. Radi se o većoj postaji čiji su osnovni dijelovi mamilarna tjelešca, septalna jezgra (*septum*), amigdala, cingularna vijuga (*gyrus cinguli*), hipokampus i forniks (snop vlakana koji povezuje neke dijelove tog sustava). Taj sustav surađuje s hipotalamusom u regulaciji ponašanja važnih za opstanak, kao što su bijeg, borba, hranjenje i seksualno ponašanje. Sjećanja pobuđena mirisima, strah koji ljudi osjećaju kad vide pauka ili zmiju samo su neke od manifestacija rada limbičkog sustava. Limbički sustav dom je naših emocija, posebice straha. Pogledajmo što rade neki od osnovnih dijelova tog sustava. Septalna jezgra dio je sustava nagrađivanja, a priča o njoj i njezinoj ulozi u doživljaju ugone seže u 50-e godine prošlog stoljeća. Tada su istraživači James Olds (1922. – 1976.) i Peter Milner slučajno otkrili da stimulacija tog područja kod štakora dovodi do neprestanog samopodraživanja. Laboratorijske životinje su se, zbog osjećaja užitka, samopodraživale do smrti, odbijajući hranjenje i pijenje. Različita sredstva ovisnosti, poput kokaina, kod ljudi i štakora također aktiviraju to područje, a osjećaji ugone koji nastaju dovode se u vezu s prevelikim razinama dopamina. Cingularna vijuga još je jedan dio limbičkog sustava, vidljiv na medijalnom presjeku kore velikog mozga (Slika 1.4.). To je područje veće kod žena nego kod muškaraca i obično je manje kod shizofreničara. Sudjeluje u regulaciji emocija i usmjeravanju pažnje, a također je prebivalište suosjećanja, tj. obiluje zrcalnim neuronima, o kojima će biti riječi nešto kasnije. O specifičnoj ulozi cingularnog korteksa u percepciji negativnih osobina političara kao i u kognitivnom nadzoru konflikta među informacijama možete pročitati u desetom poglavlju. Limbički sustav povezan je s dijelovima kore velikog mozga koji obrađuju mirise i iz tog razloga određeni mirisi mogu potaknuti snažna sjećanja. To je stoga što su neki njegovi dijelovi, poput mamilarnih tjelešaca i hipokampusa, osobito važni u stvaranju dugoročnog pamćenja. Hipokampus svojim izgledom

podsjeća na morskog konjića (vidjeti Sliku 1.4.), a to područje posebno je ranjivo kod Alzheimerove demencije. Poznati neurobiolog Robert Sapolsky pronašao je da stres ili izrazito izlaganje glukokortikoidima (hormonima stresa) izaziva oštećenja hipokampusa. O njegovoj ulozi u oblikovanju pamćenja detaljnije možete pročitati u šestom poglavlju. Neuroznanstvenici su mnogo naučili o mozgu proučavanjem pacijenata koji su pretrpjeli mozgovna oštećenja. Najpoznatiji bolesnik koji nas je poučio o ulozi hipokampusa u pamćenju u znanstvenoj literaturi poznat je pod inicijalima H. M. (1926. – 2008.). Nakon njegove smrti objavljen je njegov identitet i danas se zna da se zvao Henry Gustav Molaison. Zbog ozljede zadobivene u djetinjstvu H. M. je patio od epileptičkih napada. Radi uklanjanja mjesta ozljede koje je bilo žarište iz kojeg su izbijali epileptički napadi, kirurški mu je obostrano bio uklonjen hipokampus. Preciznije govoreći, bile su uklonjene prednje dvije trećine hipokampusa, uključujući hipokampalnu vijugu (*gyrus hippocampi*) koja se u literaturi naziva i parahipokampalna vijuga, te drugi dijelovi smješteni u medijalnom temporalnom režnju kore velikog mozga (amigdala i unkus). Operativni zahvat kojem je H. M. bio podvrgnut naziva se bilateralna medijalna lobektomija. Bilo je to davne 1953. godine i H. M. je tada imao 27 godina. U godinama koje su slijedile ispitala ga je kanadska psihologinja Brenda Milner pri čemu je opetovano bio podvrgavan testovima pamćenja. Usudili bismo se reći da je H. M. proveo najviše sati kao ispitanik u neuropsihologijskim istraživanjima različitih aspekata pamćenja. Iako su sjećanja na davne događaje iz njegova života bila očuvana, H. M. nije mogao zapamtiti ništa što se dogodilo nakon kirurškog zahvata kojem je bio podvrgnut. H. M. je dobio novu dijagnozu koja je glasila: anterogradna amnezija. Ako bismo ukratko saželi njegovu dijagnozu, rekli bismo da njegov mozak nije mogao „prebaciti” informacije iz kratkoročnog u dugoročno pamćenje, tj. nije mogao oblikovati nova sjećanja. Iako je Milnerovu sretao godinama radi redovitih testiranja, H. M. se s njom svaki put iznova upoznavao. O Henryju Gustavu Molaisonu koji je umro 2008. godine, pročitajte više u šestom poglavlju koje je posvećeno deklarativnom pamćenju. To poglavlje donosi također dodatne informacije o ulozi različitih regija mozga u oblikovanju pamćenja.

Danas se uloga hipokampusa, posebice njegova stražnjeg dijela, istražuje i u prostornom pamćenju. U tu svrhu, u laboratorijskim istraživanjima zdravi štakori i štakori bez hipokampusa prolaze labirintima i/ili plivaju do ciljnih pozicija. Ako želite dodatno aktivirati svoj hipokampus, zamislite put od jednog do drugog odredišta (na primjer, put od svoje do prijateljeve kuće). Slična su istraživanja provedena na londonskim taksistima koji moraju dobro poznavati grad prije nego što dobiju dozvolu za svoj rad. Kada su istraživači staviliiskusne taksiste u uređaj za oslikavanje mozga i zamolili ih da zamišljaju put od jednog do drugog odredišta, pronašli su pojačanu aktivnost u hipokampusu i oko njega. Potvrđeno je također da je njihov stražnji hipokampus bio veći od hipokampusa kontrolne skupine ispitanika iste dobi. Kao što se moglo i pretpostaviti, veličina njihova hipokampusa bila je u pozitivnoj korelaciji s mjesecima iskustva u taksiranju.

Proučimo malo i amigdalu, koja je vjerojatno najistraživaniji dio limbičkog sustava. Na Slici 1.4. možete vidjeti točnu lokaciju te jezgre koja se naziva i emocionalnim mozgom. Izgledom podsjeća na badem (*amygdala* na grčkom znači 'badem'), a sastoji se od veće skupine jezgara koje se nazivaju još *corpus amygdaloideum*. Iako je njihova uloga u generiranju drugih emocija manje poznata, sa sigurnošću možemo reći da su amigdaloidne jezgre sjedište jedne emocije, a to je strah. Istraživanja razotkrivaju da je amigdala prijeko potrebna za prepoznavanje straha u izrazima lica, za kondicioniranje straha, pa čak i za izražavanje straha. U neuroznanstvenoj literaturi opisan je slučaj mlade žene S. M. koja je imala kalcificirane amigdale uzrokovane rijetkim autosomno-recesivnim stanjem koje se naziva Urbach-Wietheova bolest. Iako je pacijentica bila nadarena za slikanje, lice s izrazom straha nije mogla nacrtati, dok je crtala lica koja izražavaju druge emocije. Također nije mogla oponašati emocionalne ekspresije straha. Jedan od eksperimenata u kojem je sudjelovala uključivao je posjet trgovini s egzotičnim kućnim ljubimcima, poput zmija i paukova, koji izazivaju strah kod većine ljudi. U provedenom eksperimentu S. M. nije pokazivala reakcije izbjegavanja. Naprotiv, opasnim se životinjama približavala, pokazujući „prisniji” kontakt s njima, iako je ranije izjavljivala da mrzi zmije i paukove. U jednoj od provedenih studija S. M. je procjenjivala svoja emocionalna stanja u tromjesečnom periodu. U tu svrhu korišten je mobilni uređaj koji ju je obavještavao da ocijeni svoje

trenutno emocionalno stanje. Rezultati su pokazali da S. M. ima bogat emocionalni život koji odražava emocionalna stanja koja većina ljudi doživljava, uz jedan izuzetak, tj. nikad nije izvijestila da osjeća strah. U njezinu realnom životu bez emocije straha nekoliko je puta i sama bila žrtva zločina. Istraživanja Ralpa Adolpha i suradnika pokazuju da se ljudi s oštećenim i/ili nefunkcionalnom amigdalama usmjeravaju na nos i usta (a ne na oči) prilikom prepoznavanja emocionalne ekspresije straha izražene na licima drugih ljudi. Dakle, bez amigdala zasigurno bismo bili lišeni straha, a moguća je i pojačana seksualna aktivnost usmjerena na neprikladne objekte, oralno istraživanje poznatih predmeta, i drugi simptomi. Davne 1939. godine Heinrich Klüver (1897. – 1979.) i Paul Bucy (1904. – 1992.) kod majmuna su opazili slične simptome nakon operativnog uklanjanja obaju medijalnih temporalnih režnjeva, čime su oštećene amigdale. Osim navedenih simptoma, majmuni su pretvoreni u izrazito mirna bića koja nisu pokazivala ni strah prema zmijama kojih se inače užasavaju. Opisani simptomi koji čine Klüver-Bucyjeve sindrom pojavljuju se i kod ljudi, obično nakon neurokirurške temporalne lobektomije (zbog tumora, epilepsije i sl.), u herpes simpleks encefalitisu, moždanom udaru i sličnim bolestima. U 100 % slučajeva javlja se gubitak straha, u 98 % slučajeva prisutno je oralno ispitivanje različitih objekata, hiperseksualnost je prisutna u 79 % slučajeva, a mogući su i drugi simptomi s manjom učestalošću pojavljivanja. Jedno od ključnih pitanja u ovoj priči jest kako amigdale reguliraju emocionalne reakcije, a odgovore daju istraživanja njujorških neuroznanstvenika na čelu s Josephom LeDouxom koja su pokazala egzistiranje dvaju neuronskih putova. Prvi, tzv. „brzi i prljavi“ put temelji se na izravnoj komunikaciji talamusa i amigdala te omogućava brzu reakciju organizma u opasnim situacijama. Postoji i drugi put koji je sporiji i precizniji te omogućava finiju analizu situacije, a uključuje povezanost amigdala s korom velikog mozga. Popularni njujorški *rock-band The Amygdaloids*, na čelu s vokalom i gitaristom LeDouxom, popularizira neuroznanstvena istraživanja pjesmama o umu, mozgu, amigdali, emocijama i drugim neuroznanstvenim temama. Nešto više o specifičnijoj funkciji amigdala u procesiranju politički relevantnih informacija pročitajte u desetom poglavlju.

SLIKA 1.4.

Kora velikog mozga

U našoj priči došli smo i do kore velikog mozga (Slika 1.5.), posljednje postaje i krajnjeg odredišta našeg putovanja velikim mozgom. Ako se za bilo koji dio mozga može reći da je odgovoran za ljudsku posebnost i jedinstvenost, onda je to zasigurno kora velikog mozga, koja je sjedište viših misaonih procesa, mjesto gdje se odvijaju najviše mentalne funkcije. Površina moždane kore čovjeka iznosi oko 2200 cm², a debljina varira od 2 do 4,5 mm. Kad bismo razvukli moždanu koru čimpanze, uspjeli bismo njome prekriti jedan papir A4 formata, dok bi moždana kora čovjeka mogla prekriti četiri puta veću površinu. Putujući korom velikog mozga susrest ćemo brojne brazde (*sulci*) i pukotine (*fissurae*). Vijuge (*gyri*) su dijelovi kore koji su omeđeni pukotinama i brazdama. Na površini svake polutke najuočljivije su centralna brazda (*sulcus centralis*) i lateralna pukotina (*fissura lateralis*) (Slika 1.5.). Kora velikog mozga zaista je posebna sa svojim mnoštvom neurona organiziranim u različitim slojevima, zvanim još i lamine, i stupcima, tj. kolumnama. Nedostatak jasnih anatomske-funkcionalnih granica pojedinih dijelova rezultirao je različitim njezinim podjelama. Najveći dio moždane kore čovjeka (oko 90 %) sastoji se od šest slojeva neurona. Ta su područja filogenetski mlađa i nazivaju se neokorteksom. Preostali je dio kore (oko 10 %) filogenetski stariji, pripada alokorteksu i jednostavnije je građe, koja uključuje dva, tri ili pet slojeva neurona. Najčešće se upotrebljava podjela njemačkog neurologa Korbiniana Brodmanna (1868. – 1918.), koja uključuje 52 citoarhitektonska polja utemeljena na razlikama u mikroskopskom izgledu slojeva u pojedinim dijelovima neokorteksa i alokorteksa. Ukratko ćemo se upoznati i s funkcionalnom organizacijom kore velikog mozga, pritom ne ulazeći detaljno u različite njezine podjele te prednosti i/ili nedostatke pojedinih podjela. Tradicionalno, kortikalne regije dijele se na osjetilna (senzorna), motorička i asocijativna područja. Pritom unutar osjetilnih i motoričkih područja možemo razlikovati *primarna* i *sekundarna* područja. Svakako treba kazati da je takva podjela pojednostavljena i pruža uvid u osnovne funkcije pojedinih područja

korteksa, ali pritom ne odražava kompleksnost kortikalnih veza u regulaciji različitih složenijih aspekata ponašanja. Za početak, upoznajmo se s osnovnim funkcijama tih kortikalnih područja. Osjetilna područja obrađuju signale koji pristižu iz osjetila. U primarnim senzornim područjima nastaju osjeti, s tim da tri osnovna modaliteta (vid, sluh i tjelesni senzibilitet) imaju svoja jasno definirana primarna područja. U sekundarnim senzornim područjima, koja su smještena uglavnom oko primarnih područja, odvija se integracija osjetilnih podataka koja rezultira doživljajima koje karakterizira strukturiranost osjeta u cjeline. Kada je riječ o motoričkim regijama, primarno područje ima ključnu ulogu u samom izvođenju motoričkih radnji. Ono (o točnoj lokaciji bit će riječi poslije u tekstu) postupno prelazi u sekundarno motoričko (premotorno) područje, čija je osnovna funkcija koordinacija motoričkih kretnji, tj. vremenska i prostorna integracija elementarnih pokreta u predmetne radnje. Tradicionalno, asocijativnim (ili nekada zvanim tercijarnim) se područjima nazivaju kortikalne regije koje nisu ni osjetilne ni motoričke. Ta područja ne ostvaruju direktnu komunikaciju s vanjskim svijetom (primanjem informacije direktno iz osjetnih organa ili realiziranjem motorne akcije), već su odgovorna za složenu obradu koja se odvija od dolaska živčanih impulsa u primarna senzorna kortikalna područja pa sve do generiranja ponašanja. **Asocijativna kora**, koja obuhvaća najveći dio površine moždane kore, također se dijeli na unimodalna i multimodalna područja. Unimodalna se područja koriste informacijama iz jednog osjetilnog modaliteta te uključuju i prethodno opisane dijelove sekundarnih senzornih područja. Za multimodalne regije karakterističan je input iz više osjetilnih modaliteta. Najsloženiji aspekti našeg ponašanja, kao što su npr. planiranje, rješavanje problema, hotimična motorička aktivnost, bihevioralna kontrola, temelje se na integraciji informacija koje osigurava multimodalni asocijativni korteks.

Svaka polutka moždane kore dijeli se na pet režnjeva (slikovni prikaz 1.5.) koji obavljaju različite funkcije, pa krenimo. **Okcipitalni ili zatiljni režanj** (*lobus occipitalis*) najmanji je moždani režanj, u cijelosti zaokupljen obradom vidnih podataka. U njemu se, oko *fissure calcarine*, smjestilo primarno vidno područje, a oko njega te u donjim dijelovima temporalnog režnja smještena su sekundarna vidna područja. Iako je mali, okcipitalni režanj podijeljen je u više zasebnih područja obrade od kojih je svako djelomično specijalizirano za neki od aspekata vida kao što su boja, pokret, oblik i sl., a o navedenom možete saznati više u petom poglavlju koje se bavi vidom i prostornom kognicijom. Kao što možete i pretpostaviti, povrede primarnih vidnih područja dovode do gubitka vida, dok povrede sekundarnih vidnih područja narušavaju percepciju cjeline i nazivaju se vidnim agnozijama. Jedna od najviše istraženih vidnih agnozija, koja se odnosi na nemogućnost prepoznavanja lica (prozopagnozija), detaljnije je opisana u petom poglavlju.

Temporalni ili sljepoočni režanj (*lobus temporalis*) obrađuje zvuk, bavi se jezikom i višim perceptivnim funkcijama kao što su prepoznavanje lica i drugih objekata. Primarno slušno područje smješteno je unutar lateralne pukotine, obuhvaćajući Heshlovu vijugu i gornje dijelove *gyrusa temporalisa superiora*. U gornjem dijelu, najčešće lijevog temporalnog režnja nalazi se Wernickeovo područje (Slika 1.5.) koje je jedinstveno za ljudsku vrstu, a čija je glavna funkcija razumijevanje govora. O njegovim funkcijama detaljnije će se govoriti u sedmom poglavlju koje se bavi jezičnim procesiranjem.

Podvučen ispod temporalnog režnja smjestio se „moždani otok“ zvan **inzula** (*insula Reil*) (Slika 1.6.) koji ima brojne funkcije. Za nastanak okusnih osjeta odgovorno je tzv. inzularno-operkularno područje. Naša osjetljivost na gorke okuse, koji upozoravaju na opasnost, tisuće je puta veća od osjetljivosti na slatke, kisele i slane okuse. Inzula, o kojoj će se govoriti i u drugim poglavljima ove knjige, važna je i u doživljaju boli i iskustvu velikog broja emocija, uključujući mržnju, [ljubav](#), [strah](#), gađenje, [sreću](#) i tugu, a uključena je i u procesiranje tzv. socijalnih emocija. Nešto je više ta funkcija opisana u desetom poglavlju koje se bavi političkom neuroznanosti.

Parijetalni ili tjemeni režanj (*lobus parietalis*) primarno se bavi obradom informacija koje pristižu iz receptora kože, mišića i zglobova. U području oko *gyrusa postcentralisa* (Slika 1.5.) smjestilo se primarno somatosenzorno područje u kojem nastaju osjeti toplog, hladnog, dodira, boli i kinestetički

osjeti. U tom režnju, oko angularne vijuge (*gyrus angularis*) (vidjeti Sliku 1.5.), nalazi se asocijativno multimodalno područje. To je tzv. POT područje, tj. područje „prepokrivanja“ vidnih, slušnih i taktilno-kinestetičkih informacija, što omogućuje sintezu informacija koje simultano primamo iz nekoliko osjetilnih sustava, orijentaciju u prostoru te pamćenje perceptivnih sadržaja. Lijevi i desni parijetalni režanj zaokupljeni su različitim stvarima. U desnom parijetalnom režnju stvaraju se mentalni modeli prostornih mapa vanjskog svijeta, pa zahvaljujući funkcijama tog režnja možemo zaobići određene barijere u prostoru. Desni je režanj odgovoran i za konstruiranje naše slike tijela i svjesnosti koju imamo o njegovoj konfiguraciji i pokretima u prostoru. Bolesnici s povredama desnog parijetalnog režnja najčešće gube sposobnost orijentacije u prostoru, teško se snalaze u složenijim prostorima, teško se orijentiraju na zemljopisnoj karti i ne mogu prepoznati poznate predmete prikazane iz neobične perspektive. Oštećenje desnog parijetalnog režnja ponekad dovodi do unilateralnog zanemarivanja, tj. ignoriranja podražaja s lijeve strane, pa pacijent rjeđe upotrebljava svoju lijevu ruku, ne upotrebljava džepove na lijevoj strani tijela, jede hranu samo s desne strane tanjura, brije samo desnu polovicu lica. O gospođi S. koja je patila od tog poremećaja i o strategijama koje je razvila, pročitajte u knjizi poznatog neurologa Olivera Sacksa (1933. – 2015.). Još jedan neobičan poremećaj koji je u vezi s oštećenjem desnog parijetalnog režnja, jest somatoparafrenija, poremećaj koji uključuje pacijentovo negiranje postojanja vlastite lijeve ruke (ili noge) za koju se veže i ustrajnost da pripada nekom drugom. Više o prostornim funkcijama parijetalnog režnja pročitajte u petom poglavlju. Zavirimo malo i u funkcije lijevog parijetalnog režnja. Lijeva angularna vijuga bavi se računanjem i aspektima govora, kao što su pronalaženje riječi i metafora. Kao što možete i pretpostaviti, njezine ozljede onemogućit će vještine poput računanja, pisanja i čitanja, o čemu će biti riječi i u sedmom poglavlju. U blizini angularne vijuge nalazi se supramarginalna vijuga (za točnu lokaciju pogledati Sliku 1.5.). Zadatak je lijeve supramarginalne vijuge oblikovanje predodžbi motoričkih radnji, poput šivanja iglom i/ili mahanja rukom na rastanku. U slučaju njezina oštećenja ne mogu se izvesti usklađeni pokreti. Primjerice, ako bi se od vas zatražilo da vojnički pozdravite, to ne biste mogli izvesti. Vjerojatno biste gledali u svoju ruku ili biste njome mahali uokolo. Taj poremećaj, koji ima veze s oštećenjem lijeve supramarginalne vijuge, naziva se ideomotoričkom apraksijom. Poznati psiholog i neuroznanstvenik Vilayanur S. Ramachandran utvrdio je da bolesnici s ozljedama tog područja imaju poteškoća i s interpretacijama metafora koje se temelje na nekoj akciji (primjer metafore „posezati za zvijezdama“). Priča o lijevoj i desnoj angularnoj i supramarginalnoj vijugi parijetalnog režnja poprilično je interesantna, međutim moramo krenuti dalje prema sljedećem režnju kore velikog mozga.

Frontalni ili čeonni režanj (*lobus frontalis*) ima brojne funkcije. Bavi se izvršnim funkcijama kao što su planiranje, socijalizacija, jezik, a sudjeluje i u pažnji i radnom pamćenju. Dio motoričke kore frontalnog režnja uključen je u samo izvođenje motoričkih radnji, dok su drugi dijelovi uključeni u planiranje akcija. Točnije, primarno motoričko područje nalazi se u *gyrusu precentralisu* (Slika 1.5.) i taj je dio moždane kore motoričkim putovima povezan s mišićima. Primarno motoričko područje postupno prelazi u sekundarno područje koje se nalazi ispred *gyrusa precentralisa*. Svojim projekcijama to područje regulira i usklađuje aktivaciju neurona primarnog motoričkog područja, čime se osigurava integracija pokreta u motoričke radnje. Povrede sekundarnih motoričkih područja dovode do apraksija, tj. do nemogućnosti strukturiranja pokreta u predmetne radnje. Pacijent može izvoditi pojedinačne pokrete, no ima poteškoća u njihovom svrhovitom organiziranju. Pacijenti izjavljuju da točno znaju što treba učiniti, ali ne mogu organizirati pokrete da to zaista i učine. Apraksija je gotovo uvijek posljedica povrede u lijevoj hemisferi, a njezini su simptomi bilateralni. U donjim dijelovima sekundarnog motoričkog područja, u dominantnoj hemisferi (lijevoj za dešnjake i većinu ljevaka), nalaze se govorni centri, tj. Brocino područje koje je važno u produkciji govora (na Slici 1.5. možete vidjeti točnu lokaciju u frontalnom režnju lijeve polutke). O tom području možete više pročitati u sedmom poglavlju. Krenimo prema prednjem dijelu frontalnog režnja, prema prefrontalnoj kori koja je najzagonetnije područje mozga. Prefrontalni korteks asocijativno je multimodalno područje koje je centar izvršnih funkcija koje se odnose na izražavanje ponašanja. Kao što dirigent u pravom trenutku spušta ili podiže ton određene skupine instrumenata, tako prefrontalni korteks inhibira ili pokreće druge dijelove mozga. Zanimljivo je da osoba može preživjeti i veliko oštećenje tog područja, a prvi dobro dokumentiran prikaz takvog slučaja jest onaj Phineasa Gagea iz 1848. godine. Radeći na

poslovima miniranja tla, koje je bilo pripremano za postavljanje željezničkih tračnica, Gageu je metalna šipka promjera oko 3,2 cm prošla kroz glavu i oštetila veliki dio lijevog frontalnog režnja. Nakon ozljede koju je preživio, Gageovo se ponašanje u potpunosti promijenilo. Liječnik John Martyn Harlow, koji ga je pratio sve do smrti 1863. godine, sažeo je svoja zapažanja o njegovoj osobnosti. Dok je prije ozljede bio cijenjen i vrijedan radnik, energičan i uporan u odrađivanju svojih radnih zadataka, nakon ozljede postao je mušičav, ponekad iznimno tvrdoglav, hirovit i kolebljiv, s brojnim planovima za buduće aktivnosti koje bi odbacivao prije nego što bi ih pokušao realizirati. Njegovu osobnost karakterizirala je i neumjerenost, nestrpljivost prema savjetima ili zabranama koje nisu u skladu s njegovim željama. Prijatelji i poznanici rekli su da on „više nije Gage“. To je bio prvi slučaj koji je ukazao na promjene izvršnih funkcija nakon ozljeda prefrontalnih regija mozga. Bolesnici s oštećenim prefrontalnim korteksom imaju problema sa započinjanjem i/ili zaustavljanjem aktivnosti i prelaskom s jedne aktivnosti na drugu. Zbog djelovanja okolnih podražaja zaboravljaju svoju prvobitnu namjeru. Također imaju teškoća s procjenama socijalnih situacija, zanemaruju konvencije i pravila, a njihovu osobnost karakterizira impulzivnost, nepredvidivo ponašanje i gubitak kontrole. Neke od funkcija prefrontalnog korteksa mogu se klinički ispitati neuropsihologijskim testovima kao što je Wisconsin test sortiranja karata (za funkciju planiranja) i/ili „*kreni – nemoj krenuti*“ test (*Go/No go test*) za inhibiciju neadekvatnog odgovora. Oštećenja prefrontalnog korteksa ne donose promjene u govoru, pamćenju i/ili inteligenciji, pa ponašanje osobe može izgledati sasvim normalno. Međutim, ozljedama tog područja gube se bitni atributi koji definiraju ljudsku prirodu, a to su ambicije, empatija, sposobnost predviđanja i moralnost. Neurokirurški postupak uništavanja frontalnog režnja (frontalna lobotomija) koji je u SAD-u, kao način liječenja mentalnih bolesti, zagovarao i popularizirao neurolog Walter Freeman (1895. – 1972.) također nas je poučio o posljedicama ozljeda frontalnog režnja, osobito njegova prefrontalnog dijela. Takvih zahvata obavljeno je više od 20 000, uglavnom u SAD-u. Pomanjkanje empatije, moralnih standarda i sposobnosti vladanja sobom nalazimo i kod osoba s psihopatijom, kod kojih su također utvrđene prefrontalne disfunkcije. S pravom se prefrontalna kora dugo smatrala sjedištem ljudske naravi. Još je uvijek zagonetno pitanje kako tako maleni komad mozga uspijeva orkestrirati sofisticiranim i kompleksnim skupom izvršnih funkcija.

SLIKA 1.5.

SLIKA 1.6.

Kora velikog mozga složeno je okruženje za obradu informacija. Unutar nekih njezinih područja povezanih s motoričkim radnjama, percepcijom, namjerom i uporabom jezika obitava posebna vrsta stanica poznata pod nazivom zrcalni neuroni. Oni su aktivni kad izvodimo neku radnju, ali i kad gledamo nekog drugog tko također izvodi istu radnju. Aktivnost tih neurona omogućuje imitaciju i učenje, empatiju i otkrivanje namjera drugih osoba. O sustavu zrcalnih neurona bit će više riječi u sedmom poglavlju.

Velika komisura

Priča o mozgu ne bi bila potpuna bez priče o **velikoj komisuri** ili žuljevitom tijelu (*corpus callosum*) (vidjeti Sliku 1.4.), tj. o najvećem snopu živčanih vlakana, koji omogućuje komunikaciju dviju polutki tako da one neprestano i bez ometanja mogu izmjenjivati informacije. Veliku komisuru gradi oko 200 milijuna aksona koji povezuju područja mozga udaljena do desetak centimetara. Istraživanja su pokazala da su obje mozgovne polutke kod žena u prosjeku funkcionalno povezanije nego kod muškaraca. Velika komisura kod njih je gušća nego kod muškaraca. U svrhu tretmana težih oblika epilepsije može se prerezati velika komisura, a taj se postupak naziva komisurotomija. Njegovi su se terapijski učinci pokazali efikasnim, tj. mnogi komisurotomizirani pacijenti nisu doživjeli ni jedan teži epileptički napad. Tim se postupkom težina pacijentovih konvulzija smanjuje tako da se izbijanja ograniče samo na jednu polutku iz koje su potekla. Većina ljudi nakon tog zahvata nastavlja živjeti normalno. Međutim, kod nekih je pacijenata u obavljanju svakodnevnih aktivnosti uočeno neovisno

funkcioniranje njihovih polutki. Tako je jedna pacijentica s komisurotomijom svoje odijevanje opisala kao „prepiranje dvoje zločeste djece“. Dok je njezina desna ruka (koju nadzire lijeva polutka) uzimala neki odjevni predmet, desna je polutka nalagala njezinoj lijevoj ruci da taj odjevni predmet vrati i odabere nešto drugo. Iskusni su neuropsiholozi Sperry i Gazzaniga krajem 60-ih godina prošlog stoljeća ispitivali komisurotomizirane pacijente i svojim su pažljivo osmišljenim laboratorijskim istraživanjima potvrdili neovisno funkcioniranje njihovih dviju polutki. Više informacija o provedenim eksperimentima pružit će se u sedmom poglavlju.

Mozgovna asimetrija

Na prvi pogled dvije moždane polutke izgledaju potpuno identično. Međutim, jedna polutka nije zrcalni odraz druge. Među polutkama nađene su anatomske razlike, a znanstvenici su se najviše bavili anatomske razlikama u onim područjima kore velikog mozga koja su odgovorna za jezične funkcije. Tri dobro dokumentirana područja koja pokazuju asimetriju jesu: *planum temporale* ili temporalna (sljepočna) zaravan, Heschlova vijuga i frontalni operkulum. Oko 65 % ljudskih mozgova pokazuje veću lijevu temporalnu zaravan. To je područje dio temporalnog režnja, leži uz stražnji dio lateralne pukotine i odgovara Wernickeovu području u lijevoj polutki. Za točnu poziciju Wernickeova područja pogledajte Sliku 1.5. Heschlova vijuga smještena je u lateralnoj pukotini i u njoj se nalazi primarno slušno područje. To je područje obično nešto veće u desnoj polutki gdje se nalaze dvije vijuge, dok je u lijevoj polutki smještena jedna vijuga. Frontalni operkulum smješten je u frontalnom režnju, a u lijevoj je polutki tu smješteno Brocino područje (Slika 1.5.). Lateralizacija tog područja manje je jasna. To područje na površini kore obično je veće u desnoj polutki. Kada se pogleda kora koja je unutar brazdi te regije, nalazi se veći volumen u lijevoj polutki. O navedenim područjima bit će riječi više u sedmom poglavlju. Nekoliko teorija pokušava dati odgovor na pitanje zašto je evoluirala mozgovna asimetrija, a sve se one temelje na istoj premisi prema kojoj je korisno da područja mozga koja obavljaju slične funkcije budu smještena u istoj polutki. Iako mozak funkcionira kao jedinstvena cjelina, funkcije lijeve i desne polutke ponešto se razlikuju. Tako se lijeva polutka više bavi analizama, jezikom i matematičkim vještinama. Desna polutka ima veću ulogu u sintezi podataka, prostornim vještinama, percepciji emocionalnih izraza lica i glazbenim sposobnostima. Iako u oblikovanju ponašanja različiti dijelovi mozga rade različite stvari, ne postoji ni jedan dio mozga koji radi bez podrške i pomoći drugih dijelova. Općenito, niže su funkcije, kao na primjer osjeti, lokalizirane u pojedinim kortikalnim područjima, dok su više funkcije, kao pamćenje, jezik, emocije, rezultat rada različitih mozgovnih područja koja su u međusobnim interakcijama. Mozak je zaista složeno okruženje za obradu informacija. U određenoj je mjeri modularan, međutim često se isti radni zadatak obavlja na više različitih mjesta i na više različitih načina. Pitanje organizacije mozgovnih sustava u produkciji integriranog ponašanja svakako je jedno od najizazovnijih pitanja koja se mogu postaviti.

Razvoj mozga

Prije nego što krenete na sadržaje drugih poglavlja ove knjige, osvrnut ćemo se kratko na razvoj mozga tijekom života. Kao prvo, razvoj mozga temelji se na neprestanom međudjelovanju genetskog nasljeđa, okolinskih utjecaja i naših iskustava. Tijekom cijelog života mozak se mijenja, a ta sposobnost promjene naziva se plastičnost mozga (po analogiji s plastelinom koji se može oblikovati kako god mi želimo). Budimo konkretni, mozak se kao cjelina baš i ne mijenja previše. Poznato je da se mozgovna težina povećava nakon rođenja i dostiže maksimum u periodu adolescencije. Nakon dvadesete godine života mozgovna se masa smanjuje za oko 1 g godišnje, a do 90. godine starosti ljudski mozak izgubi između 5 i 10 % volumena. Gledajući unatrag, znanost je nekada poricala mogućnost obnavljanja neurona. Neki noviji nalazi pokazuju da se ponekad neuroni ipak dijele. Međutim, gubitak neurona može biti nadoknađen promjenama u njihovoj međusobnoj komunikaciji. Tvaj oblik plastičnosti mozga naziva se sinaptička plastičnost i traje duže nego što se nekad pretpostavljalo. Poznato je da mozak može stvarati nove sinaptičke veze sve do kraja ljudskog života. Točno je da je broj neurona kod starijih aktivnih ljudi, u dobi od oko 70 godina, nešto manji u odnosu na ljude srednjih godina, no

taj je manjak kompenziran produljenjem dendrita i proširenjem njihova grananja. Za mozak je jako važna adekvatna stimulacija, što potvrđuju nalazi da boravak laboratorijskih životinja u bogatom okolišu povećava broj dendritskih grananja. Alkohol je taj koji itekako može osiromašiti naše neurone, smanjujući njihovo dendritičko grananje. Dok tjelovježbom izgrađujemo mišićnu masu, mentalnim vježbama oblikujemo sinapse i jačamo neuronske mreže, što čini temelj i za oporavak mozga nakon eventualnih povreda. I ne zaboravite, u svijetu neurona vrijedi načelo „koristi ili izgubi“. Svaki put kad učimo nove stvari ili činimo poznate stvari na novi i drukčiji način, u svojim mozgovima stvaramo temelje za jačanje ili stvaranje novih sinaptičkih veza.

Novi pronalasci u neuroznanosti koji se konstantno događaju, zahvaljujući prvenstveno razvoju novih tehnika istraživanja mozga, zasigurno će i neke buduće priče o mozgu učiniti zanimljivima skidajući veo misterioznosti s tog nadasve kompleksnog organa. Živimo u vremenu kada neuroproteze sve više zamjenjuju naša osjetila, kada se implantacijom elektroda stimuliraju određene regije mozga. Matičnim se stanicama pokušavaju popraviti mozgovi oštećeni bolestima, a neuroznanost sa svojim spoznajama i idejama ulazi i u područja humanističkih znanosti. Ovo poglavlje završit ćemo citirajući Ramachandrana: „Koliko god je napredak neuroznanosti bio strelovit, moramo biti potpuno poštteni prema sebi i priznati da smo otkrili tek djelić onoga što bismo trebali saznati o ljudskom mozgu. Ali skromna količina onoga što smo otkrili čini priču o mozgu uzbudljivijom od bilo kojeg romana o Sherlocku Holmesu.“

Zaključci

1. Mozak je znatno složeniji od bilo koje naprave s kojom se uspoređivao tijekom povijesti premda je njegov izgled daleko od impresivnog. Prosječna težina odraslog ljudskog mozga iznosi oko 1,5 kg. Glavno njegovo stanično gorivo je glukoza. Veliki je potrošač glukoze (troši oko 20 % ukupnih zaliha) i kisika (oko 20 % kisika iz tijela otpada na njegovu potrošnju). Što više radi, troši i više kisika i glukoze. Na tome se zasnivaju mnoge tehnike kojima je cilj mjeriti neke aspekte rada mozga.
2. U anatomiji se koriste tri zamišljene ravnine koje su opisane u odnosu na položaj središnjeg živčanog sustava kao medijalno-lateralno, ventralno-dorsalno i anteriorno-posteriorno.
3. Živčani se sustav dijeli na središnji i periferni. Središnji živčani sustav čine mozak i kralježnička moždina. Periferni živčani sustav povezuje periferiju tijela sa središnjim živčanim sustavom, a to čini ukupno 12 pari lubanjskih živaca i 31 par spinalnih živaca. Osjetilni živci prenose informacije iz receptora, dok motoričkim živcima putuju signali do izvršnih organa.
4. Tri su osnovna dijela mozga: moždano deblo, mali mozak i veliki mozak. Moždano deblo čini produljena moždina, moždani most i srednji mozak. Kroz moždano deblo proteže se retikularna formacija koja izgledom podsjeća na mrežu vlakana. Moždano deblo kontrolira važne vitalne funkcije poput disanja i rada srca. Sudjeluje također u regulaciji spavanja, održavanju pažnje, održavanju tonusa miškulature. Mali mozak dio je mozga koji regulira motoričku koordinaciju, posturalni stav i ravnotežu. Sudjeluje u učenju motoričkih vještina, posebice za vrijeme izvođenja novih pokreta.
5. Veliki mozak sastoji se od međumozga i prednjeg mozga. Talamus i hipotalamus čine međumozak. Talamus prima veliku količinu informacija iz receptora i provodi ih u koru velikog mozga. Hipotalamus ima središnji nadzor nad svim vegetativnim funkcijama, utječe na rad endokrinog sustava, regulira tjelesnu temperaturu, cirkadijalni ritam, hranjenje, pijenje, seksualnu aktivnost i druge važne funkcije. U suradnji s drugim djelovima središnjeg živčanog sustava uključen je u izražavanje emocija. Bazalni gangliji, limbički sustav i kora velikog mozga dijelovi su prednjeg mozga.
6. Glavni dio bazalnih ganglija čini strijarni sustav koji se sastoji od tri jezgre: kaudalna jezgra, putamen i globus pallidus. Crna jezgra i subtalamička jezgra također su dijelovi bazalnih ganglija. Bazalni gangliji uključeni su u održavanje tonusa mišića prilikom izvođenja automatskih i dijelom voljnih pokreta.

Sudjeluju također u pamćenju i učenju. Ta su područja bogata dopaminergičnim sinapsama, pa se funkcije tih regija (prvenstveno putamena i ventralnog paliduma) povezuju s nagrađivanjem, potkrepljenjem i ovisničkim ponašanjem.

7. Osnovne dijelove limbičkog sustava čine mamilarna tjelešca, septalna jezgra, amigdala, cingularna vijuga, hipokampus i forniks. Ovaj dio velikog mozga ima važnu ulogu u regulaciji ponašanja važnih za ostanak, uključujući bijeg, borbu, hranjenje i seksualno ponašanje. Najviše je istraživana amigdala i njezina uloga u prepoznavanju straha u izrazima lica, kondicioniranju i izražavanju straha. Postoje dva neuronska puta u kojima sudjeluju amigdale. Prvi je „brz i prljav“ put koji se temelji na izravnoj vezi talamusa i amigdale i omogućava brzu reakciju u opasnim situacijama. Drugi je put sporiji i precizniji i omogućava finiju analizu situacije, a temelji se na vezama amigdale s korom velikog mozga.

8. Moždana kora je naborana. Nedostatak jasnih anatomske-funkcionalnih razlika rezultirao je različitim njezinim podjelama. Najveći njezin dio sastoji se od šest slojeva neurona. To su filogenetski mlađa područja koja se nazivaju neokorteksom. Oko 10 % moždane kore filogenetski je starije i pripada alokorteksu te je jednostavnije građe koja uključuje dva, tri ili pet slojeva neurona. Često upotrebljavana, Brodmannova se podjela temelji na razlikama u mikroskopskom izgledu slojeva i uključuje 52 polja. Kortikalne regije dijele se na osjetilna, motorička i asocijativna područja. Unutar osjetilnih i motoričkih područja razlikuju se primarna i sekundarna područja. U primarnim senzornim područjima nastaju osjeti, dok se u sekundarnim područjima, koja su smještena uglavnom oko primarnih, događa integracija osjetilnih podataka koja rezultira doživljajima koje karakterizira strukturiranost osjeta u cjeline. Primarno motoričko područje sudjeluje u samom izvođenju motoričkih radnji, dok je osnovna funkcija sekundarnog motoričkog područja koordinacija, tj. vremenska i prostorna integracija elementarnih pokreta u predmetne radnje. Asocijativna područja dijele se na umimodalna (koriste se informacijama iz jednog modaliteta) i multimodalna (primaju input iz više modaliteta). Najsloženiji aspekti ponašanja, kao što su planiranje, rješavanje problema, hotimična motorička aktivnost, bihevioralna kontrola, temelje se upravo na integraciji informacija koju osigurava multimodalni asocijativni korteks.

9. Kora velikog mozga dijeli se na pet režnjeva: okcipitalni, temporalni, inzula, parijetalni i frontalni režanj. Okcipitalni režanj obrađuje vidne informacije. Temporalni režanj obrađuje zvuk, bavi se jezičnim funkcijama te prepoznavanjem lica i drugih objekata. Inzula, koja je podvučena ispod temporalnog režnja, ima brojne funkcije. Parijetalni režanj obrađuje informacije koje pristižu iz receptora kože, mišića i zglobova. U njemu se nalazi multimodalno POT područje koje predstavlja zonu preopkrivanja vidnih, slušnih i taktilno-kinestetičkih informacija. Frontalni režanj ima brojne funkcije koje uključuju izvođenje motoričkih radnji, planiranje akcija, jezične funkcije, pažnju i radno pamćenje. Prefrontalni korteks multimodalno je područje koje se smatra centrom izvršnih funkcija koje se odnose na izražavanje ponašanja.

10. Veliku komisuru gradi oko 200 milijuna aksona koji omogućuju komunikaciju dviju polutki velikog mozga.

Testirajte se

1. Promislite o sličnostima i razlikama u funkcioniranju ljudskog mozga i računala.
2. Prisjetite se osnovne podjele središnjeg živčanog sustava.
3. U koji biste dio mozga smjestili kaudalnu jezgru?
4. Koji bismo dio mozga mogli nazvati emocionalnim mozgom?
5. Zamislite na trenutak svoje funkcioniranje bez medijalnih temporalnih režnjeva. Koje ispade funkcija možete očekivati?
6. Prisjetite se pacijentice S. M. s nefunkcionalnim amigdalama. Opišite promjene koje su bile vidljive u njezinu ponašanju i emocionalnom životu.
7. Koja područja kore velikog mozga obrađuju osjetilne signale?
8. Koja mozgovna područja sudjeluju u izvedbi i planiranju motoričkih radnji?
9. Smjestite supramarginalnu vijugu u odgovarajući režanj kore velikog mozga.
10. Gdje se nalazi POT područje?
11. Navedite barem jedan primjer mozgovnog područja koji sudjeluje u regulaciji različitih formi ponašanja. Raspravite kako je navedeno moguće.

Preporučena dodatna literatura

Postoji mnogo izvrsnih knjiga o neuroznanosti. Ljubiteljima znanstvenog štiva preporučujemo udžbenike iz neuroznanosti ili biološke psihologije poput:

Kalat, J. W. (2019). *Biological Psychology*. Wadsworth: Cengage Learning

Purves, D., Augustine, G. J., Fitzpatrick, D., Hall, W. C., LaMantia, A. S., & White, L. E. (2016). *Neuroznanost*. Zagreb: Medicinska naklada.

Preporučujemo također popularne knjige:

Ramachandran, V. S. (2013). *Pričljivi mozak. Potraga neuroznanstvenika za onim što nas čini ljudima*.

Zagreb: TIM press. - Priče o mozgu ne bi bile potpune bez potraga

neuroznanstvenika za onim što nas čini ljudima. U tom kontekstu preporučujemo ovu knjigu.

Sacks, O. (1998). *Čovjek koji je ženu zamijenio šeširom*. Zagreb: KruZak. - „Pričati o

bolestima je zabava poput pričanja 1001 noći", a u navedeno se i sami možete uvjeriti družeći se s ovom knjigom.

Stafford, T., & Webb, M. (2005). *Tajne uma. 100 hakerskih trikova našeg mozga*. Zagreb: Jesenski i Turk. - Autori ove knjige prikupili su zbirku trikova s umom koji će vam predložiti kako mozak oblikuje

stvarnost koju zamjećujete. *Doživite izvantjelesno iskustvo, Prevarite si pola mozga* i još 98 drugih hakerskih trikova svojeg mozga možete pronaći u ovoj knjizi.

Važni pojmovi

Asocijativna kora Dijelovi kore velikog mozga koji nisu uključeni u primarnu senzoričku i motoričku obradu te reguliraju složenije aspekte ponašanja poput planiranja, rješavanja problema, bihevioralne kontrole.

Bazalni gangliji Dio prednjeg mozga koji se sastoji od skupine jezgara koju čine: kaudalna jezgra, putamen i globus pallidus (koji se nazivaju i strijarnim sustavom), te crna jezgra i subtalamička jezgra. Bazalni gangliji održavaju tonus mišića pri izvedbi automatskih i dijelom voljnih pokreta, sudjeluju u pamćenju i učenju, a neki se njihovi dijelovi povezuju s nagrađivanjem, potkrepljenjem i ovisničkim ponašanjem.

Frontalni režanj Režanj kore velikog mozga koji ima brojne funkcije, uključujući izvođenje i planiranje motoričkih radnji, jezične funkcije, pažnja, radno pamćenje, izvršne funkcije, kontrola ponašanja.

Inzula Dio kore velikog mozga, smješten ispod sljepočnog režnja, važan u nastanku okusnih osjeta, s tim da ima i druge funkcije poput doživljaja boli i različitih emocija.

Limbički sustav Dio prednjeg mozga koji čine subkortikalne jezgre i neki dijelovi kore velikog mozga. Osnovni njegovi dijelovi jesu: mamilarna tjelešca, septalna jezgra, amigdala, cingularna vijuga, hipokampus i forniks. Sudjeluje u regulaciji autonomnih i endokrinih funkcija, različitih emocionalnih i motivacijskih stanja.

Mali mozak Dio mozga važan u regulaciji motoričke koordinacije, posturalnog stava i ravnoteže.

Međumozak Dio velikog mozga koji čine talamus i hipotalamus.

Moždano deblo Dio mozga koji čine produljena moždina, most (*pons*) i srednji mozak.

Periferni živčani sustav Dio živčanog sustava koji povezuje periferiju tijela sa središnjim živčanim sustavom. Čine ga lubanjski i spinalni živci i brojni gangliji.

Prednji mozak Dio velikog mozga koji čine bazalni gangliji, limbički sustav i kora velikog mozga.

Retikularna formacija Mreža neurona i njihovih vlakana u moždanom deblu.

Temporalni režanj Režanj kore velikog mozga koji obrađuje slušne informacije, bavi se jezičnim i višim perceptivnim funkcijama kao što su prepoznavanje lica i drugih objekata.

Srednji mozak Dio moždanog debla, čine ga tri glavna dijela: tektum, tegmentum i moždani krakovi.

Središnji živčani sustav Dio živčanog sustava koji se nalazi unutar šupljina lubanje i kralježnice i čine ga mozak i kralježnička moždina.

Parijetalni režanj Režanj kore velikog mozga koji se primarno bavi obradom somatosenzornih informacija. Neke od njegovih brojnih funkcija uključuju vizualno prostornu obradu, orijentaciju u prostoru, računanje.

Velika komisura Snop živčanih vlakana kojeg gradi oko 200 milijuna aksona, omogućava komunikaciju dviju mozgovnih polutki.

Veliki mozak Dio mozga koji se sastoji od dvije polutke, a dijeli se na međumozak i prednji mozak.

Okcipitalni režanj Režanj kore velikog mozga koji obrađuje vidne informacije.

Literatura

Banich, M. T., & Compton, R.J. (2011). *Cognitive Neuroscience*. Wadsworth: Cengage Learning.

Blair, J., Mitchell, D., & Blair, K. (2008). *Psihopat. Emocije i mozak*. Jastrebarsko: Naklada Slap.

Carter, R. (2014). *The Human Brain Book*. New York: Dorling Kindersley Publishing.

Corkin, S. (2002). What's new with the amnesic patient H.M. *Nature Reviews Neuroscience*, 3, 153-160.

Damasio, A. (2005). *Osjećaj zbivanja. Tijelo, emocije i postanak svijesti*. Zagreb: Algoritam.

Falk, D., Lepore, F. E., & Noe, A. (2012). The cerebral cortex of Albert Einstein: a description and preliminary analysis of unpublished photographs. *Brain*, 135, 1-24.

Feinstein, J. S., Adolphs, R., Damasio, A. R., & Tranel, D. (2011). The human amygdala and the induction and experience of fear. *Current Biology*, 21(1), 34-38.

Hamann, S. (2011). Affective neuroscience: Amygdala's role in experiencing fear. *Current Biology*, R75-R77.

Harlow J. M. (1993). Recovery from the passage of an iron bar through the head. *History of Psychiatry*, 4, 274.

Judaš, M., & Kostović, I. *Temelji neuroznanosti*. URL:

<http://www.hiim.unizg.hr/index.php/udzbenik-temelji-neuroznanosti>

Preuzeto 20. rujna 2018.

Kalat, J. W. (2019). *Biological Psychology*. Wadsworth: Cengage Learning

Maguire, E. A., Spiers, H. J., Good, C. D., Hartley, T., Frackowiak, S. J., & Burgess, N. (2003). Navigation expertise and the human hippocampus: a structural brain imaging analysis. *Hippocampus*, 13, 208-217.

Maguire, E. A., Woollett, K., & Spiers, H. J. (2006). London taxi drivers and bus drivers. A structural MRI and neuropsychological analysis. *Hippocampus*, 16, 1091-1101.

Morris, R., & Fillenz M. (Eds.). (2003) *Neuroznanost – znanost o mozgu. Uvod za učenike i studente*. [CD ROM] Liverpool: The British Neuroscience Association.

Muzur, A. (2010). *Tajne mozga*. Zagreb: Medicinska naklada.

Pinel, J. P. J. (2000). *Biološka psihologija*. Jastrebarsko: Naklada Slap.

Purves, D., Augustine, G. J., Fitzpatrick, D., Hall, W. C., LaMantia, A. S., & White, L. E. (2016). *Neuroznanost*. Zagreb: Medicinska naklada.

Ramachandran, V. S. (2013). *Pričljivi mozak. Potraga neuroznanstvenika za onim što nas čini ljudima*. Zagreb: TIM press.

Sacks, O. (1998). *Čovjek koji je ženu zamijenio šeširom*. Zagreb: KruZak.

Tadinac, M., Hromatko, I. (2012). *Uvod u biološke osnove doživljavanja i ponašanja*. Zagreb: FF Press Dominović.

Tucak, A., Kostović, I. (2003). *Spoznaje o mozgu. Početnica o mozgu i živčanom sustavu*.

Osijek: Medicinski fakultet Sveučilišta J.J. Strossmayera u Osijeku.

Sapolsky, R. M. (1994). *Why zebras don't get ulcers*. New York: St. Martin's Griffin.

Stafford, T., Webb, M. (2005). *Tajne uma. 100 hakerskih trikova našeg mozga*. Zagreb: Jesenski i Turk.

Svab, D. (2014). *Naš mozak-to smo mi. Od materice do Alchajmera*. Beograd: Plato.

Šimić, G. Ustroj i djelovanje moždane kore: Uvod u neurologiju ponašanja čovjeka.

URL: <http://dementia.hiim.hr/ustroj.htm>. Preuzeto 20. travnja 2018.

Walker, R. (2003). *Mozak. Kako funkcionira siva tvar?* Zagreb: Profil International.

Popis slika.

C:\Users\Pavle\Desktop\Ilustracije\Pog1_fin\1.1\1.1.jpg

Slika 1.1. Smjerovi u živčanom sustavu

Slika 1.2. Središnji i periferni živčani sustav

C:\Users\Pavle\Desktop\Ilustracije\Pog1_fin\1.3\1.3..jpg

Slika 1.3. Bazalni gangliji i talamus

Slika 1.4. Limbički sustav (dio), hipotalamus, hipofiza i velika komisura

C:\Users\Pavle\Desktop\Ilustracije\Pog1_fin\1.5\1.5.jpg

Slika 1.5. Kora velikog mozga

1

Slika 1.6. Prikaz inzule

3. EVOLUCIJA MOZGA

Irena Pavela Banai

U ovom poglavlju naučit ćemo:

- o evoluciji živih bića
- o evoluciji mozga hominida
- o usporedbi mozga čovjeka i drugih vrsta kralježnjaka**
- o veličini mozga modernog čovjeka

■ Ništa u biologiji nema smisla, osim u svjetlu evolucije.

Theodosius Dobzhansky

Evolucijski biolog Dobzhansky bio je u pravu – biologiju čovjeka i funkcioniranje mozga uistinu ćemo lakše objasniti i razumjeti ako znamo kako su i zašto nastali i evoluirali.

Prije nego što krenemo, provjerite svoje znanje o evoluciji mozga. Što mislite, jesu li dolje navedene tvrdnje točne ili netočne?*

- Čovjek je nastao od majmuna.
- Čovjek ima veći mozak od svih ostalih životinja.
- Evolucija se može prikazati kao jedinstvena linija.
- Današnji čovjek ima veći mozak nego što su imali neandertalci.
- Mozak današnjih ljudi još uvijek raste.

Sve su ove tvrdnje netočne, a u ostatku ovog poglavlja možete saznati zašto. Pa krenimo.

Kako funkcionira evolucija?

Evolucija živih bića proces je tijekom kojeg se događaju postepene promjene. Kada se govori o evolucijskim promjenama, misli se na promjene u genima koji se prenose iz generacije u generaciju. Iako se na evoluciju u većini slučajeva gleda kao na polagani i dugotrajan proces, neke promjene mogu nastati jako brzo. Slučaj ovnova s velikim rogovima u Kanadi dobar je primjer tih brzih promjena i načina na koji evolucija funkcionira. Naime, u jednom području u Kanadi veliki uvijeni rogovi ovnova predstavljaju prestižan trofej lokalnim lovcima. Legalni lov takvih ovnova doveo je do smanjenja veličine rogova za čak 25 % u posljednjih 30 godina. Što se dogodilo? S obzirom na to da su lovci ubijali samo one ovnove koji su imali velike rogove, geni tih ovnova nisu preneseni na sljedeće generacije potomaka. Gene su prenosili samo ovnovi s manjim rogovima, zbog čega je u populaciji ovnova prosječna veličina rogova znatno smanjena. Dakle, pod utjecajem čovjeka došlo je do promjene učestalosti pojedinih gena. To je primjer tzv. **umjetnog odabira** koji se dogodio u jako kratkom periodu. Ljudi su „odabrali“ koji će se geni prenositi na sljedeće generacije. Mnogo je drugih sličnih slučajeva, kao što su primjerice farmeri koji pospješuju razmnožavanje samo onih krava koje daju više mlijeka ili poljoprivrednici koji su selektivno uzgojili povrće kakvo danas jedemo. Poznat je i primjer selektivnog uzgoja buldoga, koji je doveo do velike promjene njegove anatomije zbog koje danas ima problema s disanjem. Na isti način, selektivnim razmnožavanjem, nastale su sve evolucijske promjene tijekom više milijuna godina, ali u tom slučaju odabir nije vršio čovjek, nego priroda. Jedna je od tih promjena uspravno hoda. Zamislite period od prije 4,4 milijuna godina u evolucijskoj povijesti. To je period neposredno prije pojave uspravnog hoda. Naši tadašnji predci koji su bili nešto uspravniji, imali su prednost naspram onih koji su hodali četveronoške. Uspravniji hod omogućio im je bolje uočavanje opasnosti i hrane u visokim savanama, dosezanje hrane koja je bila visoko, slobodne ruke za manipulaciju alatima i slično. Tako su imali veće šanse preživjeti i prenijeti svoje „uspravne“ gene na sljedeće generacije. Postupno, „četveronožni“ geni izgubili su se iz populacije. Taj proces prenošenja gena povezanih s većim preživljavanjem (ili još preciznije govoreći, s većom vjerojatnošću reprodukcije) na iduće generacije nazivamo **prirodnim odabirom**. Dakle, prirodnim se odabirom geni u populaciji polako mijenjaju nakupljanjem postupnih promjena iz generacije u generaciju. Istim se postupnim promjenama razvila naša vrsta, a **vrstu** možemo definirati kao skup genetski sličnih jedinki koje se mogu međusobno razmnožavati.

Proučavanjem fosilnih ostataka, usporedbom živih vrsta te genetičkim analizama ljudi i drugih vrsta istraživači su otkrili kako je tekla evolucija čovjeka. Evoluciju se može prikazati kao razgranato stablo (iako će neki reći da više nalikuje na grm zbog gustoće grančica) na kojem najmanja grančica predstavlja jednu vrstu. Zajednička grana na kojoj je više manjih grančica predstavlja zajedničkog pretka. Dakle, sve su vrste međusobno povezane, iako mogu biti vremenski udaljene milijunima godina. Pojednostavljeno na Slici 3.1., vrste A, B i C imaju zajedničkog pretka P. Možemo tako zamisliti

da A predstavlja današnjeg čovjeka, a B čimpanzu. Dakle, ljudi nisu potekli od majmuna i čimpanzi, nego imaju zajedničkog pretka, zbog čega dijele gotovo 99 % DNA.

(SLIKA 3.1. OVDJE)

U evolucijskom su se stablu, unutar skupine kralježnjaka, pojavili prvi sisavci otprilike prije 180 milijuna godina. Sisavci se dalje dijele na redove, kao što je red primata. Primati su pak podijeljeni u porodice, od kojih jednu čine hominidi, a oni su podijeljeni u dva roda: *Australopithecus* i *Homo*. Čovjek, *Homo sapiens*, spada u rod *Homo*, a smatra se da se razvio iz jedne vrste *Australopithecusa* (Slika 3.2.).

(SLIKA 3.2. OTPRILIKE OVDJE)

Evolucija mozga hominida

Općenito se istraživanje evolucijskog razvoja čovjeka temelji na brojnim fosilnim ostacima i proučavanju živućih životinjskih vrsta. Međutim, kada je riječ o istraživanju evolucije mozga, postoji jedan problem. Mozak se ne fosilizira, tako da se o njegovu evolucijskom razvoju može zaključivati samo indirektno, na temelju veličina pronađenih lubanja. Veličine tih lubanja potom se rekonstruiraju izradom kalupa od gipsa, s pomoću kojih se procjenjuje volumen lubanje te stoga i volumen mozga. Ta je metoda omogućila prikupljanje informacija o razvoju mozga od pojave *Australopithecusa afarensisa*, otprilike prije 3 do 4 milijuna godina, pa sve do danas. Najpoznatiji je *Australopithecus afarensis* **Lucy**, čije su kosti otkrivene 1974. godine u Etiopiji. Dobila je ime prema pjesmi Beatlesa *Lucy in the sky with diamonds*, koja je glasno svirala u kampu gdje je bio smješten tim istraživača koji su iskopali kosti. Istraživanja njezinih kostiju dovela su do bitnih spoznaja o toj vrsti, a jedna od njih je da su ti naši predci hodali uspravno i da su bili niskog rasta (nešto viši od jednog metra). Pronalazak Lucy je, osim u istraživačkim krugovima, odjeknuo i u javnosti. Važnost njezina pronalaska opisana je u knjizi *Lucy: The Beginning of Humankind*, autora Donalda Johansona, koji ju je i pronašao. Njezine se kosti danas čuvaju u posebnim uvjetima u Nacionalnom muzeju u Addis Ababi u Etiopiji.

Na Slici 3.3. prikazan je pretpostavljeni slijed pojave različitih hominida tijekom evolucijske povijesti, počevši od *Australopithecusa afarensisa*. Iako su se pojavljivale različitim redoslijedom, ne znači da su sve vrste živjele u odvojenim vremenskim razmacima. Primjerice, *Homo habilis* i *Homo erectus* živjeli su u isto vrijeme dug period. Također, već je i spomenuto kako su *Homo sapiens* i *Homo neandertalensis* bili suvremenici.

Istraživač David Geary sa Sveučilišta u Missouriu sažeo je prikupljene informacije o povećanju mozga prikazanih vrsta hominida. Uočio je da se mozak malo povećavao svaki put kad bi se pojavila nova vrsta, s tim da je prvo veće povećanje volumena mozga utvrđeno kod pojave roda *Homo* (*Homo habilis*), otprilike prije 2,5 milijuna godina. Primjerice, *Australopithecus africanus* je imao volumen mozga od oko 500 cm³, dok je prosječni volumen mozga *Homo habilis* bio oko 650 cm³. Osim što je rod *Homo* u usporedbi s rodом *Australopithecus* imao veći mozak, smatra se da je imao i više vijuga i brazdi, što znači da je površina moždane kore bila veća. Mozak se dalje značajno povećao kada se pojavila vrsta *Homo erectus*, s prosječnim volumenom mozga od oko 900 cm³. *Homo erectus* je izrazito važna vrsta za proučavanje evolucije čovjeka jer je to prva vrsta hominida čiji su ostatci pronađeni izvan Afrike (u Kini i Indoneziji). Također se smatra da je to prva vrsta hominida koja je kontrolirala vatru.

(SLIKA 3.3. OVDJE)

Daljnje povećanje mozga, čak do 1500 cm³, uočeno je kod našeg bliskog srodnika, *Homo neandertalensis*, poznatog kao neandertalac. Neandertalac je imao nešto veći mozak od mozga

Homo sapiens. Zvuči nevjerojatno, ali nije pogrešno – neandertalac je uistinu imao veći mozak od nas! Kako je to moguće? Ti su hominidi bili teži i imali su više mišićnog tkiva od čovjeka. Osim toga, živjeli su za vrijeme ledenih doba, a vrste koje žive u hladnijim uvjetima, imaju i veći mozak. Zapravo, neandertalci su uspjeli preživjeti u nekim od najgorih uvjeta poznatih čovjeku. Uspjeli su jer su živjeli u spiljama, kontrolirali vatru i odijevali životinjsku kožu.

Fosilni ostatci ukazuju da su neandertalci i današnji čovjek, *Homo sapiens*, evoluirali od istog pretka te su više tisuća godina bili suvremenici. Genetski nalazi čak pokazuju da su se međusobno razmnožavali. Pronađeno je da moderni ljudi s područja Europe dijele 1 – 4 % DNA s neandertalcima. Istraživači s Max Planck Instituta za evolucijsku antropologiju otkrili su da je moderni čovjek od neandertalaca „naslijedio” gene koji su odgovorni za imunološki sustav. To je vjerojatno pomoglo *Homo sapiensu* da se uspješno obrani od različitih vrsta patogena kada je počeo naseljavati područje Europe. Neki teoretičari evolucije smatraju da su te dvije vrste hominida bile u interakciji desetak tisuća godina tijekom ledenog doba, sve dok se broj neandertalaca nije značajno smanjio prije otprilike 40 000 godina. Tada nestaju svi njegovi tragovi. Ostatci neandertalaca pronađeni su i u Hrvatskoj, na **Hušnjakovom brdu** u Krapini. Iskapanja ostataka trajala su čak šest godina, od 1899. do 1905. Pronađene su kosti više hominida u životnoj dobi od 2 do 40 godina. To je nalazište dalo veliki doprinos europskoj i svjetskoj znanosti o evoluciji čovjeka. Više informacija o hrvatskim neandertalcima možete naći u Muzeju krapinskih neandertalaca u Krapini.

Homo sapiens je nastavio naseljavati područje Europe i nakon izumiranja neandertalaca te se ubrzo razvija u anatomski modernog čovjeka, koji danas ima prosječni volumen mozga oko 1400 cm³. Iako je taj volumen manji od volumena mozga neandertalaca, on je gotovo tri puta veći od volumena mozga današnjih čimpanzi (prosječno oko 400 cm³) i gorila (prosječno oko 500 cm³). Dakle, osim proučavanja fosilnih ostataka, ovakve usporedbe veličine mozga čovjeka i drugih živućih životinjskih vrsta također su bitne u proučavanju evolucije mozga. Sličnost s nekim drugim vrstama ukazuje da imamo zajedničkog pretka i da je grana te vrste u evolucijskom stablu blizu naše grane. Takve usporedbe omogućuju istraživačima da upotpune evolucijsko stablo i otkriju podrijetlo današnjeg čovjeka i složenog živčanog sustava. Što smo ovom metodom saznali do sada?

Usporedbe mozga čovjeka i drugih vrsta kralježnjaka

Bilo bi logično da se evolucijskim razvojem mozak kralježnjaka (Slika 3.4.) sve više i više povećavao. Tako bi ribe koje su se pojavile ranije, trebale imati manji mozak od gmazova koji se pojavljuju nakon njih. Slično, gmazovi bi trebali imati manji mozak od sisavaca jer su se sisavci pojavili kasnije. Istom bismo logikom očekivali da sisavci imaju nešto manji ili jednak mozak kao i današnje ptice jer su se obje vrste pojavile približno u isto vrijeme. Međutim, ptice imaju daleko manji mozak od sisavaca kao što je čovjek. Iz toga proizlazi da evolucijski razvoj nije linearan, odnosno ne može se opisati jednostavnom linijom. Inače, današnje su ptice jedini „živi dinosauri”. One su se razvile od teropoda – vrste dinosaura s kojima dijele brojne zajedničke karakteristike. Najpoznatiji i najstariji blizak srodnik pretku današnjih ptica je **Archaeopteryx**. Najcjelovitiji fosilni primjerak *Archaeopteryxa* nalazi se u Prirodoslovnom muzeju u Berlinu. Pronašao ga je 1874. godine njemački farmer Jakob Niemeyer koji ga je, možda i ne znajući njegovu znanstvenu vrijednost, prodao kako bi mogao kupiti kravu za svoju farmu. Nakon nekoliko različitih vlasnika, taj je dragocjeni fosil dospio do muzeja.

(SLIKA 3.4. OTPRILIKE OVDJE)

Kako naglašava neuroznanstvenik Stephen Marc Breedlove i njegovi suradnici sa sveučilišta u Michiganu, razvoj mozga različitih životinjskih vrsta nije imao linearan slijed jer je evolucija kralježnjaka tekla odvojeno i simultano tijekom više od 200 milijuna godina, baš poput razgranatog evolucijskog stabla. Za demonstraciju odvojenog i simultanog razvoja Breedlove i suradnici daju primjer mozga morskog psa, koji spada u grupu riba. Današnji morski pas ima veći mozak od

primitivnih morskih pasa iz evolucijske povijesti. Međutim, povećanje mozga današnjeg morskog psa nije povezano s povećanjem mozga današnjeg čovjeka koji spada u grupu sisavaca – razvoj morskog psa i čovjeka zapravo su dvije odvojene grane na evolucijskom stablu. Dakle, njihove su evolucijske promjene neovisne iako imaju davnog zajedničkog pretka iz kojeg su se razvili svi kralježnjaci.

Da su svi kralježnjaci međusobno povezani preko spomenutog zajedničkog pretka, govore nalazi da svi mozgovi kralježnjaka imaju istu građu neurona. No mozgovi različitih kralježnjaka razlikuju se po ukupnoj veličini, razgranatosti izdanaka neurona i broju međusobnih veza među neuronima. Isto tako, svi mozgovi kralježnjaka sadrže iste dijelove, ali se također razlikuju u veličini. Primjerice, svaki dio mozga čovjeka ima „svog dvojnika“ u mozgu miša. Pod dvojnikom se misli na osnovu strukture, koja uključuje koru velikog mozga, moždano deblo, srednji mozak, međumozak i slično. Može se reći da su razlike u mozgu različitih vrsta sisavaca kvantitativne prirode, odnosno razlikuju se u veličini, a ne u osnovnoj strukturi. Tako moždana kora kod čovjeka zauzima veći dio cijelog mozga nego kora mozga kod miševa. Dok je moždana kora čovjeka naborana, kod miša je glatka.

Dakle, istraživanja evolucije mozga bila su usmjerena na veličinu mozga. Logično je bilo očekivati da veći mozak označava i veće kognitivne sposobnosti te da bi čovjek trebao biti na vrhu evolucijske ljestvice. Iznenadjenje je uslijedilo kada je otkriveno da slonovi, dupini i plavi kitovi imaju veći mozak od nas, dok je mozak morževa sličan našem. Da podsjetimo, i neandertalci su imali veći mozak od nas, kao i izumrli mamuti. Možemo za primjer uzeti i mozak plavog kita koji je izrazito veći od mozga crvenogrlog kolibrića. Unatoč toj razlici, obje vrste pokazuju iznimno složen sklop ponašanja: imaju složeno glasanje, brane svoj teritorij, zavode partnere, odgajaju svoje potomke i migriraju u daleke krajeve. Iz toga slijedi da veličina mozga ne govori mnogo o kognitivnim sposobnostima vrste.

Kada su istraživači shvatili da apsolutna veličina mozga ipak nije dobra mjera sposobnosti i inteligencije vrste, uveli su novu mjeru – stavili su u omjer težinu mozga i težinu tijela. Što je mozak teži u odnosu na tijelo, omjer je veći, i obrnuto. Pa izračunajmo koliko taj omjer iznosi kod čovjeka. Težina mozga je 1,4 kg, a tijela u prosjeku 75 kg. $1,4/75 = 1,86\%$. Omjer kod čimpanzi iznosi 0,88 % (0,4 kg/45 kg), što ukazuje da ljudi imaju razvijenije sposobnosti od svojeg bliskog srodnika. Iako se ta formula čini logičnom, ona također pokazuje da omjer kod male roveke iznosi čak 10 % (3 g/30 g = 10 %)! To je inače najveći omjer nađen kod životinja i zapravo nam govori da bi roveke trebale biti pet puta inteligentnije od nas. Dakle, formula očito nije dovoljno dobra. Istraživači su se potom zapitali kakav je općeniti odnos između težine tijela i težine mozga različitih vrsta. Kao odgovor na to pitanje, razvili su tzv. **kvocijent encefalizacije**. Navedeni je kvocijent mjera *relativne težine*, umjesto apsolutne težine mozga. Dobiva se kao omjer stvarne težine mozga i predviđene težine mozga kakvu bismo očekivali za vrstu određene težine tijela. Pojednostavljeno, recimo da znamo da riba koja teži 100 grama ima mozak prosječne težine od 0,1 gram. Ako pretpostavimo da ribe i sisavci imaju jednaku inteligenciju i sposobnosti, tada bismo očekivali da i sisavac koji teži 100 grama ima mozak od 0,1 gram. Međutim, istraživači su uočili da sisavac koji teži 100 grama (npr. miš) ima u prosjeku mozak težine oko 1 gram, što je 10 puta teže od mozga ribe u našem primjeru. Dakle, u ovom primjeru sisavci imaju veći kvocijent encefalizacije od riba. Jednako kao što možemo uspoređivati kvocijente encefalizacije različitih razreda životinja (ribe vs. sisavci), možemo uspoređivati kvocijente različitih vrsta unutar istog razreda (npr. čovjek vs. miš unutar razreda sisavaca). Takve su usporedbe dovele do saznanja da čovjek ima najveći kvocijent encefalizacije u usporedbi sa svim drugim vrstama. U tablici 3.1. možete vidjeti koliko iznose kvocijenti za različite vrste prema istraživaču Cairòu.

Tablica 3.1. Kvocijent encefalizacije za različite vrste

Vrsta	Kvocijent encefalizacije
Čovjek	6,56
Velika pliskavica	5,55
Makaki majmun	3,15

Vrsta	Kvocijent encefalizacije
Pavijan	2,81
Čimpanza	2,63
Gorila	1,75
Lav	0,73
Tigar	0,68
Plavi kit	0,38

Dakle, na temelju toga možemo reći da ljudi imaju najveći mozak u relativnom smislu. Razlika u veličini mozga čovjeka i ostalih životinja uglavnom proizlazi iz većeg prednjeg dijela frontalnog režnja te većih asocijativnih područja koja sadrže veći broj neurona nego kod ostalih primata. Razvoj moždane kore, odnosno njezina prednjeg dijela frontalnog režnja, čovjeku je omogućio visoke kognitivne sposobnosti, apstraktno mišljenje, složenu jezičnu komunikaciju, stvaranje širokih društvenih mreža, industrijsku i računalnu revoluciju, let u svemir i slično. Povećanje određenih dijelova prednje moždane kore, kao i veza između pojedinih područja, dovelo je do razvoja sposobnosti koje nas čine ljudima. Antropolog i evolucijski psiholog Robin Dunbar sa Sveučilišta u Oxfordu smatra da je do povećanja moždane kore došlo da bi se ljudi uspješno snašli u velikoj društvenoj mreži i održavali odnose u zajednicama. Navedeno je poznato kao **hipoteza društvenog mozga**. Dunbar je utvrdio da postoji povezanost između veličine zajednice, učestalosti međusobnog druženja i veličine prednjeg dijela moždane kore. Što su zajednice veće, potrebno je procesirati više informacija, zbog čega je potreban i veći dio moždane kore. Vezano za uspješno preživljavanje u takvim složenim društvenim zajednicama, našim je predcima od iznimne važnosti bilo razumjeti namjere drugih članova zajednice te njihovu spremnost na suradnju. Smatra se da je suradnja članova zajednice tijekom lova, obrane od predatora, traženja hrane i slično, univerzalna karakteristika koja je nastala pojavom roda *Homo*. Kako bi suradnja bila uspješna, naši su predci morali biti sposobni detektirati varalice, odnosno članove zajednice koji nisu spremni za suradnju. Uistinu, čini se da je tijekom evolucijske povijesti nastao modul u mozgu upravo za prepoznavanje varalica i laži. Bitno je napomenuti da se, kada se govori o modulu, ne misli na specifičan dio mozga koji je moguće prepoznati tehnikama oslikavanja mozga, već o složenom sustavu i mreži neurona u živčanom sustavu. Navedeni je modul samo jedan od brojnih evolucijskih adaptacija mozga koje rješavaju specifične probleme iz prošlosti ljudskih predaka. Pretpostavlja se da postoje i druge slične adaptacije kao što su mogućnost prepoznavanja lica, detektiranje emocionalnih ekspresija, pa čak i doživljavanje ljubomore. Smatra se da je ljubomora kao složena emocija evoluirala s ciljem detektiranja i uklanjanja prijetnje trenutnoj ljubavnoj vezi, što je povećavalo vjerojatnost uspješnog razmnožavanja i prenošenja gena na sljedeće generacije. Zanimljivo, brojna istraživanja pokazuju da muškarci i žene različito reagiraju na različite oblike prijetnje vezi. Nalazi ukazuju da je muškarac ljubomorniji na seksualnu nevjeru partnerice. Smatra se da je to zbog toga što je time ugrožena njegova sigurnost u očinstvo te je veća vjerojatnost ulaganja u potomstvo koje nije njegovo. S druge strane, žena je uvijek sigurna da je dijete njezino, ali riskira partnerovo napuštanje i gubitak njegove potpore. Vjerojatnost napuštanja je veća ako se muškarac zaljubi u drugu ženu te se pretpostavlja da su žene tijekom evolucije razvile posebnu osjetljivost na znakove emocionalne nevjere. Svi ovi i slični moduli u živčanom sustavu razvijali su se tijekom evolucijske povijesti jer su povećavali vjerojatnost uspješnog preživljavanja i razmnožavanja. Iako čovjek ima relativno najveći mozak, nisu svi dijelovi njegova mozga veći od dijelova mozga drugih životinja. Neki dijelovi mozga su kod čovjeka manji. Primjerice, njušna lukovica, struktura smještena u prednjem mozgu koja je važna za osjet njuha, značajno je veća kod pasa i koza. Slično, područja mozga zadužena za lokalizaciju i prepoznavanje zvukova velika su kod šišmiša i dupina. Također je bitno spomenuti da to što čovjek ima relativno najveći mozak ne znači ujedno da je najprilagođeniji i najposposobniji od svih ostalih vrsta na planetu. Sve su druge životinje, kao i čovjek, dobro prilagođene okolini u kojoj žive. Upravo je ta okolina dovela do mozga kakvog danas poznajemo kod čovjeka i svih ostalih životinjskih vrsta. Primjerice, okolina se može razlikovati po dostupnosti hrane za životinje.

Zanimljivo je da životinje koje žive u okolini u kojoj hrana nije lako dostupna, imaju veće mozgove. Zašto je to tako? Većina vrsta veliku količinu energije i vremena troši na pronalaženje hrane i koristi različite strategije kako bi došla do nje. Što je hranu teže naći u okolini, strategije moraju biti složenije. Zbog toga vrste koje teže pronalaze hranu imaju i veće mozgove koji im omogućuju složene strategije.

Prednosti većeg mozga su jasne – veći mozak omogućava širok raspon različitih sposobnosti. Međutim, neuroznanstvenik Breedlove naglašava da veliki mozak ima nekih svojih nedostataka. Da bi se razvio veći mozak, potreban je duži period trudnoće, što može predstavljati problem za majku. Nadalje, veliki mozak zahtijeva i veću lubanju, što može komplicirati porod. Komplikacije mogu nastati ako je lubanja prevelika da prođe kroz uski porođajni kanal, posebice ako majka ima usku zdjelicu. U tom slučaju i dijete i majka mogu biti u životnoj opasnosti. Ipak, današnji napredak medicine u području ginekologije i opstetricije uvelike smanjuje vjerojatnost negativnih ishoda tijekom poroda. Primjerice, danas se veliki broj poroda obavlja carskim rezom, zbog čega i žene s jako uskom zdjelicom mogu bez većih poteškoća roditi zdravo dijete. Istraživači Mitteroecker i suradnici sa Sveučilišta u Beču smatraju da je sve veći broj poroda carskim rezom mogao dovesti do promjena u ljudskoj evoluciji. Autori objašnjavaju da su tijekom evolucijske prošlosti žene s uskom zdjelicom imale manju šansu preživljavanja tijekom poroda. U isto vrijeme, prirodni je odabir djelovao tako da se rađaju djeca s većom lubanjom jer su velika novorođenčad ujedno imala i veću šansu preživljavanja. Dakle, riječ je o svojevrsnom konfliktu – velika lubanja djeteta mogla je dovesti u opasnost život roditelja, ali u isto je vrijeme mogla dovesti i do veće kasnije adaptibilnosti djeteta, što je u literaturi poznato kao **opstetricijska dilema**. Navedeno znači da je morao postojati „kompromis“ između veličine zdjelice majke i veličine djeteta da bi oboje uspješno preživjeli. Moguće je da je carski rez „poremetio“ taj kompromis jer danas i žene s uskom zdjelicom uspješno rađaju veliku novorođenčad, prenoseći gene na svoje kćeri koje će vjerojatno također imati usku zdjelicu. Moguće je da se zbog toga sve više rađaju i djeca s većom lubanjom, jer velika lubanja više nije prijetnja uspješnom porodu. Ta je mogućnost uistinu zanimljiva, a buduća će istraživanja svakako dati uvid u stvarne podatke te otkriti koliko su uistinu veliki efekti carskog reza na evoluciju čovjeka.

Postoje i drugi problemi koji se tiču evolucijskog razvoja mozga. Prvo, da bi mozak dosegao veličinu kao kod odraslog čovjeka, mora se razvijati i nakon rođenja, što znači da je dijete duže ovisno o majci. Nadalje, naš mozak troši jako mnogo energije. U prvom poglavlju susreli ste se s podatkom da taj organ troši 20 % naše energije iako zauzima samo 2 % naše mase. Uzevši u obzir veliku količinu energije koju mozak troši za svoj rad, možda ste među onima koji su se zapitali je li moguće napornom mentalnom aktivnošću (npr. učenjem za ispit) potrošiti više energije te time i više kalorija. Konačno, može li se tako smršavjeti? Ako ste se to zapitali, niste jedini, ali odgovor je nažalost negativan – rješavanje statističkih zadataka neće ukloniti efekte čipsa koji ste pojeli. Profesor David Levitsky s Cornell University objasnio je da povećanje mentalne aktivnosti uistinu povećava potrošnju energije i gubljenje kalorija – ali samo do 10 kalorija dnevno. To znači da bi bilo potrebno nekoliko godina da se promijeni broj na vagi. A zamislite samo kako bi bilo zabavno da možemo smršavjeti ležeći na kauču i rješavajući složene matematičke jednadžbe.

Sada kada znamo kako se mozak razvio tijekom evolucijske povijesti, pitanje je što se događa s mozgom posljednjih desetak tisuća godina. Je li se još povećao ili je ostao isti? Mijenja li se još uvijek ili je razvoj stao pojavom modernog čovjeka?

Mozak modernog čovjeka

Istraživanja koja je proveo profesor John Hawks sa Sveučilišta u Winsconsinu pokazuju da se u posljednjih 20 000 godina mozak modernog čovjeka – smanjuje! Hawks daje zapanjujuće podatke o brzini smanjivanja mozga: ako se smanjivanje nastavi jednakim tempom, u sljedećih 20 000 godina naš će mozak biti veličine mozga *Homo erectusa*. Naravno, taj je podatak samo ilustracija brzine smanjivanja, zapravo je malo vjerojatno da će se to uistinu i dogoditi. Neovisno o tome, činjenica jest

da je došlo do malog smanjenja veličine mozga i postavlja se pitanje zašto. Nekoliko je mogućih razloga. Prvo, prosječna veličina tijela modernih ljudi smanjila se tijekom posljednjih 10 000 godina. Kako je ranije spomenuto, veća masa tijela uglavnom je povezana s većim mozgom. Nadalje, u posljednjih 20 000 godina otkako se mozak smanjuje, nastupilo je razdoblje holocena koje je obilježeno višim temperaturama i toplijim klimatskim uvjetima. Toplija je klima pak povezana s manjim mozgom. Christopher Stringer, paleoantropolog iz Prirodoslovnog muzeja u Londonu predlaže mogućnost da je način života modernog čovjeka doveo do smanjenja mozga. Na primjer, pripitomljene životinje imaju manje mozgove od svojih srodnika koji žive u divljini, vjerojatno jer ne trebaju promišljati o strategijama pronalaska hrane i izbjegavanju neprijatelja. Ne treba dodatno pojašnjavati da je moderni čovjek danas poprilično „pripitomljen“ i zaštićen u svojem domu za razliku od prvih *Homo sapiens*, što je možda dovelo do smanjenja njegova mozga.

Kognitivni znanstvenik i evolucijski psiholog David Geary objašnjava svoju teoriju zašto se mozak smanjuje. Za to ćemo pojašnjenje kratko ponoviti kako evolucija funkcionira. Dakle, ako se neki pojedinci iz nekog razloga više razmnožavaju, logično je da imaju i više potomaka koji nasljeđuju njihove gene. Posljedično, tijekom mnogo generacija frekvencija gena tih pojedinaca u populaciji će se povećati. Naši predci koji su imali veći mozak, bili su uspješniji u preživljavanju i razmnožavanju te je stoga došlo do povećanja mozga. Međutim, Geary smatra da to više nije slučaj jer je posljednjih desetak tisuća godina čovjek počeo stvarati velike društvene zajednice, živjeti u udobnosti svojeg doma u gušće naseljenim područjima te je uveo podjelu rada i učinkovitiji pronalazak i uzgoj hrane. Od tada se uspješno mogu razmnožavati i ljudi s manjim mozgom i nižih sposobnosti. Na tu je ideju Geary došao kada je istraživanjem utvrdio da ljudi u gušće naseljenim područjima imaju manju lubanju i vjerojatno manji mozak. To ga je navelo na zaključak da razvojem složenih društvenih zajednica ljudi ne moraju imati velike adaptivne sposobnosti da bi preživjeli jer im pomažu drugi članovi zajednice. Takav je stil života poprilično različit od života naših predaka čiji je život ovisio o uspješnim strategijama pronalaska hrane, lovu i izbjegavanju predatora. David Geary također na duhovit način svoju teoriju o smanjenju mozga povezuje s filmom *Idiocracy* iz 2006. godine, redatelja Mikea Judgea. U filmu se Joe Bauers, kojeg glumi Luke Wilson, budi iz hibernacije nakon 500 godina i shvaća da je najpametnija osoba u Americi jer se cijela populacija pretvorila u neinteligentne ljude. Dakako, to se nije zapravo dogodilo s modernim čovjekom, ali je zabavan znanstveno-fantastični prikaz koji vrijedi pogledati. Čini se da još uvijek nemamo odgovor na pitanje zašto se mozak smanjio i kakav će biti u budućnosti, no ta problematika svakako predstavlja izazov za daljnja istraživanja. Osim toga, zasigurno nas čekaju nova otkrića koja će upotpuniti sliku našeg evolucijskog stabla i dovesti do novih spoznaja o evoluciji ovog najkompleksnijeg organa modernog čovjeka. Ova su istraživanja iznimno važna jer su milijuni godina evolucije doveli do mozga kakvog imamo danas i oblikovali naše cjelokupno ponašanje.

Zaključci

1. Evolucija živih bića proces je tijekom kojeg se događaju postupne promjene u genima koje se prenose iz generacije u generaciju. Prirodni odabir označava proces prenošenja gena povezanih s većim preživljavanjem na iduću generaciju. Pod umjetnim odabirom podrazumijevaju se promjene učestalosti gena u populaciji, koje se događaju pod utjecajem čovjeka. Vrstu možemo definirati kao skup genetski sličnih jedinki koje se mogu međusobno razmnožavati.

2. Evolucija se može prikazati kao razgranato stablo na kojem najmanja grančica predstavlja jednu vrstu, dok zajednička grana na kojoj se nalazi više manjih grančica predstavlja zajedničkog pretka. Unutar skupine kraljeznjaka prvi su se sisavci pojavili otprilike prije 180 milijuna godina. Sisavci se dijele na redove, kao što je primjerice red primata. Oni se dalje dijele u porodice, od kojih jednu čine hominidi koji se dalje dijele u dva roda: *Australopithecus* i *Homo*. Čovjek, *Homo sapiens*, spada u rod *Homo*, a najvjerojatnije se razvio iz jedne vrste *Australopithecusa*.

3. Istraživanja evolucijskog razvoja čovjeka temelje se na proučavanjima fosilnih ostataka i živućih životinjskih vrsta. O evolucijskom razvoju mozga zaključuje se indirektno na temelju veličina pronađenih lubanja. Lucy je najpoznatiji *Australopithecus aferensis* čije su kosti otkrivene u Etiopiji 70-ih godina prošlog stoljeća. S pojavom novih vrsta njihov mozak se povećavao, s tim da je prvo značajnije povećanje volumena mozga utvrđeno kod pojave roda *Homo* otprilike prije 2,5 milijuna godina. Mozgovi modernog čovjeka imaju prosječan volumen oko 1400 cm³.

4. Mozgovi različitih kralježnjaka razlikuju se u ukupnoj veličini, razgranatosti izdanaka i broju sinaptičkih veza među neuronima. Kvocijent encefalizacije predstavlja mjeru relativne težine mozga, a dobije se kao omjer stvarne težine mozga i predviđene težine mozga kakvu bismo očekivali za vrstu određene težine tijela. Usporedbe kvocijenata encefalizacije različitih vrsta rezultirale su spoznajom da čovjek u usporedbi sa svim drugim vrstama ima najveći mozak u relativnom smislu. U usporedbi s drugim primatima, čovjek ima veće prednje dijelove frontalnog režnja, a njegova asocijativna kortikalna područja sadrže veći broj neurona. Navedeno mu je omogućilo visoke kognitivne sposobnosti, apstraktno mišljenje i jezičnu komunikaciju. Hipoteza društvenog mozga pretpostavlja povećanje moždane kore kako bi se ljudi uspješno snašli u većoj društvenoj mreži i kako bi održavali odnose u zajednicama. Iako veći mozak omogućava širok raspon različitih sposobnosti, za njegov razvoj potreban je duži period trudnoće te veća lubanja. Opstetrijska dilema pretpostavlja kompromis između veličine zdjelice majke i veličine djeteta kako bi oboje uspješno preživjeli porod.

5. Posljednjih se 20 000 godina mozak modernog čovjeka smanjuje. Nekoliko je mogućih razloga: topliji klimatski uvjeti, smanjenje tjelesne mase, način života modernog čovjeka, život u gušće naseljenim područjima.

Testirajte se

1. Navedite i opišite neke primjene umjetnog odabira.
2. Koje su sve moguće prednosti uspravnog u usporedbi s četveronožnim hodaњem za ljude?
3. Koji su mogući razlozi zbog kojih je neandertalac imao veći mozak od današnjeg čovjeka?
4. Razmislite koji su sve mogući nedostaci i posljedice evolucijskog povećanja mozga.
5. Navedite hipotetske uzroke koji su mogli utjecati na smanjenje mozga suvremenog čovjeka.

Preporučena dodatna literatura

Miller, G. (2007). *Razum i razmnožavanje: Kako je izbor seksualnih partnera oblikovao ljudsku narav*. Zagreb, Hrvatska: Algoritam.

Miller, J. i Van Loon, B. (2010). *Introducing Darwin: A Graphic Guide*. United Kingdom: Icon Books Ltd.

Ridley, M. (2004). *Evolucija: klasici i suvremene spoznaje*. Zagreb: Naklada Jasenski i Turk.

Važni pojmovi

Archaeopteryx Najstariji i najpoznatiji blizak srodnik pretku današnjih ptica.

Evolucija Proces tijekom kojeg se događaju postepene promjene u genima koji se prenose iz generacije u generaciju.

Hipoteza društvenog mozga Pretpostavka da je do povećanja moždane kore došlo kako bi se ljudi uspješno snašli u velikoj društvenoj mreži i održavali odnose u zajednicama.

Hušnjakovo brdo Hrvatsko pronalazište ostataka neandertalaca koje je dalo veliki doprinos europskoj i svjetskoj znanosti o evoluciji čovjeka.

Kvocijent encefalizacije Mjera relativne težine mozga koja se dobiva kao omjer stvarne težine mozga i predviđene težine mozga kakvu bismo očekivali za vrstu određene težine tijela.

Lucy Najpoznatiji *Australopithecus aferensis*, čiji je pronalazak doveo do bitnih spoznaja o toj vrsti, a jedna od njih je da su ti naši predci hodali uspravno i da su bili niskog rasta (nešto viši od jednog metra).

Opstetrichijska dilema Svojevrsni konflikt između veličine lubanje novorođenčeta koja može dovesti u opasnost život roditelja te istovremeno može dovesti do veće adaptibilnosti djeteta s većom lubanjom. Navedeno znači da je morao postojati „kompromis“ između veličine zdjelice majke i veličine djeteta da bi oboje uspješno preživjeli.

Prirodni odabir Povećanje učestalosti pojedinih gena u populaciji koji su povezani s većom vjerojatnosti preživljavanja, odnosno smanjenje učestalosti onih koji su povezani s manjom vjerojatnosti preživljavanja.

Umjetni odabir Promjene učestalosti pojedinih gena u populaciji pod utjecajem čovjeka.

Vrsta Skup genetski sličnih jedinki koje se mogu međusobno razmnožavati.

Literatura

Breedlove, S. M., & Watson, N. V. (2013). *Evolution of the Brain and Behavior*. In S. M. Breedlove, & N. V. Watson (Eds.), *Biological Psychology: An Introduction to Behavioral, Cognitive, and Clinical Neuroscience* (pp. 151-178). Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc. Publishers.

Buss, D. M. (2013). Sexual jealousy. *Psihologijske teme*, 22(2), 155-182.

Cairó, O. (2011). External measures of cognition. *Frontiers in human neuroscience*, 5(108), 1-9.

Dannemann, M., Andrés, A. M., Kelso, J. (2016). Introgression of Neandertal- and Denisovan-like Haplotypes Contributes to Adaptive Variation in Human Toll-like Receptors. *American Journal of Human Genetics*, 98, (1), 22-33.

Deschamps, M., Laval, G., Fagny, M., Itan, Y., Abel, L., Casanova, J. L., Ptin, E., Quintana-Murci, L. (2016). Genomic signatures of selective pressures and introgression from archaic hominins at human innate immunity genes. *The American Journal of Human Genetics*, 98(1), 5-21.

Geary, D. C. (2005). *The origin of mind: Evolution of brain, cognition, and general intelligence*. American Psychological Association.

Hofman, M. A. (2014). Evolution of the human brain: when bigger is better. *Frontiers in neuroanatomy*, 8, 15.

Johanson, D. i Edey, M. A. (1990). *Lucy: The beginnings of humankind*. New York, New York: Simon and Schuster.

Kaas, J. H. (2012). The evolution of neocortex in primates. *Progress in brain research*, 195, 91-102.

Kavoi, B. M., & Jameela, H. (2011). Comparative morphometry of the olfactory bulb, tract and stria in the human, dog and goat. *International Journal of Morphology*, 29(3). 939-946.

Nieuwenhuys, R., Ten Donkelaar, H. J. i Nicholson, C. (1998). *The Central Nervous System of Vertebrates*. Berlin, Germany: Springer.

Pinel, J. P. J. (2000). *Biološka psihologija*. Jastrebarsko: Naklada Slap.

Stone, V. E., Cosmides, L., Tooby, J., Kroll, N. i Knight, R. T. (2002). Selective impairment of reasoning about social exchange in a patient with bilateral limbic system damage.

Proceedings of the National Academy of Sciences, 99(17), 11531-11536.

Stringer, C. Why Have Our Brains Started to Shrink?

URL: <https://www.scientificamerican.com/article/why-have-our-brains-started-to-shrink/>

Popis slika

C:\Users\Pavle\Desktop\Ilustracije\3.1.jpg

Slika. 3.1. Ilustracija evolucijskog stabla

C:\Users\Pavle\Desktop\Ilustracije\3.2.jpg

Slika 3.2. Biološka kvalifikacija današnjeg čovjeka.

C:\Users\Pavle\Desktop\Ilustracije\3.3.jpg

Slika 3.3. Pojednostavljen prikaz evolucije današnjeg čovjeka

Slika 3.4. Pojednostavljen prikaz evolucije kralježnjaka

6. POGLAVLJE

6. DEKLARATIVNO PAMĆENJE I MOZAK

Lorena Ivanov

U ovom poglavlju naučit ćemo:

- o podjeli dugoročnog pamćenja
- o poznatim modelima pamćenja
- o biološkoj osnovi pamćenja
- o ulozi pojedinih dijelova mozga u deklarativnom pamćenju

Iako smo ponekad nezadovoljni vlastitim pamćenjem jer nam se čini da neke informacije teško pamtimo i/ili ih brzo zaboravljamo, ono u većini slučajeva jako dobro funkcionira. Prisjetimo se samo ogromne količine informacija s kojima baratamo svakodnevno, od onih koje nam omogućavaju da ujutro pripremimo kavu i pročitamo vijesti, pričamo s prijateljima o događajima proteklog vikenda i pravimo planove za naredni tjedan, do svih onih koje nam osiguravaju usvajanje znanja i uspješno obavljanje posla koji radimo. Gotovo da nema aktivnosti koju u tijeku dana obavljamo, a da ne uključuje procese pamćenja. Kako pamćenje definiramo? **Pamćenje** se određuje kao mogućnost usvajanja, zadržavanja i korištenja informacija. Kako bi naša svakodnevica izgledala kad ne bismo mogli usvajati nove informacije niti se sjetiti događaja iz prošlosti, pokazuje nam primjer Clivea Wearinga, talentiranog glazbenika kod kojeg je zbog bolesti došlo do oštećenja mozga. Kao posljedica oštećenja mozga kod Clivea se razvila **retrogradna amnezija** koja se odnosi na nemogućnost prisjećanja događaja iz prošlosti, ali i **anterogradna amnezija**, tj. nemogućnost stvaranja novog dugotrajnog pamćenja. Tako Clive nije čitao knjige, gledao televizijski program ili sudjelovao u razgovoru, jer nije mogao pratiti radnju. On bi za nekoliko sekundi ili minuta zaboravio što se prethodno događalo ili o čemu se govorilo. Ako bi izašao iz svoje sobe, više se nije znao vratiti, a svaki put kad bi se njegova supruga pojavila, veselio se kao da ju nije vidio godinama iako je izbivala iz sobe tek koju minutu. Iako se nekih događaja iz svoje daljnje prošlosti u manjoj mjeri mogao sjetiti, uz nemogućnost stvaranja novih sjećanja, Clive je mogao živjeti samo u jednom kratkom trenutku sadašnjosti. Ovaj i slični primjeri govore nam koliko je pamćenje važno za naše svakodnevno funkcioniranje.

Deklarativno pamćenje

Spoznaja o važnosti pamćenja za funkcioniranje čovjeka davno je potaknula interes istraživača za proučavanje procesa pamćenja kao i područja mozga koja leže u osnovi tih procesa. U ovom poglavlju bavit ćemo se prvenstveno dosadašnjim spoznajama o biološkoj osnovi deklarativnog pamćenja. Naime, jedna od široko prihvaćenih podjela vrsta dugotrajnog pamćenja jest na deklarativno i nedeklarativno pamćenje. **Deklarativno pamćenje** uključuje pamćenje različitih činjenica i događaja o kojima možemo svjesno izvijestiti. Stoga se ta vrsta pamćenja još naziva eksplicitno pamćenje. S druge strane, **nedeklarativno pamćenje** odnosi se na pamćenje o tome kako nešto učiniti. Kako se

naše znanje o tome kako nešto učiniti najčešće reflektira u izvedbi nekog ponašanja i bez svjesnog dosjećanja, ta se vrsta pamćenja zove još implicitno pamćenje.

Deklarativno pamćenje po svojim je karakteristikama fleksibilnije od nedeklarativnog, a zanimanje istraživača i kliničara dodatno je potaknuto činjenicom da se posljedice oštećenja mozga neusporedivo češće očituju u poteškoćama u deklarativnom u odnosu na nedeklarativno pamćenje. Na primjer, kod spomenutog slučaja Clivea Wearinga, unatoč tome što je imao vrlo oskudno sjećanje na svoju prošlost i nije bio u stanju zapamtiti da je supruga izašla iz njegove sobe tek nekoliko minuta prije nego što se ponovno vratila (deklarativno pamćenje), bio je u stanju na klaviru svirati složene kompozicije koje je znao i prije bolesti, pa čak i učiti nove (nedeklarativno pamćenje).

Tulving je 1972. godine podijelio deklarativno pamćenje na semantičko i epizodičko. Tako **semantičko pamćenje** uključuje sve vrste općeg znanja, bilo da je riječ o riječima bilo o konceptima, činjenicama ili vjerovanjima. Ono što je zajedničko takvoj vrsti znanja jest da su ona potpuno neovisna o specifičnim iskustvima i kontekstu u kojem su bila usvajana. Drugim riječima, njih se dosjećamo bez sjećanja na okolnosti u kojima su stečena. **Epizodičko pamćenje** odnosi se na pamćenje događaja i njihovih vremenskih i prostornih odnosa. Na primjer, znanje o tome koji je glavni grad Hrvatske, dio je našeg semantičkog pamćenja jer se odnosi na činjenicu koja nije povezana s nekim našim specifičnim iskustvima. Međutim, sjećanje na boravak u Zagrebu prošlog mjeseca radi nekog koncerta jest specifično iskustvo i dio je našeg epizodičkog pamćenja. Na primjeru Clivea Wearinga možemo uočiti da su njegovi problemi bili izraženiji s epizodičkim pamćenjem, jer se nije sjećao da je nedavno vidio svoju suprugu, dok je istovremeno mogao komunicirati s njom koristeći se semantičkim pamćenjem. Tulving je mišljenja da pojam vremena mogu shvatiti isključivo ljudi te da zbog toga epizodičko pamćenje postoji samo kod ljudi. Naime, on kaže da uvijek, kad se prisjećamo nekog događaja iz prošlosti, moramo „putovati kroz vrijeme“. Međutim, ima i drukčijih mišljenja. Epizodičko pamćenje odnosi se na informacije o tome gdje, kada i što se dogodilo. Shvaćeno u tom smislu čini se da i ponašanje nekih životinja udovoljava tom kriteriju. U jednom od svojih eksperimenata Clayton i Dickinson promatrali su ponašanje jedne vrste ptica bliskih vranama, kalifornijske šojke (lat. *Aphelocoma coerulescens*). Šojkama su dopustili da sakriju dvije vrste hrane. Jednu vrstu koju vole više, ali koja relativno brzo propada (crve) i drugu vrstu koju manje preferiraju, ali koja traje duže (kikiriki). Zanimljivo je da su ptice, kad su imale priliku, odlazile po određeni tip hrane u ovisnosti o vremenu proteklom od skrivanja. Ako je vrijeme između skrivanja i traženja hrane bilo kratko, odabirale su više preferiranu hranu, ali ako je proteklo više vremena, odlazile su po manje preferiranu hranu. Kao da su ptice znale koliko je vremena proteklo od skrivanja hrane i da ju nema potrebe tražiti jer je u međuvremenu propala. Takvi nalazi sugeriraju mogućnost da epizodičko pamćenje ipak nije karakteristika isključivo ljudi. Zašto je uopće potrebno razlikovati semantičko od epizodičkog pamćenja? Istraživanja pokazuju da za to postoje opravdani razlozi. Epizodičko se odnosi na specifične događaje, a semantičko na općenite činjenice i generalizacije. U semantičkom pamćenju informacije su organizirane u shemama i kategorijama, a u epizodičkom kronološki i prostorno. Kod semantičkog su izvor informacija apstrakcije ili generalizacije, a kod epizodičkog osobno iskustvo. U većini slučajeva amnezije više stradava epizodičko pamćenje, dok semantičko ostaje očuvano. Tijekom starenja također dolazi do ranijeg propadanja epizodičkog pamćenja u odnosu na semantičko. Dodatno, istraživanja mozga pokazuju, kao što ćemo vidjeti malo kasnije, da su različita područja aktivna tijekom kodiranja i pronalaženja informacija u epizodičkom u odnosu na semantičko pamćenje. Međutim, prije nego što prijedemo na rezultate dosadašnjih istraživanja o područjima mozga uključenim u pamćenje, podsjetit ćemo na osnovne spoznaje i termine u području pamćenja. Naime, rezultati brojnih istraživanja rezultirali su postavljanjem više hipotetskih modela kojim se pokušava objasniti kako je pamćenje organizirano i kako funkcionira.

Modeli pamćenja

Model triju skladišta pamćenja

Jedan od najpoznatijih modela jest model triju skladišta pamćenja koji su na Sveučilištu Stanford razvili Richard Atkinson i njegov student Richard Shiffrin 1968. godine. Prema tom modelu razlikujemo senzorno, kratkoročno i dugoročno pamćenje. Sve informacije koje primamo našim osjetilima vrlo se kratko u nepromijenjenom obliku zadržavaju u senzornom pamćenju. Smatra se da je uloga senzornog pamćenja u tome da zadrži informacije dovoljno dugo kako bi se izvršilo prepoznavanje određenih karakteristika podražaja. Postoje različita senzorna pamćenja za različite osjetilne modalitete, a najviše se ispitivalo vidno (ikoničko) i slušno (ehoičko) senzorno pamćenje. Istraživanjima je ustanovljeno da vidno senzorno pamćenje traje oko 1/3 sekunde, a slušno oko 2 sekunde. Pretpostavlja se da ustanovljene razlike u dužini trajanja dviju vrsta senzornih pamćenja odražavaju specifične zahtjeve tih osjetnih modaliteta. Naime, dok gledamo neku sliku, na primjer zalazak sunca, zahvaćamo više informacija odjednom. Istovremeno vidimo sunce, oblake, boje i oblike, odnosno informacije integriramo prostorno. S druge strane, kad slušamo što nam netko govori, ne možemo istovremeno obuhvatiti toliko informacija kao što to možemo gledanjem, jer se integracija tih informacija odvija kroz vrijeme. Tako slušno senzorno pamćenje traje duže od vidnog da bismo imali dovoljno vremena primiti podražaje koji nam stižu određenim osjetilnim modalitetom. Samo dio informacija koje se u nekom trenutku nalaze u senzornom pamćenju ide u daljnju obradu. One koje su iz nekog razloga privukle našu pažnju, prijeći će u kratkoročno pamćenje (KTP). Kratkoročno pamćenje ima nekoliko funkcija. Ako informaciju nemamo namjeru zadržati u dugoročnom pamćenju, ponavljat ćemo je onoliko dugo koliko nam je potrebna i nakon toga je se više nećemo sjećati. Međutim, ako se želimo njome koristiti kasnije, pokušat ćemo ju pripremiti za pohranu u dugoročno pamćenje. To činimo s pomoću procesa **kodiranja** kojim se informacije iz okoline preoblikuju tako da čine smislenu cjelinu za onog tko informaciju pohranjuje. Pritom se koristimo različitim kodovima. Najčešći su: vidni kod koji često koristimo kad nešto gledamo tako da stvaramo mentalnu predodžbu, odnosno reprezentaciju onog što smo vidjeli, fonološki kod koristimo ako želimo zapamtiti nešto što slušamo, a uključuje zvučnu reprezentaciju onog što smo čuli i semantički kod kojim pokušavamo zahvatiti značenje nekog svojeg iskustva. U kratkoročnom pamćenju najprisutniji je fonološki kod, posebno kad je riječ o pamćenju riječi i tekstova. To je zbog toga što riječi, dok ih slušamo, u sebi ponavljamo kako bismo dobili nešto dodatnog vremena i time povećali vjerojatnost njihova uspješnog kodiranja i pohranjivanja. U procesu kodiranja često koristimo više kodova istovremeno. Naime, pri promatranju slike koju možemo imenovati, osim vidnog koda koristimo i fonološki kod, jer ćemo osim što vidimo, na primjer, mačku, istovremeno u sebi i izgovarati riječ mačka. Tako ćemo pri pohranjivanju koristiti dva koda i time zaista povećavamo vjerojatnost zapamćivanja, što ćemo vidjeti poslije u tekstu. Iz rezultata takvih istraživanja proizašli su savjeti i tehnike za poboljšanje pamćenja. Tako neke mnemotehnike, kako zovemo tehnike za poboljšanje pamćenja, uključuju stvaranje slikovnih predodžbi pri, na primjer, učenju riječi u stranom jeziku ili nekim drugim sličnim prilikama.

Da bismo informacije uspješno kodirali, odnosno zapamtili tako da ih kasnije možemo pronaći, koristimo se različitim strategijama. Najjednostavnija je strategija ponavljanje. Informacije u kratkoročnom pamćenju ponavljamo kako bismo dobili dodatno vrijeme za kodiranje i njihovu pohranu. Često se koristimo i strategijom organizacije tako da pokušavamo pronaći vezu u sadržajima koje pokušavamo zapamtiti. Na primjer, ako trebamo zapamtiti riječi *magarac*, *krava*, *ovca* i *koza*, bit će ih lakše zapamtiti i kasnije pronaći ako uočimo da se radi o domaćim životinjama. Ponekad, naravno, ne možemo lako uočiti vezu među informacijama koje trebamo zapamtiti, pa je korisno upotrijebiti neku od mnemotehnika koje se upravo temelje na osmišljavanju veza među sadržajima koji nisu međusobno povezani. Najveću vjerojatnost kasnijeg dosjećanja imaju informacije kod kojih prilikom pohranjivanja koristimo elaboraciju. Elaboracija je strategija pri kojoj tražimo vezu između onoga što pokušavamo zapamtiti i onoga što već znamo o onome što pokušavamo zapamtiti. Kasnije će nam dosjećanje ranije navedenih riječi biti olakšano ako smo se prilikom zapamćivanja prisjetili informacija o tome da se radi o životinjama koje su čovjeku korisne, koje daju mlijeko i sl. Prilikom dosjećanja malo drugih stvari koje znamo odgovara takvom opisu i zato je vjerojatnost uspješnog dosjećanja izuzetno velika.

Važna je karakteristika kratkoročnog pamćenja da je ono ograničenog kapaciteta i informacije se tu zadržavaju vrlo kratko, obično nekoliko sekundi ili, uz ponavljanje, do nekoliko minuta. Psiholog George Miller (1920. – 2012.) sa Sveučilišta Princeton objavio je rad 1956. godine u kojem je naveo da je kapacitet kratkoročnog pamćenja između 5 i 9 čestica ili tzv. „magičnih” 7 ± 2 čestice. Iako to izgleda jako malo, grupiranjem se može znatno povećati količina informacija unutar svake pojedine čestice. Na primjer, ako trebamo zapamtiti sedam slova: *L, E, T, I, B, O, M* i pamtimo ih pojedinačno, svako slovo zauzet će jednu česticu. Na taj način naš će kapacitet kratkoročnog pamćenja biti potpuno zauzet tim zadatkom i ništa drugo nećemo moći dodatno raditi. Međutim, ako ta slova pročitamo zdesna nalijevo, vidimo da se radi o riječi *MOBITELE*. Kako nam je to dobro poznata riječ, pojedinačna slova grupiramo i pamćenje svih tih slova zauzet će samo jednu česticu. Na taj nam način na raspolaganju ostaje šest dodatnih čestica za istovremeno obavljanje nekog drugog zadatka. Od Millerove objave do danas provedena su brojna istraživanja u kojima je utvrđeno da kapacitet kratkoročnog pamćenja nije jednak za sve vrste sadržaja ni za sve uvjete u kojima se pamćenje sadržaja odvija. Tako je kapacitet veći pri ispitivanju pamćenja brojeva, nešto niži kod pamćenja slova, a još niži kad se pamte riječi. Pritom su utvrđene razlike s obzirom na neke karakteristike riječi koje se pamte. Općenito je ustanovljeno da je kapacitet veći za riječi čiji je izgovor kraći u odnosu na riječi koje zahtijevaju duži izgovor, što naglašava ograničenu vremensku komponentu kratkoročnog pamćenja. Kapacitet je veći i za sadržaje koji su nam u nekoj mjeri poznati u odnosu na potpuno nove i nepoznate. Na primjer, moći ćemo u kratkoročnom pamćenju privremeno zadržati više riječi iz jezika kojim se svakodnevno služimo naspram riječi potpuno novog jezika. Nadalje, poznato je da djeca i starije osobe imaju manji kapacitet u usporedbi s mladim odraslim osobama itd. Na temelju utvrđenih rezultata istraživanja ovih i drugih sadržaja i uvjeta u kojima se pamćenje odvija danas prevladava mišljenje da je kapacitet kratkoročnog pamćenja općenito nešto niži od Millerovih 7 ± 2 čestice.

Zbog toga što je količina informacija koju privremeno zadržavamo u kratkoročnom pamćenju relativno mala, čini nam se da je traganje za nekom konkretnom informacijom unutar tog dijela sustava jednostavno. Obično tako i jest, ali istraživanja su pokazala da s porastom količine informacija u kratkoročnom pamćenju ipak značajno raste vrijeme potrebno da bismo pronašli traženu informaciju. Saul Sternberg je 1966. godine osmislio zadatak pretraživanja pamćenja u kojem bi se sudionicima prezentiralo od jednog do šest brojeva, a zatim bi se, nakon što bi oni nestali iz vidnog polja, prikazao jedan broj. Sudionici su trebali donijeti odluku radi li se o broju koji je bio prikazan u ranijoj prezentaciji ili ne. I zaista, sudionici su bili prilično uspješni u prepoznavanju je li broj bio prikazan. Međutim, ustanovilo se da je vrijeme koje je bilo potrebno za prepoznavanje proporcionalno raslo što je više brojeva bilo prikazano na popisu.

Ako smo informacije uspješno kodirali, one se pohranjuju u dugoročnom pamćenju (DTP). O podjeli dugoročnog pamćenja na deklarativno i nedeklarativno već je bilo riječi ranije u tekstu. Bitna karakteristika dugoročnog pamćenja jest da je ono neograničenog kapaciteta. Stoga mora biti jako dobro organizirano kako bismo mogli pristupiti informacijama onda kada nam zatrebaju. Osim neograničenog kapaciteta, važna karakteristika ove vrste pamćenja, kao što samo ime sugerira, jest da je dugotrajno. Poznato je da neka svoja iskustva ili sadržaje koje smo učili pamtimo cijeli život, osobito one koje, iz različitih razloga, češće ponavljamo. Ipak, dio sadržaja tijekom vremena zaboravimo. Prije više od 100 godina Hermann Ebbinghaus (1850. – 1909.) istraživao je procese pamćenja na samom sebi. Među još nekim drugim stvarima zbog kojih će njegovo ime ostati trajno zabilježeno u povijesti istraživanja pamćenja, opisao je i poznatu krivulju zaboravljanja. Prema toj krivulji zaboravljanje sadržaja koje smo učili jako je brzo i veliko na početku nakon učenja, ali zatim se postupno usporava. Slični rezultati dobivaju se i danas, kako u laboratorijskim uvjetima pri učenju besmislenih slogova, kao što je to radio Ebbinghaus, tako i na mnogo realističnijim sadržajima. Rezultati istraživanja zapamćenosti španjolskog jezika u rasponu do čak 50 godina nakon učenja koje je 1984. godine objavio profesor Harry Bahrick s Ohio Wesleyan sveučilišta, pokazali su da se velika količina sadržaja španjolskog zaboravila u prve 3-4 godine nakon prestanka učenja. Međutim, u narednih 30-ak godina nakon toga zaboravljanje onog što je preostalo bilo je vrlo malo. Tek nakon tog razdoblja uslijedilo je ponovno izraženije zaboravljanje. Važno je naglasiti da je zaboravljanje bilo manje kod onih koji su u

vrijeme kad su učili, dobro naučili te sadržaje u odnosu na one čije je znanje i na početku bilo lošije. Znači da je vrlo važno, kad neke sadržaje učimo, dobro ih naučiti kako bi zaboravljanje bilo manje. Krivulja zaboravljanja razlikuje se i s obzirom na to na koji se način ispituje pamćenje. Redovito se pokazuje da je zaboravljanje veće ako se zapamćenost provjerava zadatcima dosjećanja u odnosu na zadatke prepoznavanja. Dosjećanje, naime, zahtijeva svjesno pretraživanje pamćenja da bismo došli do odgovora. Kao kad nas netko pita koji je glavni grad Čilea, što je teži zadatak za naše pamćenje u odnosu na situacije u kojima se od nas traži prepoznavanje. Zadatak prepoznavanja bismo imali da nam netko ponudi nekoliko odgovora među kojima bismo mi prepoznali Santiago kao glavni grad Čilea. Ako znamo između više ponuđenih odgovora odabrati pravi, znači da ta informacija postoji u našem pamćenju, ali nije, barem trenutačno, dostupna našem svjesnom pretraživanju. Ponekad je razlog tome što u određenom trenutku nismo našli prave znakove za dosjećanje koji bi nam pomogli da do nje dođemo. Kao primjer privremenih teškoća u pronalaženju navest ćemo fenomen „na vrhu jezika“. Svi smo doživjeli situaciju u kojoj smo bili sigurni da nešto znamo, ali se u ključnom trenutku nikako nismo mogli sjetiti. Ako nam u takvoj situaciji netko pomogne, na primjer, s početnim slovom tražene riječi, obično se odmah sjetimo nastavka. Općenito, što su bolji znakovi za dosjećanje, i što ih više imamo, to se lakše i brže dosjećamo. Zato je, kako smo već naglasili, važno koristiti više kodova pri kodiranju. Pomoći će i korištenje strategije elaboracije, jer ćemo time osigurati više znakova za dosjećanje, odnosno više putova do tražene informacije. Iako za kodiranje informacija koje namjeravamo pohraniti u dugoročno pamćenje koristimo sve vrste kodova, ipak najveću važnost ima semantički kod, odnosno značenje. Ako ste čuli rečenicu: „Sutra nema nastave zbog blagdana.“, nakon nekog vremena nećete se moći sjetiti kako je točno glasila. Je li bilo ovako kako smo naveli ili je možda bilo rečeno: „Zbog blagdana sutra nema nastave.“ Međutim, zapamtiti ćete da sutra nema nastave i zbog čega je nema. Sasvim je logično da u dugotrajnom pamćenju zadržavamo značenje onoga što je rečeno ili nekih svojih iskustava, a ne na primjer redoslijed riječi u rečenici. Bilo bi jako teško pretraživati dugoročno pamćenje kada bi u njemu bilo toliko mnogo detalja koji nam u osnovi nisu nimalo korisni za svakodnevno funkcioniranje.

Atkinsonov i Shiffrinov model organizacije pamćenja na senzorno, kratkoročno i dugoročno vrlo je utjecajan i općeprihvaćen. To, naravno, ne znači da njegovi pojedini dijelovi nisu dovedeni u pitanje ili da nisu možda dodatno i na nešto drukčiji način razrađeni u nekim drugim modelima. Recimo, Atkinson i Shiffrin pretpostavljali su da kratkoročno pamćenje ujedno služi i kao radni prostor za manipulaciju i spremanje informacija. Međutim, tom se idejom nisu ozbiljnije bavili, dok je u nekim drugim modelima upravo to bio središnji interes.

Model radnog pamćenja

Alan Baddeley i Graham Hitch 60-ih godina prošlog stoljeća također su se bavili pitanjem čemu služi KTP. Zanimalo ih je služi li ono, osim za kratkoročnu pohranu informacija, i za izvođenje nekih složenijih zadataka. Sudionicima su zadavali zadatke pamćenja više brojeva uz istovremeno izvršavanje zadataka koji su od njih zahtijevali razumijevanje teksta ili rasuđivanje. Prezentirala su im se slova, na primjer *B*, *A*, i tražilo se da prosude prethodi li slovo *A* slovu *B*. U ovom bi slučaju točan odgovor bio da ne prethodi. I tako niz sličnih zadataka uz istovremeno zapamćivanje brojeva. Porast u vremenu potrebnom za izvršenje zadatka bio je značajan, ali ne osobito velik u odnosu na očekivano zbog dodatnog opterećenja kapaciteta kratkoročnog pamćenja, a ni broj pogrešaka nije se bitno povećao. To je autore navelo na razmišljanje o tome da upamćivanje niza brojeva ne opterećuje isti sustav kao složeniji zadatci učenja i rasuđivanja. Nakon niza istraživanja formulirali su model radnog pamćenja kod kojeg je naglasak na aktivnom procesiranju informacija, za razliku od kratkoročnog pamćenja koje se više odnosi na pasivnu obradu informacija. Prema njima bi radno pamćenje uključivalo jedan glavni kontrolni sustav i više pomoćnih podsustava. Jedan od pomoćnih sustava zove se fonološka petlja, a odgovorna je za zadržavanje informacija koje primamo verbalnim putem (fonološki trag). Uključuje i kontrolne procese koji se baziraju na unutrašnjem govoru i koji omogućavaju pretvaranje vidnog materijala u fonološki kod. To je ono što često činimo kad vidimo napisanu riječ, jer osim što ju vidimo, izgovaramo ju u sebi. Tako su istraživanja pokazala da možemo

duže zadržati fonološki kod ponavljanjem izgovaranja riječi u sebi. Ako informacije ne ponavljamo, one se gube za svega 1-2 sekunde. Zašto nam je fonološka petlja važna? Važna nam je, na primjer, kod učenja čitanja, razumijevanja jezika, proširivanja rječnika, u svakodnevnom govoru i slušanju itd. Drugi pomoćni sustav radnog pamćenja je vidno-prostorni ekran. On je odgovoran za integraciju prostornih i vidnih (a možda i kinestetičkih) informacija u ujedinjenu reprezentaciju koju se kraće vrijeme može zadržati i manipulirati njome. Taj sustav nam je posebno važan za orijentaciju u prostoru. Glavni kontrolni sustav nazvali su središnjim izvršiteljem koji je odgovoran za kontrolu pažnje u radnom pamćenju. Uloga mu je usmjeravanje pažnje na zadatak, dijeljenje pažnje na dva ili više zadataka koje obavljamo kao i prebacivanje pažnje s jednog na drugi zadatak. Također, on povezuje radno i dugoročno pamćenje. Četvrti je dio modela radnog pamćenja, koji je Baddeley dodao u revidiranom modelu, epizodni ekran (epizodički međuspremnik). Radi se o sustavu ograničenog kapaciteta koji služi za integraciju i kratkoročnu pohranu informacija iz pomoćnih sustava i dugoročnog pamćenja, a oslanja se na kapacitet središnjeg izvršitelja.

Model dubine obrade

Prema modelu Fergusona Craika i Roberta Lockharta iz 1972. godine vjerojatnost zadržavanja informacije više ovisi o tome do koje je razine ili dubine obrađena pri kodiranju, a manje o tome koliko je vremena provela u kratkotrajnom pamćenju. Što je dublja razina do koje je informacija obrađena, veća je vjerojatnost njezina dosjećanja. Tako možemo razlikovati plitku obradu koja uključuje analizu fizičkih ili senzornih obilježja informacija, dublju analizu koja se odnosi na prepoznavanje oblika te imenovanje objekata i događaja i, na kraju, najdublju analizu koja uključuje analizu značenja. Zaista, istraživanja pokazuju da se sadržaji koji su dublje obrađeni bolje pamte. Na primjer, u jednom takvom tipičnom istraživanju sudionicima su dane karte, a na svakoj je karti bila jedna riječ. Sudionici su bili podijeljeni u četiri grupe. Jednoj je grupi bilo rečeno da zapamti riječi s karata. Drugoj je bilo rečeno da sortira karte u kategorije prema nekim zajedničkim obilježjima. Treća je grupa dobila iste upute kao i druga, ali im je dodatno rečeno da zapamte riječi, jer će se od njih kasnije tražiti da ih se sjete. Četvrta grupa dobila je zadatak da samo poreda karte u kolone. Rezultati su pokazali da se grupa od koje se tražilo da organizira karte prema njihovu značenju, iako ih nisu trebali zapamtiti, kasnije dosjećala jednako dobro riječi s popisa kao i oni koji su dobili uputu da ih zapamte. Sve tri grupe u dosjećanju su bile znatno bolje od četvrtne koja je dobila zadatak da samo poreda karte u kolone. Očito je da je do zapamćivanja došlo i bez posebne namjere da ih se zapamti. Međutim, ono što je važno jest da je bitnije što se radi s informacijama, odnosno do koje razine je informacija obrađena, a ne gdje se ona nalazi.

Naravno, to nisu jedini modeli koji pokušavaju opisati kakva je struktura našeg pamćenja i s pomoću kojih procesa se informacije kreću među tim strukturama, ali svakako jesu jedni od značajnijih jer su potaknuli brojna istraživanja i time značajno pridonijeli današnjim spoznajama o pamćenju.

Ispitivanja biološke osnove pamćenja

Kako se uopće prikupljaju informacije koje nam govore o tome koja su područja mozga uključena u pamćenje? O funkcioniranju mozga općenito se pokušava doznati na više načina. U četvrtom poglavlju mogli ste pročitati kako je još u 30-im godinama prošlog stoljeća Wilder Penfield pacijentu s tumorom na mozgu izvodio električnu stimulaciju dijelova kore velikog mozga kako bi tijekom operacije mogao pratiti funkcije mozga. Istraživanja u kojima se uklanjaju dijelovi mozga da bi se ustanovila biološka osnova pamćenja, radila su se na životinjama. Tako je Karl S. Lashley (1890. – 1958.), američki psiholog, tragao za fizičkim tragom pamćenja (engramom). Trenirao je grupu štakora u prolazanju kroz labirint, a zatim im je uklanjao male dijelove mozga (oko 10 %). Unatoč tome što im je uklanjao različite dijelove mozga, štakori su i dalje uspijevali prolaziti kroz labirint. Uklanjanje većih dijelova mozga dovodilo je do većih problema u izvedbi kod štakora, ali činilo se da ni jedan dio mozga nije bio značajniji od drugih za to naučeno ponašanje. Na kraju je Lashley zaključio da pamćenje nije

pohranjeno u jednom dijelu mozga, već da mozak funkcionira kao cjelina pri pohrani informacija. Brojne spoznaje o biološkoj osnovi pamćenja temelje se na proučavanju slučajeva s nekim oštećenjima mozga. Vjerojatno je u literaturi najpoznatiji pacijent s inicijalima H. M. o kojem je također već bilo riječi u prvom poglavlju. Nakon što je umro 2008., objavljen mu je identitet i danas je poznato da se zvao Henry Gustav Molaison. H. M. je u dobi od oko 10 godina dobio prvi epileptički napad, a epileptički su napadi do njegove 16 godine postali izuzetno česti i opasni. Veliki napadi događali su se nekoliko puta tjedno, dok je manjih napada imao i po desetak puta dnevno. Zbog ozbiljnih smetnji u svakodnevnom životu njegova obitelj i on odlučili su se 1953. godine na operaciju mozga. U to se vrijeme znalo da napadi kod većine pacijenata započinju u jednom specifičnom dijelu mozga, odnosno u **medijalno temporalnom režnju**. Liječnici su očekivali da će uklanjanje područja u kojima dolazi do izbijanja epileptičkog napada riješiti problem, kao što su i ranije rješavali slične probleme. H. M.-u su uklonili oko dvije trećine prednjeg dijela **hipokampus**a, veći dio parahipokampalne vijuge, prednji dio temporalne moždane kore, unkus i **amigdal**u. Za razliku od dotadašnjih slučajeva u kojima su to činili u samo jednoj hemisferi, H. M.-u su navedene dijelove mozga uklonili u obje hemisfere. Operacija je uspjela u smislu da su epileptički napadi prestali i zdravstveno stanje pacijenta moglo se kontrolirati samo lijekovima. Međutim, dogodile su se i neočekivane posljedice. Naime, kod H. M.-a je došlo do razvoja anterogradne amnezije, odnosno pacijent nije mogao usvajati nove epizodičke i semantičke informacije. Istovremeno, njegova se ličnost nije promijenila, a postizao je bolji rezultat na testovima inteligencije u odnosu na rezultate prije operacije. Pretpostavlja se da su raniji učestali epileptični napadi ometali koncentraciju, što se očitovalo u postignuću na testovima inteligencije. Tako je H. M. nakon operacije mogao biti uspješan u različitim aktivnostima, ali samo dok je održavao pažnju na njima. Kad bi mu se dao popis od šest riječi da ga zadrži u svojem pamćenju 30 sekundi, on bi to mogao jednako uspješno kao i drugi koji nisu imali njegove poteškoće. Čim bi se pažnja usmjerila na nešto drugo, ono što je prethodno radio potpuno bi nestalo iz njegova pamćenja. Sjećanja iz prošlosti ostala su sačuvana, osim za jedno razdoblje prije same operacije. Za razdoblja nakon operacije bio je potpuno nesposoban formirati novo epizodičko pamćenje. Nije mogao zapamtiti ljude koje je sretao ni mjesta na kojima je bio, čak ni kada je s tim ljudima i na tim mjestima bio mnogo puta. Nakon njegova slučaja više se nikome nisu uklonili spomenuti dijelovi mozga istovremeno u obje hemisfere. Slučaj H. M.-a ukazao je, prije svega, na važnost hipokampus a za pamćenje. S više informacija o hipokampus u susreli ste se u prvom poglavlju ove knjige. Ovdje ćemo se samo podsjetiti da je hipokampus dio mozga koji pripada limbičkom sustavu i nalazi se u medijalno temporalnom području mozga. Zanimljivo je spomenuti da je ime dobio po morskom konjicu zbog sličnosti oblika.

Proučavanjem ovog i drugih slučajeva s oštećenjima mozga saznalo se ponešto o različitim aspektima pamćenja kao i o područjima mozga bitnim za funkcije pamćenja. Naravno, takva su istraživanja bila izuzetno korisna. Međutim, nisu mogla dati odgovore na sva pitanja jer se često nije sa sigurnošću moglo reći koji su deficiti povezani s kojim procesima pamćenja. Razvojem suvremenijih tehnika snimanja mozga omogućeno je proširivanje spoznaja o biološkoj osnovi pamćenja. Neke od tih tehnika daju nam informacije o strukturi mozga i o tome gdje eventualno postoje oštećenja. Za kliničke i istraživačke svrhe koristi se kompjutorizirana tomografija (CT) kojom se s pomoću rendgenskih zraka dobiva vrlo detaljan prikaz strukture organa. Ipak, ta tehnika uključuje velike količine zračenja sudionika pa je njezino korištenje u istraživačke svrhe vrlo rijetko. Manje je invazivna tehnika magnetska rezonancija (MRI) koja koristi magnetska polja za stvaranje slike unutarnje strukture. Međutim, tek nam je razvoj tehnika funkcionalnog oslikavanja mozga omogućio dublje razumijevanje dijelova mozga uključenih u različite procese pamćenja. Naime, snimanjem aktivnosti pojedinih dijelova mozga dok sudionici zaista obavljaju različite zadatke pamćenja, moguće je vidjeti koji su dijelovi mozga aktivni. Jedna je od takvih tehnika pozitronska emisijska tomografija (PET) kojom se snima aktivnost mozga detekcijom radijacije pozitrona. U krvotok sudionika injektira se mala količina radioaktivne tvari. Molekule te tvari imaju različitu koncentraciju u različitim dijelovima mozga u ovisnosti o aktivnosti mozga i potrebi za hranjivim tvarima iz krvi. Na taj se način, očitavanjem radioaktivnog zračenja, može pratiti koji su dijelovi mozga uključeni tijekom obavljanja različitih zadataka pamćenja. Ipak, ta se tehnika ne može primijeniti kod nekih sudionika koji su iz različitih razloga osjetljivi na radioaktivne kemikalije. Danas je često u upotrebi tehnika funkcionalne magnetske rezonancije (fMRI). Kao što smo već spomenuli, kad određeni dijelovi mozga postanu aktivni, oni zahtijevaju više kisika. Zbog toga unutar nekoliko sekundi u tom dijelu mozga poteče više

krvi da bi se taj dio mozga opskrbio s dovoljno kisika. Kad se ponovno smanji aktivnost, smanjuje se protok krvi. Prateći promjene u protoku krvi istraživači mogu zaključivati o aktivnijim i manje aktivnim dijelovima mozga. PET i fMRI daju vrlo precizne slike dijelova mozga koji su uključeni u obavljanje različitih zadataka pamćenja. Međutim, obje tehnike karakterizira vremenski pomak koji je potreban da bi se promjene u aktivnosti mogle očitati. Naime, kao što smo već naveli, potrebno je ponekad i nekoliko sekundi da bi došlo do promjena u protoku krvi u aktiviranom dijelu mozga. Za razliku od tih tehnika, neke druge tehnike omogućavaju nam da vrlo precizno vremenski odredimo kad su se spomenute promjene u mozgu dogodile. Na primjer, elektroencefalografija (EEG), o kojoj ste opširnije čitali u drugom poglavlju, nam daje takvu mogućnost. S pomoću nje možemo vrlo precizno pratiti kad se određena promjena dogodila. Vrlo precizno vremensko određivanje omogućava nam i magnetska encefalografija (MEG) koja se bazira na otkrivanju izvora slabog magnetskog polja koji emitiraju neuroni, a omogućava praćenje brzo izmjenjivih uzoraka neuronske aktivnosti u milisekundama. S druge strane, te dvije tehnike ne daju nam mogućnost preciznog određivanja mjesta gdje se promjena dogodila kao što to možemo odrediti uz pomoć PET i fMRI tehnika. Kao što se može vidjeti, neke od navedenih tehnika omogućavaju nam dobivanje detaljnijih informacija o područjima moždane aktivnosti tijekom obavljanja određenog zadatka, dok nam neke od njih daju više podataka o tome kada ta područja postaju aktivna. Stoga odluka o tome koje će od njih biti korištene u nekoj specifičnoj situaciji ovisi o svrsi primjene. Naravno, najviše podataka možemo dobiti istovremenim korištenjem neke od tehnika za precizno određivanje mjesta moždane aktivnosti (npr. fMRI) i one koja je vremenski preciznija (npr. MEG), ali takva su istraživanja financijski vrlo zahtjevna. Iako su se naše spoznaje o pamćenju, dijelom zahvaljujući i spomenutim tehnikama, značajno pomakle od vremena Lashleya i slučaja amnezije H. M.-a, još je uvijek mnogo otvorenih pitanja. Ipak, pogledajmo u kojem nas smjeru vode novija istraživanja.

Uloga medijalno temporalnog područja mozga

Medijalno temporalno područje, osim spomenutog hipokampusa, uključuje amigdalnu, entorinalnu, peririnalnu i parahipokampalnu dio mozga (Slika 6.1.). Dosadašnja istraživanja ukazuju na važnu ulogu cijelog ovog područja mozga u pamćenju.

(SLIKA 6.1. OVDJE)

Vidjeli smo da je slučaj H. M.-a prvi ukazao na bitnu ulogu hipokampusa. Samo jednostrano oštećenje medijalno temporalnog područja također vodi teškoćama u epizodičkom pamćenju, ali one su manjeg obima u odnosu na obostrano oštećenja kao što je bio slučaj kod H. M.-a. Pokazuje se da one osobe koje imaju oštećenja desnog hipokampusa, imaju više problema s neverbalnim informacijama, a one s oštećenjima lijevog hipokampusa, s verbalnim informacijama. Slični nalazi o ulozi hipokampusa za verbalne i neverbalne sadržaje dobiveni su praćenjem aktivnosti mozga zdravih ljudi. Naime, kod zdravih osoba tijekom kodiranja riječi aktivnije je lijevo medijalno temporalno područje, dok kodiranje objekata i lica više aktivira obostrano medijalno temporalno područje. Slično kao i kod ljudi, oštećenja hipokampalnog područja dovode do poteškoća pri pamćenju i kod životinja. Životinje s takvom vrstom oštećenja imaju poteškoće u učenju novih informacija, posebno onih koje se odnose na specifične događaje. Na primjer, neke ptice spremaju hranu u skrovišta koja povremeno mijenjaju. Ptice s oštećenjem hipokampalnog područja nisu u stanju zapamtiti gdje su im skrovišta i sasvim ih nasumično traže. Čini se da hipokampus općenito ima nezaobilaznu ulogu u spacijalnom pamćenju. Na primjer, štakori s oštećenjem hipokampusa imaju poteškoća s pamćenjem spacijalnog i vremenskog konteksta pri učenju labirinta. Naime, nisu u stanju naučiti u kojim su dijelovima labirinta već bili, nego ponavljano ulaze u one koje su već obilazili, za razliku od zdravih štakora koji snalaženje u labirintu uz adekvatnu motivaciju vrlo brzo nauče. Vidjeli smo i na primjeru Clivea Wearinga kao i H. M.-a da su imali teškoća u snalaženju u prostoru, konkretno u učenju novih spacijalnih informacija. Tako se Clive Wearing ne bi znao vratiti u sobu kad bi izašao iz nje, a H. M. nije mogao zapamtiti put

do kuće nakon što se preselio. Proučavanjem tih i drugih slučajeva amnezija uočeno je nekoliko važnih stvari. Što je oštećenje hipokampusu i okolnih područja bilo veće, to su poteškoće pamćenja bile izraženije, nemogućnost dosjećanja sezala je više u prošlost i poteškoće su se uglavnom javljale u epizodičkom pamćenju, uz relativno dobro očuvano semantičko pamćenje. U pokušaju objašnjenja tih činjenica neki su se autori vodili idejom da se određeni tip informacija trajno pohranjuje u hipokampusu. Tako bi se njegovim oštećenjem mogao objasniti gubitak tih informacija kao i nemogućnost stvaranja novih istovrsnih sjećanja. Međutim, rezultati kasnijih istraživanja sugerirali su nešto drugo. Istraživanja su pokazala da bi hipokampus mogao imati ključnu ulogu u povezivanju objekta i riječi s različitim kontekstualnim informacijama, što je osobito važno za epizodičko pamćenje. Naime, tijekom nekog događaja izloženi smo čitavom nizu informacija. Na primjer, kad upoznajemo neku osobu, istovremeno pokušavamo kodirati više njezinih karakteristika. Različite perceptivne karakteristike (boja kose i očiju, frizura, odjeća, lice, ton glasa i sl.) kao i vremenski i prostorni kontekst u kojem se događaj odvija, pokušavamo vidno i fonološki, a sam razgovor semantički kodirati. Poznato je da se svaka od tih karakteristika obrađuje u različitim dijelovima mozga, a rezultati istraživanja ukazali su na mogućnost da se u hipokampusu ujedinjuju informacije iz svih tih područja mozga kako bi se formirala jedinstvena reprezentacija događaja. Novija istraživanja epizodičkog pamćenja potvrđuju da se u hipokampusu zaista nalazi zona konvergencije, odnosno povezivanje pojedinačnih dijelova informacije u jednu smislenu reprezentaciju. Međutim, pretpostavlja se mogućnost da se takve reprezentacije ne zadržavaju, ili se barem ne zadržavaju trajnije, u hipokampusu. Na primjer, sve je više istraživanja koja sugeriraju važnu ulogu entorinalnog područja u procesiranju kontekstualnih informacija, a koje inače zajedno s hipokampusom sudjeluje u spacijalnom učenju i pamćenju. Tako se pretpostavlja da se prilikom kodiranja senzornih karakteristika nekog objekta informacije iz različitih dijelova kore velikog mozga preko peririnalnog područja prenose u lateralno entorinalno područje, dok se spacijalne informacije preko parahipokampalnog područja prenose u medijalno entorinalno područje. Kako su sva ta područja povezana s hipokampusom, a i međusobno, te bi se senzorne i spacijalne informacije integrirale u hipokampusu. Međutim, pretpostavlja se da informacije ne ostaju u hipokampusu, već se povratnom vezom preko **entorinalnih** područja vraćaju u dijelove mozga iz kojih su došle. Kasnije, kada se u okolini pojavi odgovarajući znak za dosjećanje, hipokampus ponovno putem spomenutih područja posreduje u obnavljanju ostalih kontekstualnih reprezentacija događaja, a osoba se, na primjer, prisjeća nekog konkretnog cjelovitog epizodičkog iskustva. Da se različite informacije o istom objektu nalaze na različitim mjestima u mozgu, sugeriraju i istraživanja semantičkog pamćenja. Vidne informacije o određenom objektu ne nalaze se na istom mjestu na kojem su slušne, mirisne ili informacije o tome čemu služi taj objekt. Klinička iskustva pokazuju da pacijenti s oštećenjima pojedinih dijelova mozga imaju poteškoća samo s nekim semantičkim kategorijama. Na primjer, pacijent s inicijalima J. B. R. imao je mnogo više problema s definiranjem riječi i identifikacijom slika živih u odnosu na nežive objekte. On bi vrlo točno opisivao aktovku kao malu torbu koju studenti koriste za nošenje papira. Međutim, za cvijet narcis mogao je reći samo da je biljka, a za noja samo da je nešto neuobičajeno. Ustanovljeno je da pacijenti kao što je J. B. R. imaju oštećenja u prednjim, srednjim i donjim dijelovima temporalnog režnja, dok su kod pacijenta koji su imali više problema s neživim stvarima, a njih je u populaciji znatno manji broj u odnosu na one s problemima vezanim za žive objekte, bila prisutna oštećenja parijetalnog režnja. Na temelju takvih nalaza pretpostavilo se da je kategorija živo-neživo bitna karakteristika objekata koja određuje u kojim će se dijelovima mozga nalaziti informacije o njima. Međutim, ne potvrđuju to svi nalazi. U jednom su istraživanju ispitanicima prezentirali perceptivne i neperceptivne informacije o živim i neživim pojmovima. Procesiranje perceptivnih informacija o živim i o neživim pojmovima bilo je povezano s aktivacijom lijevog stražnjeg donjeg dijela temporalnog područja. S druge strane, procesiranje neperceptivnih karakteristika živih i neživih pojmova bilo je povezano s aktivacijom srednjih dijelova temporalnog područja. Očito je da su i živi i neživi pojmovi aktivirali ista područja u mozgu, što ukazuje na mogućnost da su informacije u semantičkom pamćenju organizirane i prema nešto drukčijim semantičkim kategorijama od ranije spomenute. Neki tipovi agnozije također sugeriraju da se specifične kategorije semantičkog znanja nalaze u posebnim mjestima u mozgu. Agnozije nastaju kao posljedica oštećenja nekih dijelova mozga. Ima ih više vrsta, a manifestiraju se kao poteškoće u procesiranju određene vrste informacija u ovisnosti o tome koji je dio mozga zahvaćen. Tako će povrede određenog dijela mozga dovesti do gubitka samo dijela znanja o specifičnim objektima, dok

će ostala znanja ostati sačuvana. Osoba koja ima asocijativnu vizualnu agnoziju može imati problema u prepoznavanju i imenovanju nekog konkretnog predmeta iako ga normalno može vidjeti, točno precrtati na papir i znati čemu služi. Osoba koja ima slušnu agnoziju može imati ozbiljnih teškoća u razumijevanju izgovorenih riječi, ali kad ih vidi napisane, razumjet će njihovo značenje. Kako ukupno gledajući postoji jako mnogo karakteristika različitih objekata i kategorija, neki autori misle da je nemoguće spoznati gdje se u mozgu nalazi koja od njih. Međutim, drugi misle da možda nemamo tako velik broj specifičnih kategorija, već samo njih nekoliko. Kako se pretpostavlja da su naše semantičke mreže organizirane prema karakteristikama objekta, tako možda razlikujemo vizualne karakteristike (boja, tekstura, veličina), funkcionalne karakteristike (upotreba, mjesto korištenja) itd. Oštećenje nekog dijela mozga može dovesti do teškoća u nekoj od karakteristika, a da istovremeno ostale vrste semantičkih informacija o konkretnom objektu funkcioniraju normalno. Osoba kojoj su oštećene vizualne karakteristike neće moći opisati ili prepoznati neki predmet na temelju vizualnih karakteristika, ali će i dalje znati njegovu funkciju kao što se to zaista događa u opisanim slučajevima agnozija.

S obzirom na sve navedeno, danas prevladavaju dvije glavne pretpostavke

o tome na koji je način hipokampus povezan s drugim dijelovima mozga tijekom kodiranja, pohranjivanja i pronalaženja informacija te kako se i kada informacije iz hipokampusa premještaju u druge dijelove mozga. Prema jednoj pretpostavci informacije se nikad i ne pohranjuju u hipokampusu, već je uloga hipokampusa u tome da povezuje različite komponente pamćenja iz drugih područja mozga. Kad je znanje novo, onda su veze među dijelovima mozga u kojima se nalaze informacije slabe i povezujuća uloga hipokampusa je velika. Ali kako vrijeme prolazi i veze između reprezentacija jačaju u drugim dijelovima mozga, tako uloga hipokampusa slabi, dok se na kraju nismo u mogućnosti dosjetiti tih informacija potpuno neovisno o aktivnosti hipokampusa. Treba naglasiti da prema nekim autorima informacije nikad ne postaju u potpunosti neovisne o hipokampusu. Druga pretpostavka govori o tome da se nove informacije pohranjuju u hipokampusu, ali se onda na neki način prebacuju u druga područja. Bontempi, Laurent-Demir, Destrade i Jaffard u svojem su istraživanju ustanovili da se pri dosjećanju specijalnih informacija kratko vrijeme nakon učenja (pet dana) aktivira hipokampus i stražnja cingularna vijuga, ali dosjećanje istog sadržaja nakon dužeg vremena (25 dana) aktivira **frontalni režanj** kore velikog mozga i prednju cingularnu vijugu (ali ne i hipokampus i stražnju cingularnu vijugu). Očito je da tijekom vremena dolazi do promjena u dijelovima mozga koji su uključeni u dosjećanje tih informacija. Uz ovu pretpostavku jedna je od vodećih ideja da se transfer informacija iz hipokampusa u druga područja mozga događa tijekom spavanja. Konkretno, misli se na faze spavanja u kojima sanjamo, odnosno takozvane REM faze. Ustanovljeno je da se isti obrasci aktivnosti u hipokampusu odvijaju tijekom obavljanja neke radnje u budnom stanju i kasnije tijekom spavanja. U ranijim dijelovima teksta naveli smo da se informacije nakon kodiranja pohranjuju u dugotrajnom pamćenju. Vjeruje se da procesom koji zovemo konsolidacija, reprezentacije postaju stabilnije i na taj način možda neovisnije o medijalno temporalnom području. Prema teoriji konsolidacije procesi pamćenja nastavljaju se i nakon što smo usvojili neku informaciju. Dokazi u prilog konsolidaciji dolaze i od pacijenata s retrogradnom amnezijom. Naime, oni se najčešće ne mogu sjetiti određenog razdoblja prije oštećenja mozga. Kao što smo već rekli, što je oštećenje veće, to je razdoblje kojeg se ne mogu sjetiti duže. Kod dijela pacijenata s amnezijom riječ je o desetljećima, pa se mogu sjetiti samo manjeg broja informacija iz vlastita djetinjstva, dok se u nekim blažim slučajevima ne mogu sjetiti nekoliko sati ili dana prije nego što je došlo do oštećenja. Takvi nalazi upućuju na to da se starija sjećanja ne nalaze u medijalno temporalnom području. Čini se da se u fazi konsolidacije, vjerojatno uz posredovanje medijalno temporalnog područja, uspostavljaju direktne veze među centrima u kori velikog mozga u kojima se nalaze povezane informacije. Zbog toga je moguće da se, u slučaju oštećenja hipokampusa, osobe koje imaju amneziju ipak mogu sjetiti takvih informacija. Možda je zaista moguće da je medijalno temporalno područje neophodno za zadržavanje informacija dok se ne završi proces konsolidacije, a nakon toga se njegova uloga smanjuje ili potpuno gubi. Tome u prilog govore i nalazi istraživanja Stuart Zola-Morgana i Larry Squirea iz 1990. godine u

kojem su skupinu majmuna učili razlikovanju stotine parova objekata. Majmuni su 16 tjedana prije nego što im je uklonjen hipokampus naučili 20 parova, a zatim su u 12., 8., 4. i 2. tjednu prije uklanjanja hipokampusa učili preostale parove objekata, u svakom tjednu po 20. Dva tjedna nakon uklanjanja hipokampusa provjerilo se koliko su se majmuni sjećali. Pokazalo se da su se dobro sjećali parova koje su učili 8, 12 i 16 tjedana prije operacije, a postignuće je bilo jednako kao u kontrolnoj skupini. Međutim, nisu se sjećali parova koje su učili četiri i dva tjedna prije operacije. Iz toga se zaključilo da je potrebno nekoliko tjedana da se stvore sjećanja koja će biti neovisna o hipokampusu. Da je potrebno neko vrijeme da se pamćenje konsolidira, pokazuju i primjeri osoba kojima se daje elektrokonvulzivna terapija radi ublažavanja teških depresivnih stanja. U takvim slučajevima javlja se trajna retrogradna amnezija za događaje koji su prethodili elektrošoku. Ono što još ne znamo jest koliko vremena treba za konsolidaciju i o čemu to ovisi. Čini se da u nekim slučajevima ona traje vrlo kratko, dok u drugim, sudeći po nekim primjerima amnezija, izuzetno dugo. Istraživanja pokazuju da je aktivnost hipokampusa pod utjecajem osobnog značaja događaja, njegove živosti i intenziteta doživljenih emocija. Događaji od većeg osobnog značaja, čijih se detalja življe sjećamo i koji imaju veću emocionalnu važnost za nas, dovode do veće aktivnosti u tom području mozga. Dio medijalno temporalnog područja koji se također povezuje s emocionalno obojenim sadržajem jesu amigdaloidne jezgre. Njihova oštećenja vode do nemogućnosti učenja novih emocionalnih odgovora. Slučajevi obostranog oštećenja amigdala, iako srećom vrlo rijetki kod ljudi, pokazuju da takve osobe imaju poteškoće u učenju reakcija straha. U stanju su reagirati na podražaje koji prirodno izazivaju reakciju straha (bezuvjetne podražaje), ali ne mogu usvajati nove uvjetovane reakcije koje nam procesom klasičnog uvjetovanja mogu omogućiti bolju prilagodbu okolini. Iako nam se čini da strah nije poželjna emocija, važno je podsjetiti se da nas taj osjećaj može sačuvati od potencijalno životno opasnih situacija. Još nije potpuno jasno je li amigdala mjesto gdje se trajno pohranjuje takav tip informacija ili ona samo posreduje u spremanju emocionalnih reakcija u druga područja mozga. Interesantna su istraživanja pamćenja emocionalno obojenih sadržaja kod osoba sa oštećenjem amigdale i bez njega. Uobičajeno se nalazi da zdrave osobe bolje pamte snažno emocionalno obojene dijelove priče u odnosu na neutralne. Međutim, osobe s oštećenjima amigdale ne pokazuju povećanu uzbuđenost tijekom emocionalnih dijelova priče niti pokazuju tendenciju njihova kasnijeg boljeg dosjećanja. Takvi nalazi sugeriraju da bi amigdala mogla imati važnu ulogu u olakšavanju zapamćivanja emocionalno važnih događaja u deklarativnom pamćenju. I, zaista, istraživanje u kojem se korištenjem PET tehnike pratila aktivnost mozga tijekom gledanja snažno emocionalno obojenog filma kod zdrave populacije, pokazalo je da su se osobe koje su tijekom gledanja filma imale veću aktivnost u području amigdale kasnije bolje dosjećale detalja filma u odnosu na osobe s manjom aktivnošću u tom području.

Uloga frontalnog režnja kore velikog mozga

Rezultati dosadašnjih istraživanja ukazuju na važnu ulogu frontalnog režanja mozga u radnom i dugotrajnom pamćenju. Pritom se čini da frontalni dio mozga nije sam po sebi toliko važan za kratkotrajno zadržavanje informacija unutar radnog pamćenja koliko za upravljanje aktivacijom reprezentacija pamćenja pod utjecajem ciljeva i prethodnog iskustva. Tako su ventrolateralna područja prefrontalnog dijela (prednji dio frontalnog režnja) velikog mozga važna za aktivaciju ključnih sadržaja, dok su dorsolateralna područja prefrontalnog dijela važnija za međusobne odnose sadržaja koji se u tom trenutku obrađuju u radnom pamćenju. Istovremeno, prednji dijelovi prefrontalnog područja uključeni su u odabir pravila prema kojima se određuje koje je sadržaje i odnose primjereno odabrati. Više je istraživanja potvrdilo da zadržavanje sadržaja u radnom pamćenju aktivira ventrolateralno prefrontalno područje, a njegova se oštećenja povezuju s teškoćama u selekciji, usporedbi i procjeni pri izvođenju zadataka radnog pamćenja. Manipulacija sadržajima u radnom pamćenju kod zdravih sudionika aktivira dorsolateralno prefrontalno područje, kao što i oštećenja tog područja dovode do problema u nadgledanju izvođenja zadataka u radnom pamćenju. Ispitivanja fonološke petlje iz ranije spomenutog Baddeleyeva modela radnog pamćenja uz pomoć PET tehnike ukazala su na povećanu aktivaciju dvaju odvojenih područja mozga. Jedno je područje između parijetalnog i temporalnog režnja u lijevoj hemisferi koje se očito može povezati s pamćenjem

fonoloških karakteristika sadržaja koji se pamte. Drugo je područje poznato kao Brocino područje koje je uključeno u produkciju govora, ali je očito povezano i sa subvokalnim ponavljanjem. Kad je riječ o istraživanjima vidno-prostornog ekrana, istraživanja su pokazala aktivaciju više različitih područja, ali sva su bila u desnoj hemisferi. Kad je riječ o ulozi frontalnog režnja u epizodičkom pamćenju, važno je podsjetiti se da pacijenti s oštećenjima frontalnog režnja imaju teškoća u dosjećanju osobnih događaja. Na primjer, ne mogu se prisjetiti od koga su čuli neku informaciju iako se mogu sjetiti same informacije. Istraživanja pokazuju da se kod zdravih osoba aktivira više različitih područja u frontalnom režnju kore velikog mozga pri kodiranju i pronalaženju u epizodičkom pamćenju. Korištenjem PET i fMRI tehnika oslikavanja mozga ustanovljeno je da je pri kodiranju epizodičkih informacija više uključen lijevi nego desni prefrontalni dio kore velikog mozga, i to specifično donji prefrontalni dio. Obrnuto je pri pronalaženju kada se više aktivira desni u odnosu na lijevi prefrontalni dio kore velikog mozga, odnosno njegov prednji prefrontalni dio i dorsolateralno područje u obje hemisfere. Takva je aktivacija uočena ne samo u slučajevima kad dolazi do uspješnog dosjećanja već i onda kada dosjećanje nije uspješno. S druge strane, pronalaženje informacija iz semantičkog pamćenja pretežno se odvija u lijevoj hemisferi. Aktivacija različitih područja kore velikog mozga dijelom se koristi i kao dodatan argument za opravdanost razlikovanja semantičkog od epizodičkog pamćenja, o čemu je već ranije u tekstu bilo govora. S frontalnim područjima povezuje se i korištenje strategije elaboracije pri zapamćivanju. Tako su neka istraživanja uspoređivala aktivnost mozga tijekom semantičkog, odnosno dubokog procesiranja zadatka i nesemantičkog procesiranja koje zahtijeva pliću obradu. Podsjetit ćemo se da smo se s modelom dubine obrade susreli u uvodnom dijelu ovog poglavlja. Na primjer, procjenjivanje je li riječ apstraktna ili konkretna, zahtijeva semantičku obradu što je svakako dublja obrada od procjenjivanja je li riječ napisana velikim ili malim slovom, kako se to često radi u zadacima koji uključuju nesemantičku obradu. Prilikom kasnijeg ispitivanja pamćenja ustanovilo se, očekivano, da je semantičko procesiranje vodilo boljem dosjećanju. Pritom su snimanja aktivnosti mozga konzistentno pokazivala da je tijekom semantičkog kodiranja bilo aktivnije područje lijevog donjeg prefrontalnog dijela kore velikog mozga u odnosu na nesemantičko kodiranje. Kod takvog tipa kodiranja u epizodičkom se pamćenju dobiva pojačana aktivnost donje dorsalne frontalne vijuge i ventralnog prefrontalnog područja. Aktivacija donjeg frontalnog područja pripisuje se aktivaciji semantičkog koda koji je najčešće prisutan pri formiranju epizodičkog pamćenja riječi. Istraživanja nadalje ukazuju na mogućnost da frontalni režanj u nekim slučajevima potiskuje aktivnost hipokampusa, odnosno inhibira usvajanje i pronalaženje neželjenih informacija. Anderson i suradnici tražili su od sudionika da neke parove riječi zapamte, a da neke parove riječi koji su im prikazani pokušaju namjerno zaboraviti. Istovremeno snimanje mozga pokazalo je da je hipokampus aktivniji tijekom zapamćivanja nego tijekom zaboravljanja parova riječi. Ono što je bilo iznenađujuće jest da su neki dijelovi prefrontalnog dijela kore velikog mozga bili aktivniji tijekom izvršavanja zadatka zaboravljanja nego tijekom zapamćivanja. Što je aktivnost prefrontalnog dijela bila veća, to je rasla vjerojatnost da će sudionik zaboraviti tu riječ. Navedeni nalazi sugeriraju da frontalna i medijalna temporalna područja mozga rade zajedno kako bi potaknula kodiranje događaja u pamćenju. Pritom su aktivne ponešto drukčije regije u ovisnosti o tome o kakvim se vrstama informacija radi, verbalnim ili neverbalnim. Verbalne se informacije bolje pamte kada se semantičke i fonološke karakteristike procesiraju putem lijevog prefrontalnog dijela kore velikog mozga. Neverbalne se informacije bolje pamte kada su vidne i prostorne karakteristike doživljaja procesirane preko desnog prefrontalnog dijela kore velikog mozga. Ventrolateralna i dorsolateralna područja prefrontalnog dijela kore velikog mozga mogla bi služiti za usmjeravanje pažnje i organizaciju navedenih karakteristika u radnom pamćenju, a zatim se te informacije dalje prosljeđuju u obostrana medijalna temporalna područja. Frontalni režanj kore velikog mozga, kao što je već rečeno, smatra se važnim za odabir znakova za dosjećanje koji bi trebali potaknuti pamćenje, kao i za evaluaciju i nadgledanje pri kasnijem pretraživanju. Interesantna su istraživanja koja daju direktne dokaze o povezanosti aktivacije frontalnog i medijalno temporalnog područja tijekom kodiranja i kasnijeg dosjećanja kodiranog sadržaja. U ranijim istraživanjima obično se varirala priroda zadatka kodiranja kako bi se manipuliralo kasnijom razinom zapamćenosti. Razvoj suvremenih tehnika oslikavanja mozga, kao što je funkcionalna magnetska rezonanca, pružio je mogućnost da sudionici imaju isti zadatak kodiranja tijekom svih faza učenja. Na taj su način istraživači mogli razvrstati pokušaje kodiranja s obzirom na to jesu li se sudionici poslije mogli sjetiti prikazanih riječi ili ne. U

jednom primjeru takvog istraživanja sudionici su prilikom prvog prikazivanja riječi trebali odrediti radi li se o apstraktnim ili konkretnim riječima. Dvadeset minuta nakon toga ponovno im je bio prikazan dio istih riječi, ali je među njima bilo i onih kojih u prvom prikazivanju nije bilo. Trebali su prepoznati radi li se o novim riječima (koje nisu bile prikazane) ili starim (koje su bile prikazane). Rezultati su pokazali značajniju aktivaciju lijevog prefrontalnog i lijevog temporalnog područja kad su se sudionici ispravno sjetili riječi u odnosu na situacije u kojima ih se nisu mogli sjetiti. Konkretno, sudionici su se bolje dosjećali onih riječi kod kojih je tijekom njihova kodiranja bila prisutna veća aktivacija prednjeg i ventralnog, kao i stražnjeg i dorsalnog dijela lijeve donje frontalne vijuge, lijevog frontalnog operkulum, lijevog parahipokampalnog područja i područja fuziformne vijuge. Kako su sudionici procjenjivali i svoju sigurnost u odgovore, ustanovljeno je da je kod sigurnijih odgovora bila veća aktivnost parahipokampalnog i prefrontalnog dijela kore velikog mozga u odnosu na odgovore za čiju su točnost sudionici bili manje sigurni. Takvi rezultati sugeriraju da je za kasnije uspješno dosjećanje verbalnih informacija važno da se tijekom zapamćivanja, odnosno kodiranja tih informacija aktiviraju lijevo frontalno i lijevo parahipokampalno područje mozga. Slični su rezultati dobiveni u istraživanjima neverbalnog kodiranja. Sudionici su procjenjivali pripadaju li neke slike unutarnjem ili vanjskom prostoru. Nakon 30 minuta od sudionika se u testu prepoznavanja tražilo da odrede jesu li prikazane slike stare ili nove. Također se tražilo da procijene sjećaju li se slika zaista ili im se one samo čine poznate. Pronađeno je da je aktivnost hipokampalnog područja u obje hemisfere kao i u stražnjem dijelu desne donje frontalne vijuge prediktivna za kasnije dosjećanje ili zaboravljanje. Aktivnost je bila veća za slike kojih su se sjećali u odnosu na one koje su im samo bile poznate ili za one koje su u potpunosti zaboravili. Posljednjih godina raste broj istraživanja koja se bave ispitivanjem aktivacije pojedinih dijelova mozga pri prisjećanju prošlosti i zamišljanju budućnosti. Čini se da se pri prisjećanju prošlosti i zamišljanju budućnosti aktiviraju gotovo ista područja u mozgu. Najčešće se radi o medijalnom prefrontalnom dijelu, medijalnom parijetalnom dijelu kore velikog mozga uključujući retrosplenijalni i prekunealni korteks i medijalno temporalnom području zajedno s hipokampusom. Szpunar, Watson i McDermott tražili su od sudionika da se sjete nekog specifičnog događaja iz prošlosti, zamisle neki specifičan događaj u budućnosti ili da zamisle specifičan događaj koji uključuje jednu poznatu ličnost. Našli su preklapanje u aktivnostima frontopolarne područja i medijalno temporalnog područja u obje hemisfere za prošla sjećanja i zamišljanje budućnosti. To sugerira da postoji ista neuronska osnova za konstrukciju događaja u prošlosti i zamišljanje u budućnosti. U prilog tome govore i nalazi pacijenata s amnezijom koji se nisu u stanju prisjetiti osobnih događaja iz prošlosti ili nisu u stanju zamisliti vlastitu budućnost iako se mogu sjetiti i zamišljati budućnost kad se ne radi o osobnim informacijama. Na primjer pacijent D. B. imao je oštećenje dijela mozga koje je nastalo zbog nedostatka kisika tijekom zastoja rada srca. Kao što je to čest slučaj kod amnezija, kod njega su se pojavile teškoće s epizodičkim pamćenjem uz očuvano semantičko pamćenje. On se nije bio u stanju prisjetiti ničega iz vlastite prošlosti niti zamišljati svoju budućnost iako je bio u stanju iznositi općenite činjenice o prošlosti ili predviđati što će se općenito dogoditi u budućnosti. Ipak postoje i neka područja koja su aktivnija pri zamišljanju budućih situacija u odnosu na prošle. To su premotorički dio mozga u obje hemisfere i lijevi prekunealni korteks. Pretpostavlja se da je to zbog toga što se kod budućih događaja radi o nečem novom i/ili nečem što zahtjeva dodatnu obradu detalja kako bi događaj bio smislen. Prema tome čini se da bi hipokampus mogao imati ključnu ulogu i za rekombiniranje detalja iz prethodnih iskustava kako bi stvorili/zamislili koherentnu novu konstrukciju za budućnost. Zanimljivo je spomenuti da je, kao kod prisjećanja prošlosti i zamišljanja budućnosti, uočena aktivacija sličnih područja mozga prilikom točnog i lažnog sjećanja. Naime, epizodičko pamćenje smatra se više konstruktivističkim nego reproduktivnim procesom i stoga je sklono raznim iskrivljenjima. To znači da se upamćenost nekog događaja može znatno razlikovati od objektivnog događaja. Kažemo da se radi o tzv. „lažnom sjećanju“ kad se praznine u sjećanju na neki događaj popune izmišljenim podacima. U tom slučaju ne radi se o namjernom laganju, već je osoba zaista uvjerena da se nešto dogodilo upravo onako kako se ona toga sjeća. U istraživanjima lažnog pamćenja često se koristi DRM paradigma (*Deese-Roediger-McDermott* paradigma) pri čemu se sudionicima prezentira popis riječi od kojih su sve povezane jednom cilnom riječju, ali koja sama nije prezentirana. U kasnijem testu prepoznavanja sudionici trebaju prepoznati radi li se o riječi koja je ranije bila prikazana ili nije. Rezultati istraživanja pokazuju sklonost određenog broja sudionika k prepoznavanju ciljne riječi iako ona u ispitivanju nije bila prikazana. Snimanje mozga pri izvođenju

takvih zadataka pokazuje da su aktivirana slična područja medijalno temporalnog režnja tijekom pravog i lažnog sjećanja. U jednoj od varijanti takvog tipa istraživanja od sudionika se tražilo da prepoznaju jesu li određeni likovi bili prikazani, jesu li samo bili slični ili su bili potpuno drukčiji od onih prezentiranih u prvoj fazi ispitivanja. Ono što su dobili jest slična razina aktivnosti u medijalno temporalnom području/hipokampusu, nekim područjima prefrontalnog dijela kore velikog mozga, medijalnom i donjem dijelu parijetalnog režnja i ventralno temporalno okcipitalnom režnju tijekom točnih i netočnih odgovora. Ti nalazi ukazuju na iste neuronske procese točnog i lažnog prepoznavanja. Ipak, nalazi istraživanja pokazuju da se točno i lažno sjećanje može razlikovati prema aktivnosti u nekim područjima mozga. Naime, točni doživljaji imaju više senzornih i perceptivnih detalja. Tako snimanja mozga prilikom točnog dosjećanja pokazuju veću aktivaciju u vidnom području u odnosu na lažna sjećanja.

Uloga drugih područja mozga u pamćenju

Određenu ulogu za epizodičko i semantičko pamćenje imaju i neki drugi dijelovi mozga. **Diencefalon** uključuje strukture kao što su mamilarna tjelešca i mediodorsalna jezgra talamusa, a **bazalni prednji mozak** je grupa struktura na bazi prednjeg mozga (vidjeti Sliku 6.1.). Njihova oštećenja kao i oštećenje forniksa kojim su oni povezani s hipokampusom, rezultira anterogradnom amnezijom. Jedna od pretpostavki govori o tome da je diencefalon na neki način odgovoran za povezanost frontalnog dijela kore velikog mozga i hipokampusa tijekom usvajanja i konsolidacije pamćenja te da njegovo oštećenje dovodi do amnezije. Često se spominje važnost mamilarnih tjelešaca i prednjih talamičkih jezgara, ali neki slučajevi amnezije ukazuju i na ulogu retrosplenijalnog dijela kore velikog mozga unutar cingularnog područja, laterodorsalne talamičke jezgre i jezgara u bazalnom prednjem mozgu. Talamičke jezgre i retrosplenijalno područje zajedno s hipokampusom imaju određenu ulogu u prostornom procesiranju. Također, lezije mamilarnih tjelešaca onemogućavaju iste prostorne zadatke koji su osjetljivi i na oštećenja hipokampusa, a potvrđeno je da su mamilarna tjelešca neophodna za normalno dosjećanje epizodičkih informacija. Forniks je važan za epizodičko pamćenje u zdravoj populaciji. Njegovo oštećenje dovodi do odvajanja hipokampusa od medijalnog diencefalona i prednjeg bazalnog mozga, što se povezuje s ranije spomenutom amnezijom. Kad se u okolini događa nešto što je potrebno zapamtiti, pretpostavlja se da bazalni prednji mozak daje signal hipokampusu da obrati pažnju na to što je potrebno procesirati. Zbog toga oštećenja bazalnog prednjeg mozga, unatoč neoštećenom hipokampusu, vode amneziji. Naime, hipokampus bez njegovih uputa ne može efikasno funkcionirati, odnosno odrediti kad treba spremiti nove informacije. I za kraj, moramo ipak barem kratko spomenuti dva dijela središnjeg žičanog sustava koji se često povezuju s nedeklarativnim pamćenjem. Kratko, ne zato što se o tome ne bi imalo što reći, nego upravo suprotno, spoznaje iz tog područja prelaze obim ovog rada. Riječ je o malom mozgu koji, osim što ima važnu ulogu u koordinaciji pokreta, sudjeluje u pamćenju vještina. Drugi su dio bazalni gangliji koji su važni za planiranje i izvođenje pokreta te imaju nezaobilaznu ulogu u učenju vještina, ne samo motoričkih nego i kognitivnih. Zaključno možemo reći da je biološka osnova pamćenja vrlo složena. Iako su tehnike oslikavanja mozga značajno pridonijele boljem razumijevanju procesa pamćenja i donijele nove spoznaje o uključenosti pojedinih dijelova mozga koji se nalaze u osnovi tih procesa, očito je put do konačnih odgovora još prilično dug. Ipak, očekujemo da će rezultati budućih istraživanja dovesti do boljeg razumijevanja načina na koje možemo potaknuti aktivaciju određenih područja kore velikog mozga kako bi se osiguralo uspješnije kodiranje i dosjećanje informacija.

Zaključci

1. Pamćenje je mogućnost usvajanja, zadržavanja i korištenja informacija. Spoznaja o važnosti pamćenja u svakodnevnom funkcioniranju još je davno potaknula interes istraživača za njegovo proučavanje. O mozgovnim područjima uključenim u procese pamćenja doznajemo i iz većeg broja studija slučajeva s različitim amnezijama koje su nastale uslijed oštećenja mozga. Retrogradna amnezija odnosi se na nemogućnost prisjećanja događaja iz prošlosti, dok se pod anterogradnom

amnezijom podrazumjeva nemogućnost stvaranja novog dugotrajnog pamćenja. U literaturi je najpoznatiji pacijent H. M. s anterogradnom amnezijom kojem su operativnim putem uklonjeni dijelovi medijalno temporalnog režnja. 2. Dugoročno pamćenje dijeli se na deklarativno i nedeklarativno pamćenje. Deklarativno ili eksplicitno pamćenje odnosi se na pamćenje različitih činjenica i događaja o kojima se može svjesno izvijestiti. Nedeklarativno ili implicitno pamćenje jest pamćenje o tome kako nešto učiniti i izvesti. Deklarativno pamćenje dijeli se na epizodičko i semantičko pamćenje. Epizodičko pamćenje odnosi se na pamćenje događaja i njihovih vremenskih i prostornih odnosa. Semantičko pamćenje uključuje sve vrste općeg znanja, bilo da je riječ o riječima bilo konceptima, činjenicama ili vjerovanjima. 3. Model triju skladišta pamćenja autora Atkinsona i Shiffrina jedan je od najpoznatijih modela pamćenja koji razlikuje senzorno, kratkoročno i dugoročno pamćenje. Model radnog pamćenja autora Baddeleya i Hitcha pretpostavlja jedan glavni kontrolni sustav i više pomoćnih podsustava. Jedan od njih je fonološka petlja koja je odgovorna za zadržavanje informacija koje se primaju verbalnim putem. Drugi je pomoćni sustav radnog pamćenja prema tom modelu vidno-prostorni ekran, važan za orijentaciju u prostoru. Glavni kontrolni sustav autori nazivaju središnjim izvršiteljem, a odgovoran je za kontrolu pažnje u radnom pamćenju. U revidiranom modelu Baddley je dodao još jedan dio, epizodni ekran, pod kojim se podrazumijeva sustav ograničenog kapaciteta koji služi za integraciju i kratkoročnu pohranu informacija iz pomoćnih sustava i dugoročnog pamćenja, a oslanja se na kapacitet središnjeg izvršitelja. Treći opisani model dubine obrade autora Craika i Lockharta pretpostavlja da vjerojatnost zadržavanja informacije ovisi o tome do koje je dubine obrađena pri kodiranju. Dublja razina obrade povezana je s većom vjerojatnošću dosjećanja. 4. Dijelovi mozga koji sudjeluju u deklarativnom pamćenju su medijalno temporalna područja, frontalni režanj te područja diencephalona i bazalnog prednjeg mozga. Od dijelova medijalno temporalnog režnja najviše je proučavana uloga hipokampusu koji sudjeluje u spacijalnom pamćenju, konsolidaciji i stvaranju novog pamćenja te povezivanju pojedinačnih dijelova informacije u jednu smislenu reprezentaciju. Zajedno s hipokampusom entorinalni korteks sudjeluje u spacijalnom pamćenju i učenju te procesiranju kontekstualnih informacija. Amigdaloidne jezgre sudjeluju u pamćenju emocionalnih aspekata događaja. Frontalni režanj ostvaruje važnu ulogu u radnom i dugotrajnom pamćenju. Taj dio kore velikog mozga upravlja aktivacijom i inhibicijom reprezentacija pamćenja pod utjecajem ciljeva i prethodnog iskustva. Oštećenja dijelova diencephalona, koja uključuju mamilarna tjelešca i mediodorsalnu jezgru talamusa te oštećenja bazalnog prednjeg mozga, dovode do anterogradne amnezije, što potvrđuje ulogu tih dijelova mozga u deklarativnom pamćenju. 5. Mamilarna tjelešca i mediodorsalna jezgra talamusa smatraju se ključnim za povezanost frontalnog režnja i hipokampusu tijekom usvajanja i konsolidacije pamćenja. Smatra se da bazalni prednji mozak „signalizira“ hipokampusu da obrati pažnju na informacije iz okoline koje je potrebno procesirati.

Testirajte se

1. Koje su sličnosti, a koje razlike između prikazanih modela pamćenja? Isključuju li se ti modeli međusobno ili se nadopunjavaju? Obrazložite svoj odgovor.
2. Razmislite o onome što ste pročitali o funkcionalnoj magnetskoj rezonanciji (fMRI) i rezultatima istraživanja o biološkoj osnovi pamćenja koji su dobiveni korištenjem te tehnike. Kako biste opisali prednosti, a kako nedostatke te tehnike u odnosu na neke druge tehnike koje se koriste u takvim istraživanjima?
3. Navedite neke od poteškoća s pamćenjem koje imaju osobe s amnezijom. Opišite dva primjera iz stvarnog života. Što vam se čini da su im bile najveće prepreke za funkcioniranje u svakodnevnom životu?
4. Aktivira li pamćenje verbalnih i neverbalnih sadržaja ista područja mozga? Što pokazuju istraživanja o tome koja su područja mozga aktivna pri izvršavanju zadataka semantičkog u odnosu na zadatke epizodičkog pamćenja? Aktiviraju li se ista ili različita područja pri kodiranju i pri pronalaženju informacija? Možete li izvesti neki zajednički zaključak na temelju svojih odgovora na ova pitanja i kako bi on glasio?

5. Pohranjuju li se informacije koje pamtimo na jednom mjestu u mozgu? Kakva je uloga hipokampusa i frontalnog režnja u tome? Objasnite svoj odgovor i potkrijepite ga argumentima.
6. Da vas netko upita može li se korištenjem tehnika oslikavanja mozga prepoznati govori li netko istinu, što biste mu odgovorili? Pojasnite svoj odgovor.

Preporučena dodatna literatura

Baddeley, A., Eysenck, M. W. i Anderson, M. C. (2010). *Memory*. New York: Psychology Press.

Byrne, J. H. (Ed.). (2009). *Concise learning and memory: the editor's selection*. London: Elsevier.

Gluck, M. A., Mercado, E. i Myers, C. E. (2008). *Learning and memory. From brain to behavior*. New York: Worth Publishers.

Lieberman, D. A. (2012). *Human learning and memory*. Cambridge: University Press.

Zarevski, P. (2007). *Psihologija pamćenja i učenja*. Jastrebarsko: Naklada Slap.

Važni pojmovi

Amigdala Skupina jezgara koje čine glavni dio limbičkog sustava. Ima važnu ulogu u regulaciji emocionalnih i motivacijskih stanja, posebice u prepoznavanju, kondicioniranju i izražavanju emocije straha. Kada je riječ o pamćenju, njezina je ključna uloga u pamćenju emocionalnih aspekata događaja.

Anterogradna amnezija Vrsta amnezije pri kojoj je onemogućeno stvaranje novog dugotrajnog pamćenja.

Bazalni prednji mozak Dijelovi velikog mozga locirani na bazi prednjeg mozga. Kada je riječ o pamćenju, smatra se da daju signal hipokampusu da obrati pažnju na informacije iz okoline koje je potrebno procesirati.

Frontalni režanj mozga Režanj kore velikog mozga koji, kada je riječ o pamćenju, upravlja aktivacijom i inhibicijom reprezentacija pamćenja pod utjecajem ciljeva i prethodnog iskustva.

O drugim funkcijama frontalnog režnja vidjeti važne pojmove prvog poglavlja.

Deklarativno pamćenje Vrsta dugoročnog pamćenja koja uključuje pamćenje različitih činjenica i događaja o kojima možemo svjesno izvijestiti.

Diencefalon Dio velikog mozga koji uključuje strukture kao što su mamilarna tjelešca i mediodorsalna jezgra talamusa koje se smatraju odgovornim za povezanost frontalnog režnja mozga i hipokampusa tijekom usvajanja i konsolidacije pamćenja.

Entorinalni dio mozga Dio velikog mozga koji zajedno s hipokampusom sudjeluje u specijalnom učenju i pamćenju te procesiranju kontekstualnih informacija.

Epizodičko pamćenje Vrsta nedeklarativnog pamćenja koja se odnosi na pamćenje događaja i njihovih vremenskih i prostornih odnosa.

Hipokampus Dio velikog mozga koji pripada limbičkom sustavu, a nalazi se u medijalno temporalnom području mozga. Važan je za stvaranje novog pamćenja i integraciju pojedinačnih dijelova informacije u jednu smislenu reprezentaciju.

Kodiranje Proces kojim se informacije iz okoline preoblikuju na način da čine smislenu cjelinu za onog tko informaciju pohranjuje.

Medijalno temporalno područje Dio velikog mozga koji se nalazi u središnjem dijelu temporalnog režnja, a uključuje hipokampus, amigdalnu, entorinalnu, peririnalnu i parahipokampalnu dio mozga. Cjelokupno područje ima važnu ulogu u pamćenju.

Nedeklarativno pamćenje Vrsta dugotrajnog pamćenja koja se odnosi na informacije o tome kako nešto učiniti.

Pamćenje Mogućnost usvajanja, zadržavanja i korištenja informacija.

Retrogradna amnezija Vrsta amnezije koja se odnosi na nemogućnost dosjećanja događaja prije oštećenja mozga.

Semantičko pamćenje Vrsta nedeklarativnog pamćenja koja uključuje sve vrste općeg znanja, bilo da je riječ o riječima bilo o konceptima, činjenicama ili vjerovanjima.

Literatura

Addis, D. R., & Schacter, D. L. (2008). Constructive episodic simulation: temporal distance and detail of past and future events modulate hippocampal engagement. *Hippocampus*, 18, 227-237.

Addis, D. R., Cheng, T., Roberts, R. P., & Schacter, D. L. (2011). Hippocampal contributions to the episodic simulation of specific and general future events. *Hippocampus*, 21, 1045-1052.

[Addis D. R.](#), [Moscovitch, M.](#), [Crawley, A. P.](#) i [McAndrews, M. P.](#) (2004). **Recollective qualities modulate hippocampal activation during autobiographical memory retrieval.** *Hippocampus*, 14(6), 752-762.

Aggleton, J. P. (2014). Looking beyond the hippocampus: old and new neurological targets for understanding memory disorders. *Proceedings of the Royal Society B*, 281(1786), 1-9.

Anderson, M. C., Ochsner, K. N., Cooper, J. Robertson, E., Gabrieli, S. W., Glover, G. H., & Gabrieli, J. D. (2004). Neural systems underlying the suppression of unwanted memories. *Science*, 303, 232-235.

Atkinson, R. C., & Shiffrin, R. M. (1968). Human memory: A proposed system and its control processes. In K. W. Spence, & J. T. Spence (Eds.), *The psychology of learning and motivation: Advances in research and theory*, 2, (pp. 89- 195). New York: Academic Press.

Baddeley, A. (2010). Episodic memory: Organizing and remembering. In A. Baddeley, M. W. Eysenck, & M. C. Anderson (Eds.), *Memory* (pp. 93-112). New York: Psychology Press.

Backus, A. R., Bosch, S. E., Ekman, M., Grabovetsky, A. V., & Doeller, C. F. (2016). Mnemonic convergence in the human hippocampus. *Nature Communications*, 7, 1-9.

- Bontempi, B., Laurent-Demir, C., Destrade, C., & Jaffard, R. (1999). Time dependent reorganization of brain circuitry underlying long-term memory storage. *Nature*, 400, 671 -674.
- Brewer, J. B., Zhao, Z., Desmond, J. E., Glover, G. H., & Gabrieli, J. D. E. (1998). Making memories: brain activity that predicts how well visual experience will be remembered. *Science*, 281, 1185-1187.
- Buckner, R., & Wheeler M.E. (2001). The cognitive neuroscience of remembering. *Nature Reviews Neuroscience*, 2, 624-634.
- Buckner, R. L., Logan, J., Donaldson, D. I., & Wheeler, M. E. (2000). Cognitive neuroscience of episodic memory encoding. *Acta Psychologica*, 105, 127-139.
- Buckner, R. L., Koutstaal, W., Schacter, D. L., Dale, A. M., Rotte, M., & Rosen, B. R. (1998). Functional anatomic study of episodic memory retrieval. II. Selective averaging of event-related fMRI trials to test the retrieval success hypothesis. *Neuroimage*, 7, 163-175.
- Burwell, R. D., & Agster, K. L. (2009). Anatomy of the hippocampus and the declarative memory system. In J. H. Byrne (Ed.), *Concise learning and memory: the editor's selection* (pp. 189-208). London: Elsevier.
- Cabeza, R., Rao, S. M., Wagner, A. D., Mayer, A. R. i Schacter, D. L. (2001). Can medial temporal lobe regions distinguish true from false? An event-related functional MRI study of veridical and illusory recognition memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98, 4805-4810.
- Clayton, N. S., & Dickinson, A. (1999). Scrub jays (*Aphelocoma coerulescens*) remember the relative time of caching as well as the location and content of their caches. *Journal of Comparative Psychology*, 113, 403-416.
- Dobbins, I. G., Foley, H., Schacter, D. L., & Wagner, A. D. (2002). Executive control during episodic retrieval: multiple prefrontal processes subserve source memory. *Neuron*, 35(5), 989-996.
- Dudai, Y. (2004). The neurobiology of consolidations, or, how stable is the engram? *Annual Review of Psychology*, 55, 51-86.
- Eichenbaum, H. (2012). What H. M. taught us. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 25, 1, 14-21.
- Fletcher, P. C., & Henson, R. N. A. (2001). Frontal lobes and human memory. Insights from functional neuroimaging. *Brain*, 124, 849-881.
- Gluck, M. A., Mercado, E. i Myers, C. E. (2008). *Learning and memory. From brain to behavior*. New York: Worth Publishers.
- Lieberman, D. A. (2012). *Human learning and memory*. Cambridge: University press.
- Lipton, P. A., & Eichenbaum, H. (2008). Complementary roles of hippocampus and medial entorhinal cortex in episodic memory. *Neural Plasticity*, 2008, 1-8.
- Pilly, P. K., & Grossberg, S. (2012). How do spatial learning and memory occur in the brain? Coordinated learning of entorhinal grid cells and hippocampal place cells. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 24(5), 1031-1054.

Rajah, M. N., & D'Esposito, M. (2005). Region-specific changes in prefrontal function with age: a review of PET and fMRI studies on working and episodic memory. *Brain*, 128, 1964-1983.

Ranganath, C., & Blumenfeld, R. S. (2009). Prefrontal cortex and memory. U J. H. Byrne (Ed.), *Concise learning and memory: the editor's selection* (str. 169-188). London: Elsevier.

Rugg, M. D. i Wilding, E. L. (2000). Retrieval processing and episodic memory. *Trends in Cognitive Science*, 4, 108-115.

Schacter, D. L., & Addis, D. R. (2007). The cognitive neuroscience of constructive memory: remembering the past and imagining the future. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 362, 773-786.

Schacter, D. L., Harbluck, J. L., & McLachlan, D. R. (1984). Retrieval without recollection: an experimental analysis of source amnesia. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, 23, 593-611.

Schacter, D. L., Alpert, N. M., Savage, C. R., & Rauch, S.L. (1996). Conscious recollection and the human hippocampal formation: evidence from positron emission tomography. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93, 321-325.

Slotnick, S. D., & Schacter, D. L. (2004). The nature of memory related activity in early visual areas. *Neuropsychologia*, 44, 2874-2886.

Smith, E., Nolen-Hoeksema, S., Fredrickson, B. L., Loftus, G. R., Bem, D. J., & Maren, S. (2007). *Atkinson/ Hilgard Uvod u psihologiju*. Jastrebarsko: Naklada Slap.

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

Sternberg, S. (1966). High-speed memory scanning in human memory. *Science*, 153, 652-654.

Squire, L. R. (1992). Declarative and nondeclarative memory: multiple brain systems supporting learning and memory. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 4(3), 232-243.

Szpunar, K. K., Watson, J. M., & McDermott, K.B. (2007). Neural substrates of envisioning the future. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 642-647.

Szpunar, K. K., & McDermott, K. B. (2009). Episodic memory: an evolving concept. In J. H. Byrne (Ed.), *Concise learning and memory: the editor's selection* (pp. 129-148). London: Elsevier.

Šimić, G. (2006) Neuroanatomija ponašanja. In D. Kocijan Hercigonja (Ed.), *Biološke osnove i terapija ponašanja* (pp. 5-44). Zagreb: Školska knjiga.

Tulving E. (1972). Episodic and semantic memory. In E. Tulving, & W. Donaldson (Eds.), *Organization of Memory* (pp. 381-403). New York: Academic Press.

Tulving E. (2002). Episodic memory: from mind to brain. *Annual Review of Psychology*, 53, 1-25.

Wagner, A.D. (2002). Cognitive control and episodic memory. In L. R. Squire, & D. L. Schacter (Eds.), *Neuropsychology of memory* (pp. 174-192). New York: Guilford Press.

Wagner, A. D., Kautstaal, W. i Schacter, D. L. (1999). When encoding yields remembering: insights from event-related neuroimaging. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 354(1387), 1307-1324.

- Wagner, A. D., Desmond, J. E., Glover, G., & Gabrieli, J. D. E. (1998). Prefrontal cortex and recognition memory: FMRI evidence for context-dependent retrieval processes. *Brain*, 121, 1985-2002.
- Wagner, A. D., Poldrack, R. A., Eldridge, L. L., Desmond, J. E., Glover, G., & Gabrieli, J. D. E. (1998). Material-specific lateralization of prefrontal activation during episodic encoding and retrieval. *Neuroreport*, 9, 3711-3717.
- Wilson, B. A., Baddeley, A. D. i Kapur, N. (1995). Dense amnesiain a professional musician following Herpes simplex virus encephalitis. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, 17, 668-681.
- Yancey, S. W. i Phelps, E. A. (2001). Functional Neuroimaging and episodic memory: A erspective. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, 23, 1, 32-48.
- Yee, E., Chrysikou, E. G. i Thompson-Schill, S. L. (2013). Semantic memory. In **K. N. Ochsner, & S. Kosslyn** (Eds.), [*The Oxford Handbook of Cognitive Neuroscience 1* \(pp. 353-374\)](#). New York: Oxford University Press.
- Zarevski, P. (2007). *Psihologija pamćenja i učenja*. Jastrebarsko: Naklada Slap.
- Zola-Morgan S. M. i Squire, L. R. (1990). The primate hippocampal formation: Evidence for a time-limited role in memory storage. *Science*, 250, 288-290.

C:\Users\Pavle\Desktop\Ilustracije\6.1.jpg

Slika 6.1. Područja mozga važna za pamćenje

[stranica namjerno ostavljena prazna]

6. POGLAVLJE

6. DEKLARATIVNO PAMĆENJE I MOZAK

U ovom poglavlju naučit ćemo:

- o podjeli dugoročnog pamćenja
- o poznatim modelima pamćenja
- o biološkoj osnovi pamćenja
- o ulozi pojedinih dijelova mozga u deklarativnom pamćenju

Iako smo ponekad nezadovoljni vlastitim pamćenjem jer nam se čini da neke informacije teško pamtimo i/ili ih brzo zaboravljamo, ono u većini slučajeva jako dobro funkcionira. Prisjetimo se samo ogromne količine informacija s kojima baratamo svakodnevno, od onih koje nam omogućavaju da ujutro pripremimo kavu i pročitamo vijesti, pričamo s prijateljima o događajima proteklog vikenda i pravimo planove za naredni tjedan, do svih onih koje nam osiguravaju usvajanje znanja i uspješno obavljanje posla koji radimo. Gotovo da nema aktivnosti koju u tijeku dana obavljamo, a da ne uključuje procese pamćenja. Kako pamćenje definiramo? **Pamćenje** se određuje kao mogućnost usvajanja, zadržavanja i korištenja informacija. Kako bi naša svakodnevica izgledala kad ne bismo mogli usvajati nove informacije niti se sjetiti događaja iz prošlosti, pokazuje nam primjer Clivea Wearinga, talentiranog glazbenika kod kojeg je zbog bolesti došlo do oštećenja mozga. Kao posljedica oštećenja mozga kod Clivea se razvila **retrogradna amnezija** koja se odnosi na nemogućnost prisjećanja događaja iz prošlosti, ali i **anterogradna amnezija**, tj. nemogućnost stvaranja novog dugotrajnog pamćenja. Tako Clive nije čitao knjige, gledao televizijski program ili sudjelovao u razgovoru, jer nije mogao pratiti radnju. On bi za nekoliko sekundi ili minuta zaboravio što se prethodno događalo ili o čemu se govorilo. Ako bi izašao iz svoje sobe, više se nije znao vratiti, a svaki put kad bi se njegova supruga pojavila, veselio se kao da ju nije vidio godinama iako je izbivala iz sobe tek koju minutu. Iako se nekih događaja iz svoje daljnje prošlosti u manjoj mjeri mogao sjetiti, uz nemogućnost stvaranja novih sjećanja, Clive je mogao živjeti samo u jednom kratkom trenutku sadašnjosti. Ovaj i slični primjeri govore nam koliko je pamćenje važno za naše svakodnevno funkcioniranje.

Deklarativno pamćenje

Spoznaja o važnosti pamćenja za funkcioniranje čovjeka davno je potaknula interes istraživača za proučavanje procesa pamćenja kao i područja mozga koja leže u osnovi tih procesa. U ovom poglavlju bavit ćemo se prvenstveno dosadašnjim spoznajama o biološkoj osnovi deklarativnog pamćenja. Naime, jedna od široko prihvaćenih podjela vrsta dugotrajnog pamćenja jest na deklarativno i nedeklarativno pamćenje. **Deklarativno pamćenje** uključuje pamćenje različitih činjenica i događaja o kojima možemo svjesno izvijestiti. Stoga se ta vrsta pamćenja još naziva eksplicitno pamćenje. S druge strane, **nedeklarativno pamćenje** odnosi se na pamćenje o tome kako nešto učiniti. Kako se naše znanje o tome kako nešto učiniti najčešće reflektira u izvedbi nekog ponašanja i bez svjesnog dosjećanja, ta se vrsta pamćenja zove još implicitno pamćenje.

Deklarativno pamćenje po svojim je karakteristikama fleksibilnije od nedeklarativnog, a zanimanje istraživača i kliničara dodatno je potaknuto činjenicom da se posljedice oštećenja mozga neusporedivo češće očituju u poteškoćama u deklarativnom u odnosu na nedeklarativno pamćenje. Na primjer, kod spomenutog slučaja Clivea Wearinga, unatoč tome što je imao vrlo oskudno sjećanje na svoju prošlost i nije bio u stanju zapamtiti da je supruga izašla iz njegove sobe tek nekoliko minuta prije nego što se ponovno vratila (deklarativno pamćenje), bio je u stanju na klaviru svirati složene kompozicije koje je znao i prije bolesti, pa čak i učiti nove (nedeklarativno pamćenje).

Tulving je 1972. godine podijelio deklarativno pamćenje na semantičko i epizodičko. Tako **semantičko pamćenje** uključuje sve vrste općeg znanja, bilo da je riječ o riječima bilo o konceptima, činjenicama ili vjerovanjima. Ono što je zajedničko takvoj vrsti znanja jest da su ona potpuno neovisna o specifičnim iskustvima i kontekstu u kojem su bila usvajana. Drugim riječima, njih se dosjećamo bez sjećanja na okolnosti u kojima su stečena. **Epizodičko pamćenje** odnosi se na pamćenje događaja i njihovih vremenskih i prostornih odnosa. Na primjer, znanje o tome koji je glavni grad Hrvatske, dio je našeg semantičkog pamćenja jer se odnosi na činjenicu koja nije povezana s nekim našim specifičnim iskustvima. Međutim, sjećanje na boravak u Zagrebu prošlog mjeseca radi nekog koncerta jest specifično iskustvo i dio je našeg epizodičkog pamćenja. Na primjeru Clivea Wearinga možemo uočiti da su njegovi problemi bili izraženiji s epizodičkim pamćenjem, jer se nije sjećao da je nedavno vidio svoju suprugu, dok je istovremeno mogao komunicirati s njom koristeći se semantičkim pamćenjem. Tulving je mišljenja da pojam vremena mogu shvatiti isključivo ljudi te da zbog toga epizodičko pamćenje postoji samo kod ljudi. Naime, on kaže da uvijek, kad se prisjećamo nekog događaja iz prošlosti, moramo „putovati kroz vrijeme“. Međutim, ima i drukčijih mišljenja. Epizodičko pamćenje odnosi se na informacije o tome gdje, kada i što se dogodilo. Shvaćeno u tom smislu čini se da i ponašanje nekih životinja udovoljava tom kriteriju. U jednom od svojih eksperimenata Clayton i Dickinson promatrali su ponašanje jedne vrste ptica bliskih vranama, kalifornijske šojke (lat. *Aphelocoma coerulescens*). Šojkama su dopustili da sakriju dvije vrste hrane. Jednu vrstu koju vole više, ali koja relativno brzo propada (crve) i drugu vrstu koju manje preferiraju, ali koja traje duže (kikiriki). Zanimljivo je da su ptice, kad su imale priliku, odlazile po određeni tip hrane u ovisnosti o vremenu proteklom od skrivanja. Ako je vrijeme između skrivanja i traženja hrane bilo kratko, odabirale su više preferiranu hranu, ali ako je proteklo više vremena, odlazile su po manje preferiranu hranu. Kao da su ptice znale koliko je vremena proteklo od skrivanja hrane i da ju nema potrebe tražiti jer je u međuvremenu propala. Takvi nalazi sugeriraju mogućnost da epizodičko pamćenje ipak nije karakteristika isključivo ljudi. Zašto je uopće potrebno razlikovati semantičko od epizodičkog pamćenja? Istraživanja pokazuju da za to postoje opravdani razlozi. Epizodičko se odnosi na specifične događaje, a semantičko na općenite činjenice i generalizacije. U semantičkom pamćenju informacije su organizirane u shemama i kategorijama, a u epizodičkom kronološki i prostorno. Kod semantičkog su izvor informacija apstrakcije ili generalizacije, a kod epizodičkog osobno iskustvo. U većini slučajeva amnezije više stradava epizodičko pamćenje, dok semantičko ostaje očuvano. Tijekom starenja također dolazi do ranijeg propadanja epizodičkog pamćenja u odnosu na semantičko. Dodatno, istraživanja mozga pokazuju, kao što ćemo vidjeti malo kasnije, da su različita područja aktivna tijekom kodiranja i pronalaženja informacija u epizodičkom u odnosu na semantičko pamćenje. Međutim, prije nego što prijeđemo na rezultate dosadašnjih istraživanja o područjima mozga uključenim u pamćenje, podsjetit ćemo na osnovne spoznaje i termine u području pamćenja. Naime, rezultati brojnih istraživanja rezultirali su postavljanjem više hipotetskih modela kojim se pokušava objasniti kako je pamćenje organizirano i kako funkcionira.

Modeli pamćenja

Model triju skladišta pamćenja

Jedan od najpoznatijih modela jest model triju skladišta pamćenja koji su na Sveučilištu Stanford razvili Richard Atkinson i njegov student Richard Shiffrin 1968. godine. Prema tom modelu razlikujemo senzorno, kratkoročno i dugoročno pamćenje. Sve informacije koje primamo našim osjetilima vrlo se kratko u nepromijenjenom obliku zadržavaju u senzornom pamćenju. Smatra se da je uloga senzornog pamćenja u tome da zadrži informacije dovoljno dugo kako bi se izvršilo prepoznavanje određenih karakteristika podražaja. Postoje različita senzorna pamćenja za različite osjetilne modalitete, a najviše se ispitalo vidno (ikoničko) i slušno (ehoičko) senzorno pamćenje. Istraživanjima je ustanovljeno da vidno senzorno pamćenje traje oko 1/3 sekunde, a slušno oko 2 sekunde. Pretpostavlja se da ustanovljene razlike u dužini trajanja dviju vrsta senzornih pamćenja odražavaju specifične zahtjeve tih osjetnih modaliteta. Naime, dok gledamo neku sliku, na primjer zalazak sunca,

zahvaćamo više informacija odjednom. Istovremeno vidimo sunce, oblake, boje i oblike, odnosno informacije integriramo prostorno. S druge strane, kad slušamo što nam netko govori, ne možemo istovremeno obuhvatiti toliko informacija kao što to možemo gledanjem, jer se integracija tih informacija odvija kroz vrijeme. Tako slušno senzorno pamćenje traje duže od vidnog da bismo imali dovoljno vremena primiti podražaje koji nam stižu određenim osjetilnim modalitetom. Samo dio informacija koje se u nekom trenutku nalaze u senzornom pamćenju ide u daljnju obradu. One koje su iz nekog razloga privukle našu pažnju, prijeći će u kratkoročno pamćenje (KTP). Kratkoročno pamćenje ima nekoliko funkcija. Ako informaciju nemamo namjeru zadržati u dugoročnom pamćenju, ponavljat ćemo je onoliko dugo koliko nam je potrebna i nakon toga je se više nećemo sjećati. Međutim, ako se želimo njome koristiti kasnije, pokušat ćemo ju pripremiti za pohranu u dugoročno pamćenje. To činimo s pomoću procesa **kodiranja** kojim se informacije iz okoline preoblikuju tako da čine smislenu cjelinu za onog tko informaciju pohranjuje. Pritom se koristimo različitim kodovima. Najčešći su: vidni kod koji često koristimo kad nešto gledamo tako da stvaramo mentalnu predodžbu, odnosno reprezentaciju onog što smo vidjeli, fonološki kod koristimo ako želimo zapamtiti nešto što slušamo, a uključuje zvučnu reprezentaciju onog što smo čuli i semantički kod kojim pokušavamo zahvatiti značenje nekog svojeg iskustva. U kratkoročnom pamćenju najprisutniji je fonološki kod, posebno kad je riječ o pamćenju riječi i tekstova. To je zbog toga što riječi, dok ih slušamo, u sebi ponavljamo kako bismo dobili nešto dodatnog vremena i time povećali vjerojatnost njihova uspješnog kodiranja i pohranjivanja. U procesu kodiranja često koristimo više kodova istovremeno. Naime, pri promatranju slike koju možemo imenovati, osim vidnog koda koristimo i fonološki kod, jer ćemo osim što vidimo, na primjer, mačku, istovremeno u sebi i izgovarati riječ mačka. Tako ćemo pri pohranjivanju koristiti dva koda i time zaista povećavamo vjerojatnost zapamćivanja, što ćemo vidjeti poslije u tekstu. Iz rezultata takvih istraživanja proizašli su savjeti i tehnike za poboljšanje pamćenja. Tako neke mnemotehnike, kako zovemo tehnike za poboljšanje pamćenja, uključuju stvaranje slikovnih predodžbi pri, na primjer, učenju riječi u stranom jeziku ili nekim drugim sličnim prilikama.

Da bismo informacije uspješno kodirali, odnosno zapamtili tako da ih kasnije možemo pronaći, koristimo se različitim strategijama. Najjednostavnija je strategija ponavljanje. Informacije u kratkoročnom pamćenju ponavljamo kako bismo dobili dodatno vrijeme za kodiranje i njihovu pohranu. Često se koristimo i strategijom organizacije tako da pokušavamo pronaći vezu u sadržajima koje pokušavamo zapamtiti. Na primjer, ako trebamo zapamtiti riječi *magarac, krava, ovca i koza*, bit će ih lakše zapamtiti i kasnije pronaći ako uočimo da se radi o domaćim životinjama. Ponekad, naravno, ne možemo lako uočiti vezu među informacijama koje trebamo zapamtiti, pa je korisno upotrijebiti neku od mnemotehnika koje se upravo temelje na osmišljavanju veza među sadržajima koji nisu međusobno povezani. Najveću vjerojatnost kasnijeg dosjećanja imaju informacije kod kojih prilikom pohranjivanja koristimo elaboraciju. Elaboracija je strategija pri kojoj tražimo vezu između onoga što pokušavamo zapamtiti i onoga što već znamo o onome što pokušavamo zapamtiti. Kasnije će nam dosjećanje ranije navedenih riječi biti olakšano ako smo se prilikom zapamćivanja prisjetili informacija o tome da se radi o životinjama koje su čovjeku korisne, koje daju mlijeko i sl. Prilikom dosjećanja malo drugih stvari koje znamo odgovara takvom opisu i zato je vjerojatnost uspješnog dosjećanja izuzetno velika.

Važna je karakteristika kratkoročnog pamćenja da je ono ograničenog kapaciteta i informacije se tu zadržavaju vrlo kratko, obično nekoliko sekundi ili, uz ponavljanje, do nekoliko minuta. Psiholog George Miller (1920. – 2012.) sa Sveučilišta Princeton objavio je rad 1956. godine u kojem je naveo da je kapacitet kratkoročnog pamćenja između 5 i 9 čestica ili tzv. „magičnih“ 7 ± 2 čestice. Iako to izgleda jako malo, grupiranjem se može znatno povećati količina informacija unutar svake pojedine čestice. Na primjer, ako trebamo zapamtiti sedam slova: *L, E, T, I, B, O, M* i pamtimo ih pojedinačno, svako slovo zauzet će jednu česticu. Na taj način naš će kapacitet kratkoročnog pamćenja biti potpuno zauzet tim zadatkom i ništa drugo nećemo moći dodatno raditi. Međutim, ako ta slova pročitamo zdesna nalijevo, vidimo da se radi o riječi *MOBITEL*. Kako nam je to dobro poznata riječ, pojedinačna slova grupiramo i pamćenje svih tih slova zauzet će samo jednu česticu. Na taj nam način na raspolaganju ostaje šest dodatnih čestica za istovremeno obavljanje nekog drugog zadatka. Od

Millerove objave do danas provedena su brojna istraživanja u kojima je utvrđeno da kapacitet kratkoročnog pamćenja nije jednak za sve vrste sadržaja ni za sve uvjete u kojima se pamćenje sadržaja odvija. Tako je kapacitet veći pri ispitivanju pamćenja brojeva, nešto niži kod pamćenja slova, a još niži kad se pamte riječi. Pritom su utvrđene razlike s obzirom na neke karakteristike riječi koje se pamte. Općenito je ustanovljeno da je kapacitet veći za riječi čiji je izgovor kraći u odnosu na riječi koje zahtijevaju duži izgovor, što naglašava ograničenu vremensku komponentu kratkoročnog pamćenja. Kapacitet je veći i za sadržaje koji su nam u nekoj mjeri poznati u odnosu na potpuno nove i nepoznate. Na primjer, moći ćemo u kratkoročnom pamćenju privremeno zadržati više riječi iz jezika kojim se svakodnevno služimo naspram riječi potpuno novog jezika. Nadalje, poznato je da djeca i starije osobe imaju manji kapacitet u usporedbi s mladim odraslim osobama itd. Na temelju utvrđenih rezultata istraživanja ovih i drugih sadržaja i uvjeta u kojima se pamćenje odvija danas prevladava mišljenje da je kapacitet kratkoročnog pamćenja općenito nešto niži od Millerovih 7 ± 2 čestice.

Zbog toga što je količina informacija koju privremeno zadržavamo u kratkoročnom pamćenju relativno mala, čini nam se da je traganje za nekom konkretnom informacijom unutar tog dijela sustava jednostavno. Obično tako i jest, ali istraživanja su pokazala da s porastom količine informacija u kratkoročnom pamćenju ipak značajno raste vrijeme potrebno da bismo pronašli traženu informaciju. Saul Sternberg je 1966. godine osmislio zadatak pretraživanja pamćenja u kojem bi se sudionicima prezentiralo od jednog do šest brojeva, a zatim bi se, nakon što bi oni nestali iz vidnog polja, prikazao jedan broj. Sudionici su trebali donijeti odluku radi li se o broju koji je bio prikazan u ranijoj prezentaciji ili ne. I zaista, sudionici su bili prilično uspješni u prepoznavanju je li broj bio prikazan. Međutim, ustanovilo se da je vrijeme koje je bilo potrebno za prepoznavanje proporcionalno raslo što je više brojeva bilo prikazano na popisu.

Ako smo informacije uspješno kodirali, one se pohranjuju u dugoročnom pamćenju (DTP). O podjeli dugoročnog pamćenja na deklarativno i nedeklarativno već je bilo riječi ranije u tekstu. Bitna karakteristika dugoročnog pamćenja jest da je ono neograničenog kapaciteta. Stoga mora biti jako dobro organizirano kako bismo mogli pristupiti informacijama onda kada nam zatrebaju. Osim neograničenog kapaciteta, važna karakteristika ove vrste pamćenja, kao što samo ime sugerira, jest da je dugotrajno. Poznato je da neka svoja iskustva ili sadržaje koje smo učili pamtimo cijeli život, osobito one koje, iz različitih razloga, češće ponavljamo. Ipak, dio sadržaja tijekom vremena zaboravimo. Prije više od 100 godina Hermann Ebbinghaus (1850. – 1909.) istraživao je procese pamćenja na samom sebi. Među još nekim drugim stvarima zbog kojih će njegovo ime ostati trajno zabilježeno u povijesti istraživanja pamćenja, opisao je i poznatu krivulju zaboravljanja. Prema toj krivulji zaboravljanje sadržaja koje smo učili jako je brzo i veliko na početku nakon učenja, ali zatim se postupno usporava. Slični rezultati dobivaju se i danas, kako u laboratorijskim uvjetima pri učenju besmislenih slogova, kao što je to radio Ebbinghaus, tako i na mnogo realističnijim sadržajima. Rezultati istraživanja zapamćenosti španjolskog jezika u rasponu do čak 50 godina nakon učenja koje je 1984. godine objavio profesor Harry Bahrick s Ohio Wesleyan sveučilišta, pokazali su da se velika količina sadržaja španjolskog zaboravila u prve 3-4 godine nakon prestanka učenja. Međutim, u narednih 30-ak godina nakon toga zaboravljanje onog što je preostalo bilo je vrlo malo. Tek nakon tog razdoblja uslijedilo je ponovno izraženije zaboravljanje. Važno je naglasiti da je zaboravljanje bilo manje kod onih koji su u vrijeme kad su učili, dobro naučili te sadržaje u odnosu na one čije je znanje i na početku bilo lošije. Znači da je vrlo važno, kad neke sadržaje učimo, dobro ih naučiti kako bi zaboravljanje bilo manje. Krivulja zaboravljanja razlikuje se i s obzirom na to na koji se način ispituje pamćenje. Redovito se pokazuje da je zaboravljanje veće ako se zapamćenost provjerava zadatcima dosjećanja u odnosu na zadatke prepoznavanja. Dosjećanje, naime, zahtijeva svjesno pretraživanje pamćenja da bismo došli do odgovora. Kao kad nas netko pita koji je glavni grad Čilea, što je teži zadatak za naše pamćenje u odnosu na situacije u kojima se od nas traži prepoznavanje. Zadatak prepoznavanja bismo imali da nam netko ponudi nekoliko odgovora među kojima bismo mi prepoznali Santiago kao glavni grad Čilea. Ako znamo između više ponuđenih odgovora odabrati pravi, znači da ta informacija postoji u našem pamćenju, ali nije, barem trenutačno, dostupna našem svjesnom pretraživanju. Ponekad je razlog tome što u određenom trenutku nismo našli prave znakove za dosjećanje koji bi nam pomogli

da do nje dođemo. Kao primjer privremenih teškoća u pronalaženju navest ćemo fenomen „na vrhu jezika“. Svi smo doživjeli situaciju u kojoj smo bili sigurni da nešto znamo, ali se u ključnom trenutku nikako nismo mogli sjetiti. Ako nam u takvoj situaciji netko pomogne, na primjer, s početnim slovom tražene riječi, obično se odmah sjetimo nastavka. Općenito, što su bolji znakovi za dosjećanje, i što ih više imamo, to se lakše i brže dosjećamo. Zato je, kako smo već naglasili, važno koristiti više kodova pri kodiranju. Pomoći će i korištenje strategije elaboracije, jer ćemo time osigurati više znakova za dosjećanje, odnosno više putova do tražene informacije. Iako za kodiranje informacija koje namjeravamo pohraniti u dugoročno pamćenje koristimo sve vrste kodova, ipak najveću važnost ima semantički kod, odnosno značenje. Ako ste čuli rečenicu: „Sutra nema nastave zbog blagdana.“, nakon nekog vremena nećete se moći sjetiti kako je točno glasila. Je li bilo ovako kako smo naveli ili je možda bilo rečeno: „Zbog blagdana sutra nema nastave.“ Međutim, zapamtit ćete da sutra nema nastave i zbog čega je nema. Sasvim je logično da u dugotrajnom pamćenju zadržavamo značenje onoga što je rečeno ili nekih svojih iskustava, a ne na primjer redoslijed riječi u rečenici. Bilo bi jako teško pretraživati dugoročno pamćenje kada bi u njemu bilo toliko mnogo detalja koji nam u osnovi nisu nimalo korisni za svakodnevno funkcioniranje.

Atkinsonov i Shiffrinov model organizacije pamćenja na senzorno, kratkoročno i dugoročno vrlo je utjecajan i općeprihvaćen. To, naravno, ne znači da njegovi pojedini dijelovi nisu dovedeni u pitanje ili da nisu možda dodatno i na nešto drukčiji način razrađeni u nekim drugim modelima. Recimo, Atkinson i Shiffrin pretpostavljali su da kratkoročno pamćenje ujedno služi i kao radni prostor za manipulaciju i spremanje informacija. Međutim, tom se idejom nisu ozbiljnije bavili, dok je u nekim drugim modelima upravo to bio središnji interes.

Model radnog pamćenja

Alan Baddeley i Graham Hitch 60-ih godina prošlog stoljeća također su se bavili pitanjem čemu služi KTP. Zanimalo ih je služi li ono, osim za kratkoročnu pohranu informacija, i za izvođenje nekih složenijih zadataka. Sudionicima su zadavali zadatke pamćenja više brojeva uz istovremeno izvršavanje zadataka koji su od njih zahtijevali razumijevanje teksta ili rasuđivanje. Prezentirala su im se slova, na primjer *B*, *A*, i tražilo se da prosude prethodi li slovo *A* slovu *B*. U ovom bi slučaju točan odgovor bio da ne prethodi. I tako niz sličnih zadataka uz istovremeno zapamćivanje brojeva. Porast u vremenu potrebnom za izvršenje zadatka bio je značajan, ali ne osobito velik u odnosu na očekivano zbog dodatnog opterećenja kapaciteta kratkoročnog pamćenja, a ni broj pogrešaka nije se bitno povećao. To je autore navelo na razmišljanje o tome da upamćivanje niza brojeva ne opterećuje isti sustav kao složeniji zadatci učenja i rasuđivanja. Nakon niza istraživanja formulirali su model radnog pamćenja kod kojeg je naglasak na aktivnom procesiranju informacija, za razliku od kratkoročnog pamćenja koje se više odnosi na pasivnu obradu informacija. Prema njima bi radno pamćenje uključivalo jedan glavni kontrolni sustav i više pomoćnih podsustava. Jedan od pomoćnih sustava zove se fonološka petlja, a odgovorna je za zadržavanje informacija koje primamo verbalnim putem (fonološki trag). Uključuje i kontrolne procese koji se baziraju na unutrašnjem govoru i koji omogućavaju pretvaranje vidnog materijala u fonološki kod. To je ono što često činimo kad vidimo napisanu riječ, jer osim što ju vidimo, izgovaramo ju u sebi. Tako su istraživanja pokazala da možemo duže zadržati fonološki kod ponavljanjem izgovaranja riječi u sebi. Ako informacije ne ponavljamo, one se gube za svega 1-2 sekunde. Zašto nam je fonološka petlja važna? Važna nam je, na primjer, kod učenja čitanja, razumijevanja jezika, proširivanja rječnika, u svakodnevnom govoru i slušanju itd. Drugi pomoćni sustav radnog pamćenja je vidno-prostorni ekran. On je odgovoran za integraciju prostornih i vidnih (a možda i kinestetičkih) informacija u ujedinjenu reprezentaciju koju se kraće vrijeme može zadržati i manipulirati njome. Taj sustav nam je posebno važan za orijentaciju u prostoru. Glavni kontrolni sustav nazvali su središnjim izvršiteljem koji je odgovoran za kontrolu pažnje u radnom pamćenju. Uloga mu je usmjeravanje pažnje na zadatak, dijeljenje pažnje na dva ili više zadataka koje obavljamo kao i prebacivanje pažnje s jednog na drugi zadatak. Također, on povezuje radno i dugoročno pamćenje. Četvrti je dio modela radnog pamćenja, koji je Baddeley dodao u revidiranom modelu, epizodni ekran (epizodički međuspremnik). Radi se o sustavu ograničenog kapaciteta koji

služi za integraciju i kratkoročnu pohranu informacija iz pomoćnih sustava i dugoročnog pamćenja, a oslanja se na kapacitet središnjeg izvršitelja.

Model dubine obrade

Prema modelu Fergusona Craika i Roberta Lockharta iz 1972. godine vjerojatnost zadržavanja informacije više ovisi o tome do koje je razine ili dubine obrađena pri kodiranju, a manje o tome koliko je vremena provela u kratkotrajnom pamćenju. Što je dublja razina do koje je informacija obrađena, veća je vjerojatnost njezina dosjećanja. Tako možemo razlikovati plitku obradu koja uključuje analizu fizičkih ili senzornih obilježja informacija, dublju analizu koja se odnosi na prepoznavanje oblika te imenovanje objekata i događaja i, na kraju, najdublju analizu koja uključuje analizu značenja. Zaista, istraživanja pokazuju da se sadržaji koji su dublje obrađeni bolje pamte. Na primjer, u jednom takvom tipičnom istraživanju sudionicima su dane karte, a na svakoj je karti bila jedna riječ. Sudionici su bili podijeljeni u četiri grupe. Jednoj je grupi bilo rečeno da zapamti riječi s karata. Drugoj je bilo rečeno da sortira karte u kategorije prema nekim zajedničkim obilježjima. Treća je grupa dobila iste upute kao i druga, ali im je dodatno rečeno da zapamte riječi, jer će se od njih kasnije tražiti da ih se sjete. Četvrta grupa dobila je zadatak da samo poreda karte u kolone. Rezultati su pokazali da se grupa od koje se tražilo da organizira karte prema njihovu značenju, iako ih nisu trebali zapamtiti, kasnije dosjećala jednako dobro riječi s popisa kao i oni koji su dobili uputu da ih zapamte. Sve tri grupe u dosjećanju su bile znatno bolje od četvrte koja je dobila zadatak da samo poreda karte u kolone. Očito je da je do zapamćivanja došlo i bez posebne namjere da ih se zapamti. Međutim, ono što je važno jest da je bitnije što se radi s informacijama, odnosno do koje razine je informacija obrađena, a ne gdje se ona nalazi.

Naravno, to nisu jedini modeli koji pokušavaju opisati kakva je struktura našeg pamćenja i s pomoću kojih procesa se informacije kreću među tim strukturama, ali svakako jesu jedni od značajnijih jer su potaknuli brojna istraživanja i time značajno pridonijeli današnjim spoznajama o pamćenju.

Ispitivanja biološke osnove pamćenja

Kako se uopće prikupljaju informacije koje nam govore o tome koja su područja mozga uključena u pamćenje? O funkcioniranju mozga općenito se pokušava doznati na više načina. U četvrtom poglavlju mogli ste pročitati kako je još u 30-im godinama prošlog stoljeća Wilder Penfield pacijentu s tumorom na mozgu izvodio električnu stimulaciju dijelova kore velikog mozga kako bi tijekom operacije mogao pratiti funkcije mozga. Istraživanja u kojima se uklanjaju dijelovi mozga da bi se ustanovila biološka osnova pamćenja, radila su se na životinjama. Tako je Karl S. Lashley (1890. – 1958.), američki psiholog, tragao za fizičkim tragom pamćenja (engramom). Trenirao je grupu štakora u prolazanju kroz labirint, a zatim im je uklanjao male dijelove mozga (oko 10 %). Unatoč tome što im je uklanjao različite dijelove mozga, štakori su i dalje uspijevali prolaziti kroz labirint. Uklanjanje većih dijelova mozga dovodilo je do većih problema u izvedbi kod štakora, ali činilo se da ni jedan dio mozga nije bio značajniji od drugih za to naučeno ponašanje. Na kraju je Lashley zaključio da pamćenje nije pohranjeno u jednom dijelu mozga, već da mozak funkcionira kao cjelina pri pohrani informacija. Brojne spoznaje o biološkoj osnovi pamćenja temelje se na proučavanju slučajeva s nekim oštećenjima mozga. Vjerojatno je u literaturi najpoznatiji pacijent s inicijalima H. M. o kojem je također već bilo riječi u prvom poglavlju. Nakon što je umro 2008., objavljen mu je identitet i danas je poznato da se zvao Henry Gustav Molaison. H. M. je u dobi od oko 10 godina dobio prvi epileptički napad, a epileptički su napadi do njegove 16. godine postali izuzetno česti i opasni. Veliki napadi događali su se nekoliko puta tjedno, dok je manjih napada imao i po desetak puta dnevno. Zbog ozbiljnih smetnji u svakodnevnom životu njegova obitelj i on odlučili su se 1953. godine na operaciju mozga. U to se vrijeme znalo da napadi kod većine pacijenata započinju u jednom specifičnom dijelu mozga, odnosno u **medijalno temporalnom režnju**. Liječnici su očekivali da će uklanjanje područja u kojima dolazi do izbijanja epileptičkog napada riješiti problem, kao što su i ranije rješavali slične probleme. H. M.-u su

uklonili oko dvije trećine prednjeg dijela **hipokampusu**, veći dio parahipokampalne vijuge, prednji dio temporalne moždane kore, unkus i **amigdal**u. Za razliku od dotadašnjih slučajeva u kojima su to činili u samo jednoj hemisferi, H. M.-u su navedene dijelove mozga uklonili u obje hemisfere. Operacija je uspjela u smislu da su epileptički napadi prestali i zdravstveno stanje pacijenta moglo se kontrolirati samo lijekovima. Međutim, dogodile su se i neočekivane posljedice. Naime, kod H. M.-a je došlo do razvoja anterogradne amnezije, odnosno pacijent nije mogao usvajati nove epizodičke i semantičke informacije. Istovremeno, njegova se ličnost nije promijenila, a postizao je bolji rezultat na testovima inteligencije u odnosu na rezultate prije operacije. Pretpostavlja se da su raniji učestali epileptični napadi ometali koncentraciju, što se očitovalo u postignuću na testovima inteligencije. Tako je H. M. nakon operacije mogao biti uspješan u različitim aktivnostima, ali samo dok je održavao pažnju na njima. Kad bi mu se dao popis od šest riječi da ga zadrži u svojem pamćenju 30 sekundi, on bi to mogao jednako uspješno kao i drugi koji nisu imali njegove poteškoće. Čim bi se pažnja usmjerila na nešto drugo, ono što je prethodno radio potpuno bi nestalo iz njegova pamćenja. Sjećanja iz prošlosti ostala su sačuvana, osim za jedno razdoblje prije same operacije. Za razdoblja nakon operacije bio je potpuno nesposoban formirati novo epizodičko pamćenje. Nije mogao zapamtiti ljude koje je sretao ni mjesta na kojima je bio, čak ni kada je s tim ljudima i na tim mjestima bio mnogo puta. Nakon njegova slučaja više se nikome nisu uklonili spomenuti dijelovi mozga istovremeno u obje hemisfere. Slučaj H. M.-a ukazao je, prije svega, na važnost hipokampusu za pamćenje. S više informacija o hipokampusu susreli ste se u prvom poglavlju ove knjige. Ovdje ćemo se samo podsjetiti da je hipokampus dio mozga koji pripada limbičkom sustavu i nalazi se u medijalno temporalnom području mozga. Zanimljivo je spomenuti da je ime dobio po morskom konjicu zbog sličnosti oblika.

Proučavanjem ovog i drugih slučajeva s oštećenjima mozga saznalo se ponešto o različitim aspektima pamćenja kao i o područjima mozga bitnim za funkcije pamćenja. Naravno, takva su istraživanja bila izuzetno korisna. Međutim, nisu mogla dati odgovore na sva pitanja jer se često nije sa sigurnošću moglo reći koji su deficiti povezani s kojim procesima pamćenja. Razvojem suvremenijih tehnika snimanja mozga omogućeno je proširivanje spoznaja o biološkoj osnovi pamćenja. Neke od tih tehnika daju nam informacije o strukturi mozga i o tome gdje eventualno postoje oštećenja. Za kliničke i istraživačke svrhe koristi se kompjutorizirana tomografija (CT) kojom se s pomoću rendgenskih zraka dobiva vrlo detaljan prikaz strukture organa. Ipak, ta tehnika uključuje velike količine zračenja sudionika pa je njezino korištenje u istraživačke svrhe vrlo rijetko. Manje je invazivna tehnika magnetska rezonancija (MRI) koja koristi magnetska polja za stvaranje slike unutarnje strukture. Međutim, tek nam je razvoj tehnika funkcionalnog oslikavanja mozga omogućio dublje razumijevanje dijelova mozga uključenih u različite procese pamćenja. Naime, snimanjem aktivnosti pojedinih dijelova mozga dok sudionici zaista obavljaju različite zadatke pamćenja, moguće je vidjeti koji su dijelovi mozga aktivni. Jedna je od takvih tehnika pozitronska emisijska tomografija (PET) kojom se snima aktivnost mozga detekcijom radijacije pozitrona. U krvotok sudionika injektira se mala količina radioaktivne tvari. Molekule te tvari imaju različitu koncentraciju u različitim dijelovima mozga u ovisnosti o aktivnosti mozga i potrebi za hranjivim tvarima iz krvi. Na taj se način, očitavanjem radioaktivnog zračenja, može pratiti koji su dijelovi mozga uključeni tijekom obavljanja različitih zadataka pamćenja. Ipak, ta se tehnika ne može primijeniti kod nekih sudionika koji su iz različitih razloga osjetljivi na radioaktivne kemikalije. Danas je često u upotrebi tehnika funkcionalne magnetske rezonancije (fMRI). Kao što smo već spomenuli, kad određeni dijelovi mozga postanu aktivni, oni zahtijevaju više kisika. Zbog toga unutar nekoliko sekundi u tom dijelu mozga poteče više krvi da bi se taj dio mozga opskrbio s dovoljno kisika. Kad se ponovno smanji aktivnost, smanjuje se protok krvi. Prateći promjene u protoku krvi istraživači mogu zaključivati o aktivnijim i manje aktivnim dijelovima mozga. PET i fMRI daju vrlo precizne slike dijelova mozga koji su uključeni u obavljanje različitih zadataka pamćenja. Međutim, obje tehnike karakterizira vremenski pomak koji je potreban da bi se promjene u aktivnosti mogle očitati. Naime, kao što smo već naveli, potrebno je ponekad i nekoliko sekundi da bi došlo do promjena u protoku krvi u aktiviranom dijelu mozga. Za razliku od tih tehnika, neke druge tehnike omogućavaju nam da vrlo precizno vremenski odredimo kad su se spomenute promjene u mozgu dogodile. Na primjer, elektroencefalografija (EEG), o kojoj ste opširnije čitali u drugom poglavlju, nam daje takvu mogućnost. S pomoću nje možemo vrlo precizno pratiti kad se određena promjena dogodila. Vrlo precizno vremensko određivanje omogućava nam i magnetska encefalografija (MEG) koja se bazira na otkrivanju izvora slabog magnetskog polja koji emitiraju

neuroni, a omogućava praćenje brzo izmjenjivih uzoraka neuronske aktivnosti u milisekundama. S druge strane, te dvije tehnike ne daju nam mogućnost preciznog određivanja mjesta gdje se promjena dogodila kao što to možemo odrediti uz pomoć PET i fMRI tehnika. Kao što se može vidjeti, neke od navedenih tehnika omogućavaju nam dobivanje detaljnijih informacija o područjima moždane aktivnosti tijekom obavljanja određenog zadatka, dok nam neke od njih daju više podataka o tome kada ta područja postaju aktivna. Stoga odluka o tome koje će od njih biti korištene u nekoj specifičnoj situaciji ovisi o svrsi primjene. Naravno, najviše podataka možemo dobiti istovremenim korištenjem neke od tehnika za precizno određivanje mjesta moždane aktivnosti (npr. fMRI) i one koja je vremenski preciznija (npr. MEG), ali takva su istraživanja financijski vrlo zahtjevná. Iako su se naše spoznaje o pamćenju, dijelom zahvaljujući i spomenutim tehnikama, značajno pomakle od vremena Lashleya i slučaja amnezije H. M.-a, još je uvijek mnogo otvorenih pitanja. Ipak, pogledajmo u kojem nas smjeru vode novija istraživanja.

Uloga medijalno temporalnog područja mozga

Medijalno temporalno područje, osim spomenutog hipokampusa, uključuje amigdalú, entorinalni, peririnalni i parahipokampalni dio mozga (Slika 6.1.). Dosadašnja istraživanja ukazuju na važnu ulogu cijelog ovog područja mozga u pamćenju.

(SLIKA 6.1. OVDJE)

Vidjeli smo da je slučaj H. M.-a prvi ukazao na bitnu ulogu hipokampusa. Samo jednostrano oštećenje medijalno temporalnog područja također vodi teškoćama u epizodičkom pamćenju, ali one su manjeg obima u odnosu na obostrana oštećenja kao što je bio slučaj kod H. M.-a. Pokazuje se da one osobe koje imaju oštećenja desnog hipokampusa, imaju više problema s neverbalnim informacijama, a one s oštećenjima lijevog hipokampusa, s verbalnim informacijama. Slični nalazi o ulozi hipokampusa za verbalne i neverbalne sadržaje dobiveni su praćenjem aktivnosti mozga zdravih ljudi. Naime, kod zdravih osoba tijekom kodiranja riječi aktivnije je lijevo medijalno temporalno područje, dok kodiranje objekata i lica više aktivira obostrano medijalno temporalno područje. Slično kao i kod ljudi, oštećenja hipokampalnog područja dovode do poteškoća pri pamćenju i kod životinja. Životinje s takvom vrstom oštećenja imaju poteškoće u učenju novih informacija, posebno onih koje se odnose na specifične događaje. Na primjer, neke ptice spremaju hranu u skrovišta koja povremeno mijenjaju. Ptice s oštećenjem hipokampalnog područja nisu u stanju zapamtiti gdje su im skrovišta i sasvim ih nasumično traže. Čini se da hipokampus općenito ima nezaobilaznu ulogu u spacijalnom pamćenju. Na primjer, štakori s oštećenjem hipokampusa imaju poteškoća s pamćenjem spacijalnog i vremenskog konteksta pri učenju labirinta. Naime, nisu u stanju naučiti u kojim su dijelovima labirinta već bili, nego ponavljano ulaze u one koje su već obilazili, za razliku od zdravih štakora koji snalaženje u labirintu uz adekvatnu motivaciju vrlo brzo nauče. Vidjeli smo i na primjeru Clivea Wearinga kao i H. M.-a da su imali teškoća u snalaženju u prostoru, konkretno u učenju novih spacijalnih informacija. Tako se Clive Wearing ne bi znao vratiti u sobu kad bi izašao iz nje, a H. M. nije mogao zapamtiti put do kuće nakon što se preselio. Proučavanjem tih i drugih slučajeva amnezija uočeno je nekoliko važnih stvari. Što je oštećenje hipokampusa i okolnih područja bilo veće, to su poteškoće pamćenja bile izraženije, nemogućnost dosjećanja sezala je više u prošlost i poteškoće su se uglavnom javljale u epizodičkom pamćenju, uz relativno dobro očuvano semantičko pamćenje. U pokušaju objašnjenja tih činjenica neki su se autori vodili idejom da se određeni tip informacija trajno pohranjuje u hipokampusu. Tako bi se njegovim oštećenjem mogao objasniti gubitak tih informacija kao i nemogućnost stvaranja novih istovrsnih sjećanja. Međutim, rezultati kasnijih istraživanja sugerirali su nešto drugo. Istraživanja su pokazala da bi hipokampus mogao imati ključnu ulogu u povezivanju objekta i riječi s različitim kontekstualnim informacijama, što je osobito važno za epizodičko pamćenje. Naime, tijekom nekog događaja izloženi smo čitavom nizu informacija. Na primjer, kad upoznajemo neku osobu, istovremeno pokušavamo kodirati više njezinih karakteristika. Različite perceptivne

karakteristike (boja kose i očiju, frizura, odjeća, lice, ton glasa i sl.) kao i vremenski i prostorni kontekst u kojem se događaj odvija, pokušavamo vidno i fonološki, a sam razgovor semantički kodirati. Poznato je da se svaka od tih karakteristika obrađuje u različitim dijelovima mozga, a rezultati istraživanja ukazali su na mogućnost da se u hipokampusu ujedinjuju informacije iz svih tih područja mozga kako bi se formirala jedinstvena reprezentacija događaja. Novija istraživanja epizodičkog pamćenja potvrđuju da se u hipokampusu zaista nalazi zona konvergencije, odnosno povezivanje pojedinačnih dijelova informacije u jednu smislenu reprezentaciju. Međutim, pretpostavlja se mogućnost da se takve reprezentacije ne zadržavaju, ili se barem ne zadržavaju trajnije, u hipokampusu. Na primjer, sve je više istraživanja koja sugeriraju važnu ulogu entorinalnog područja u procesiranju kontekstualnih informacija, a koje inače zajedno s hipokampusom sudjeluje u spacijalnom učenju i pamćenju. Tako se pretpostavlja da se prilikom kodiranja senzornih karakteristika nekog objekta informacije iz različitih dijelova kore velikog mozga preko peririnalnog područja prenose u lateralno entorinalno područje, dok se spacijalne informacije preko parahipokampalnog područja prenose u medijalno entorinalno područje. Kako su sva ta područja povezana s hipokampusom, a i međusobno, te bi se senzorne i spacijalne informacije integrirale u hipokampusu. Međutim, pretpostavlja se da informacije ne ostaju u hipokampusu, već se povratnom vezom preko **entorinalnih** područja vraćaju u dijelove mozga iz kojih su došle. Kasnije, kada se u okolini pojavi odgovarajući znak za dosjećanje, hipokampus ponovno putem spomenutih područja posreduje u obnavljanju ostalih kontekstualnih reprezentacija događaja, a osoba se, na primjer, prisjeća nekog konkretnog cjelovitog epizodičkog iskustva. Da se različite informacije o istom objektu nalaze na različitim mjestima u mozgu, sugeriraju i istraživanja semantičkog pamćenja. Vidne informacije o određenom objektu ne nalaze se na istom mjestu na kojem su slušne, mirisne ili informacije o tome čemu služi taj objekt. Klinička iskustva pokazuju da pacijenti s oštećenjima pojedinih dijelova mozga imaju poteškoća samo s nekim semantičkim kategorijama. Na primjer, pacijent s inicijalima J. B. R. imao je mnogo više problema s definiranjem riječi i identifikacijom slika živih u odnosu na nežive objekte. On bi vrlo točno opisivao aktovku kao malu torbu koju studenti koriste za nošenje papira. Međutim, za cvijet narcis mogao je reći samo da je biljka, a za noja samo da je nešto neuobičajeno. Ustanovljeno je da pacijenti kao što je J. B. R. imaju oštećenja u prednjim, srednjim i donjim dijelovima temporalnog režnja, dok su kod pacijenta koji su imali više problema s neživim stvarima, a njih je u populaciji znatno manji broj u odnosu na one s problemima vezanim za žive objekte, bila prisutna oštećenja parijetalnog režnja. Na temelju takvih nalaza pretpostavilo se da je kategorija živo-neživo bitna karakteristika objekata koja određuje u kojim će se dijelovima mozga nalaziti informacije o njima. Međutim, ne potvrđuju to svi nalazi. U jednom su istraživanju ispitanicima prezentirali perceptivne i neperceptivne informacije o živim i neživim pojmovima. Procesiranje perceptivnih informacija o živim i o neživim pojmovima bilo je povezano s aktivacijom lijevog stražnjeg donjeg dijela temporalnog područja. S druge strane, procesiranje neperceptivnih karakteristika živih i neživih pojmova bilo je povezano s aktivacijom srednjih dijelova temporalnog područja. Očito je da su i živi i neživi pojmovi aktivirali ista područja u mozgu, što ukazuje na mogućnost da su informacije u semantičkom pamćenju organizirane i prema nešto drukčijim semantičkim kategorijama od ranije spomenute. Neki tipovi agnozije također sugeriraju da se specifične kategorije semantičkog znanja nalaze u posebnim mjestima u mozgu. Agnozije nastaju kao posljedica oštećenja nekih dijelova mozga. Ima ih više vrsta, a manifestiraju se kao poteškoće u procesiranju određene vrste informacija u ovisnosti o tome koji je dio mozga zahvaćen. Tako će povrede određenog dijela mozga dovesti do gubitka samo dijela znanja o specifičnim objektima, dok će ostala znanja ostati sačuvana. Osoba koja ima asocijativnu vizualnu agnoziju može imati problema u prepoznavanju i imenovanju nekog konkretnog predmeta iako ga normalno može vidjeti, točno precrtati na papir i znati čemu služi. Osoba koja ima slušnu agnoziju može imati ozbiljnih teškoća u razumijevanju izgovorenih riječi, ali kad ih vidi napisane, razumjet će njihovo značenje. Kako ukupno gledajući postoji jako mnogo karakteristika različitih objekata i kategorija, neki autori misle da je nemoguće spoznati gdje se u mozgu nalazi koja od njih. Međutim, drugi misle da možda nemamo tako velik broj specifičnih kategorija, već samo njih nekoliko. Kako se pretpostavlja da su naše semantičke mreže organizirane prema karakteristikama objekta, tako možda razlikujemo vizualne karakteristike (boja, tekstura, veličina), funkcionalne karakteristike (upotreba, mjesto korištenja) itd. Oštećenje nekog dijela mozga može dovesti do teškoća u nekoj od karakteristika, a da istovremeno ostale vrste semantičkih informacija o konkretnom objektu funkcioniraju normalno. Osoba kojoj su

oštećene vizualne karakteristike neće moći opisati ili prepoznati neki predmet na temelju vizualnih karakteristika, ali će i dalje znati njegovu funkciju kao što se to zaista događa u opisanim slučajevima agnozija.

S obzirom na sve navedeno, danas prevladavaju dvije glavne pretpostavke

o tome na koji je način hipokampus povezan s drugim dijelovima mozga tijekom kodiranja, pohranjivanja i pronalaženja informacija te kako se i kada informacije iz hipokampusa premještaju u druge dijelove mozga. Prema jednoj pretpostavci informacije se nikad i ne pohranjuju u hipokampusu, već je uloga hipokampusa u tome da povezuje različite komponente pamćenja iz drugih područja mozga. Kad je znanje novo, onda su veze među dijelovima mozga u kojima se nalaze informacije slabe i povezujuća uloga hipokampusa je velika. Ali kako vrijeme prolazi i veze između reprezentacija jačaju u drugim dijelovima mozga, tako uloga hipokampusa slabi, dok se na kraju nismo u mogućnosti dosjetiti tih informacija potpuno neovisno o aktivnosti hipokampusa. Treba naglasiti da prema nekim autorima informacije nikad ne postaju u potpunosti neovisne o hipokampusu. Druga pretpostavka govori o tome da se nove informacije pohranjuju u hipokampusu, ali se onda na neki način prebacuju u druga područja. Bontempi, Laurent-Demir, Destrade i Jaffard u svojem su istraživanju ustanovili da se pri dosjećanju specijalnih informacija kratko vrijeme nakon učenja (pet dana) aktivira hipokampus i stražnja cingularna vijuga, ali dosjećanje istog sadržaja nakon dužeg vremena (25 dana) aktivira **frontalni režanj** kore velikog mozga i prednju cingularnu vijugu (ali ne i hipokampus i stražnju cingularnu vijugu). Očito je da tijekom vremena dolazi do promjena u dijelovima mozga koji su uključeni u dosjećanje tih informacija. Uz ovu pretpostavku jedna je od vodećih ideja da se transfer informacija iz hipokampusa u druga područja mozga događa tijekom spavanja. Konkretno, misli se na faze spavanja u kojima sanjamo, odnosno takozvane REM faze. Ustanovljeno je da se isti obrasci aktivnosti u hipokampusu odvijaju tijekom obavljanja neke radnje u budnom stanju i kasnije tijekom spavanja. U ranijim dijelovima teksta naveli smo da se informacije nakon kodiranja pohranjuju u dugotrajnom pamćenju. Vjeruje se da procesom koji zovemo konsolidacija, reprezentacije postaju stabilnije i na taj način možda neovisnije o medijalno temporalnom području. Prema teoriji konsolidacije procesi pamćenja nastavljaju se i nakon što smo usvojili neku informaciju. Dokazi u prilog konsolidaciji dolaze i od pacijenata s retrogradnom amnezijom. Naime, oni se najčešće ne mogu sjetiti određenog razdoblja prije oštećenja mozga. Kao što smo već rekli, što je oštećenje veće, to je razdoblje kojeg se ne mogu sjetiti duže. Kod dijela pacijenata s amnezijom riječ je o desetljećima, pa se mogu sjetiti samo manjeg broja informacija iz vlastita djetinjstva, dok se u nekim blažim slučajevima ne mogu sjetiti nekoliko sati ili dana prije nego što je došlo do oštećenja. Takvi nalazi upućuju na to da se starija sjećanja ne nalaze u medijalno temporalnom području. Čini se da se u fazi konsolidacije, vjerojatno uz posredovanje medijalno temporalnog područja, uspostavljaju direktne veze među centrima u kori velikog mozga u kojima se nalaze povezane informacije. Zbog toga je moguće da se, u slučaju oštećenja hipokampusa, osobe koje imaju amneziju ipak mogu sjetiti takvih informacija. Možda je zaista moguće da je medijalno temporalno područje neophodno za zadržavanje informacija dok se ne završi proces konsolidacije, a nakon toga se njegova uloga smanjuje ili potpuno gubi. Tome u prilog govore i nalazi istraživanja Stuart Zola-Morgana i Larry Squirea iz 1990. godine u kojem su skupinu majmuna učili razlikovanju stotine parova objekata. Majmuni su 16 tjedana prije nego što im je uklonjen hipokampus naučili 20 parova, a zatim su u 12., 8., 4. i 2. tjednu prije uklanjanja hipokampusa učili preostale parove objekata, u svakom tjednu po 20. Dva tjedna nakon uklanjanja hipokampusa provjerilo se koliko su se majmuni sjećali. Pokazalo se da su se dobro sjećali parova koje su učili 8, 12 i 16 tjedana prije operacije, a postignuće je bilo jednako kao u kontrolnoj skupini. Međutim, nisu se sjećali parova koje su učili četiri i dva tjedna prije operacije. Iz toga se zaključilo da je potrebno nekoliko tjedana da se stvore sjećanja koja će biti neovisna o hipokampusu. Da je potrebno neko vrijeme da se pamćenje konsolidira, pokazuju i primjeri osoba kojima se daje elektrokonvulzivna terapija radi ublažavanja teških depresivnih stanja. U takvim slučajevima javlja se trajna retrogradna amnezija za događaje koji su prethodili elektrošoku. Ono što još ne znamo jest koliko vremena treba za konsolidaciju i o čemu to ovisi. Čini se da u nekim slučajevima ona traje vrlo

kratko, dok u drugim, sudeći po nekim primjerima amnezija, izuzetno dugo. Istraživanja pokazuju da je aktivnost hipokampusa pod utjecajem osobnog značaja događaja, njegove živosti i intenziteta doživljenih emocija. Događaji od većeg osobnog značaja, čijih se detalja življe sjećamo i koji imaju veću emocionalnu važnost za nas, dovode do veće aktivnosti u tom području mozga. Dio medijalno temporalnog područja koji se također povezuje s emocionalno obojenim sadržajem jesu amigdaloidne jezgre. Njihova oštećenja vode do nemogućnosti učenja novih emocionalnih odgovora. Slučajevi obostranog oštećenja amigdala, iako srećom vrlo rijetki kod ljudi, pokazuju da takve osobe imaju poteškoće u učenju reakcija straha. U stanju su reagirati na podražaje koji prirodno izazivaju reakciju straha (bezuvjetne podražaje), ali ne mogu usvajati nove uvjetovane reakcije koje nam procesom klasičnog uvjetovanja mogu omogućiti bolju prilagodbu okolini. Iako nam se čini da strah nije poželjna emocija, važno je podsjetiti se da nas taj osjećaj može sačuvati od potencijalno životno opasnih situacija. Još nije potpuno jasno je li amigdala mjesto gdje se trajno pohranjuje takav tip informacija ili ona samo posreduje u spremanju emocionalnih reakcija u druga područja mozga. Interesantna su istraživanja pamćenja emocionalno obojenih sadržaja kod osoba sa oštećenjem amigdale i bez njega. Uobičajeno se nalazi da zdrave osobe bolje pamte snažno emocionalno obojene dijelove priče u odnosu na neutralne. Međutim, osobe s oštećenjima amigdale ne pokazuju povećanu uzbuđenost tijekom emocionalnih dijelova priče niti pokazuju tendenciju njihova kasnijeg boljeg dosjećanja. Takvi nalazi sugeriraju da bi amigdala mogla imati važnu ulogu u olakšavanju zapamćivanja emocionalno važnih događaja u deklarativnom pamćenju. I, zaista, istraživanje u kojem se korištenjem PET tehnike pratila aktivnost mozga tijekom gledanja snažno emocionalno obojenog filma kod zdrave populacije, pokazalo je da su se osobe koje su tijekom gledanja filma imale veću aktivnost u području amigdale kasnije bolje dosjećale detalja filma u odnosu na osobe s manjom aktivnošću u tom području.

Uloga frontalnog režnja kore velikog mozga

Rezultati dosadašnjih istraživanja ukazuju na važnu ulogu frontalnog režanja mozga u radnom i dugotrajnom pamćenju. Pritom se čini da frontalni dio mozga nije sam po sebi toliko važan za kratkotrajno zadržavanje informacija unutar radnog pamćenja koliko za upravljanje aktivacijom reprezentacija pamćenja pod utjecajem ciljeva i prethodnog iskustva. Tako su ventrolateralna područja prefrontalnog dijela (prednji dio frontalnog režnja) velikog mozga važna za aktivaciju ključnih sadržaja, dok su dorsolateralna područja prefrontalnog dijela važnija za međusobne odnose sadržaja koji se u tom trenutku obrađuju u radnom pamćenju. Istovremeno, prednji dijelovi prefrontalnog područja uključeni su u odabir pravila prema kojima se određuje koje je sadržaje i odnose primjereno odabrati. Više je istraživanja potvrdilo da zadržavanje sadržaja u radnom pamćenju aktivira ventrolateralno prefrontalno područje, a njegova se oštećenja povezuju s teškoćama u selekciji, usporedbi i procjeni pri izvođenju zadataka radnog pamćenja. Manipulacija sadržajima u radnom pamćenju kod zdravih sudionika aktivira dorsolateralno prefrontalno područje, kao što i oštećenja tog područja dovode do problema u nadgledanju izvođenja zadataka u radnom pamćenju. Ispitivanja fonološke petlje iz ranije spomenutog Baddeleyeva modela radnog pamćenja uz pomoć PET tehnike ukazala su na povećanu aktivaciju dvaju odvojenih područja mozga. Jedno je područje između parijetalnog i temporalnog režnja u lijevoj hemisferi koje se očito može povezati s pamćenjem fonoloških karakteristika sadržaja koji se pamte. Drugo je područje poznato kao Brocino područje koje je uključeno u produkciju govora, ali je očito povezano i sa subvokalnim ponavljanjem. Kad je riječ o istraživanjima vidno-prostornog ekrana, istraživanja su pokazala aktivaciju više različitih područja, ali sva su bila u desnoj hemisferi. Kad je riječ o ulozi frontalnog režnja u epizodičkom pamćenju, važno je podsjetiti se da pacijenti s oštećenjima frontalnog režnja imaju teškoća u dosjećanju osobnih događaja. Na primjer, ne mogu se prisjetiti od koga su čuli neku informaciju iako se mogu sjetiti same informacije. Istraživanja pokazuju da se kod zdravih osoba aktivira više različitih područja u frontalnom režnju kore velikog mozga pri kodiranju i pronalaženju u epizodičkom pamćenju. Korištenjem PET i fMRI tehnika oslikavanja mozga ustanovljeno je da je pri kodiranju epizodičkih informacija više uključen lijevi nego desni prefrontalni dio kore velikog mozga, i to specifično donji prefrontalni dio. Obrnuto je pri pronalaženju kada se više aktivira desni u odnosu na lijevi prefrontalni

dio kore velikog mozga, odnosno njegov prednji prefrontalni dio i dorsolateralno područje u obje hemisfere. Takva je aktivacija uočena ne samo u slučajevima kad dolazi do uspješnog dosjećanja već i onda kada dosjećanje nije uspješno. S druge strane, pronalaženje informacija iz semantičkog pamćenja pretežno se odvija u lijevoj hemisferi. Aktivacija različitih područja kore velikog mozga dijelom se koristi i kao dodatan argument za opravdanost razlikovanja semantičkog od epizodičkog pamćenja, o čemu je već ranije u tekstu bilo govora. S frontalnim područjima povezuje se i korištenje strategije elaboracije pri zapamćivanju. Tako su neka istraživanja uspoređivala aktivnost mozga tijekom semantičkog, odnosno dubokog procesiranja zadatka i nesemantičkog procesiranja koje zahtijeva pliću obradu. Podsjetit ćemo se da smo se s modelom dubine obrade susreli u uvodnom dijelu ovog poglavlja. Na primjer, procjenjivanje je li riječ apstraktna ili konkretna, zahtijeva semantičku obradu što je svakako dublja obrada od procjenjivanja je li riječ napisana velikim ili malim slovom, kako se to često radi u zadacima koji uključuju nesemantičku obradu. Prilikom kasnijeg ispitivanja pamćenja ustanovilo se, očekivano, da je semantičko procesiranje vodilo boljem dosjećanju. Pritom su snimanja aktivnosti mozga konzistentno pokazivala da je tijekom semantičkog kodiranja bilo aktivnije područje lijevog donjeg prefrontalnog dijela kore velikog mozga u odnosu na nesemantičko kodiranje. Kod takvog tipa kodiranja u epizodičkom se pamćenju dobiva pojačana aktivnost donje dorsalne frontalne vijuge i ventralnog prefrontalnog područja. Aktivacija donjeg frontalnog područja pripisuje se aktivaciji semantičkog koda koji je najčešće prisutan pri formiranju epizodičkog pamćenja riječi. Istraživanja nadalje ukazuju na mogućnost da frontalni režanj u nekim slučajevima potiskuje aktivnost hipokampusa, odnosno inhibira usvajanje i pronalaženje neželjenih informacija. Anderson i suradnici tražili su od sudionika da neke parove riječi zapamte, a da neke parove riječi koji su im prikazani pokušaju namjerno zaboraviti. Istovremeno snimanje mozga pokazalo je da je hipokampus aktivniji tijekom zapamćivanja nego tijekom zaboravljanja parova riječi. Ono što je bilo iznenađujuće jest da su neki dijelovi prefrontalnog dijela kore velikog mozga bili aktivniji tijekom izvršavanja zadatka zaboravljanja nego tijekom zapamćivanja. Što je aktivnost prefrontalnog dijela bila veća, to je rasla vjerojatnost da će sudionik zaboraviti tu riječ. Navedeni nalazi sugeriraju da frontalna i medijalna temporalna područja mozga rade zajedno kako bi potaknula kodiranje događaja u pamćenju. Pritom su aktivne ponešto drukčije regije u ovisnosti o tome o kakvim se vrstama informacija radi, verbalnim ili neverbalnim. Verbalne se informacije bolje pamte kada se semantičke i fonološke karakteristike procesiraju putem lijevog prefrontalnog dijela kore velikog mozga. Neverbalne se informacije bolje pamte kada su vidne i prostorne karakteristike doživljaja procesirane preko desnog prefrontalnog dijela kore velikog mozga. Ventrolateralna i dorsolateralna područja prefrontalnog dijela kore velikog mozga mogla bi služiti za usmjeravanje pažnje i organizaciju navedenih karakteristika u radnom pamćenju, a zatim se te informacije dalje prosljeđuju u obostrana medijalna temporalna područja. Frontalni režanj kore velikog mozga, kao što je već rečeno, smatra se važnim za odabir znakova za dosjećanje koji bi trebali potaknuti pamćenje, kao i za evaluaciju i nadgledanje pri kasnijem pretraživanju. Interesantna su istraživanja koja daju direktne dokaze o povezanosti aktivacije frontalnog i medijalno temporalnog područja tijekom kodiranja i kasnijeg dosjećanja kodiranog sadržaja. U ranijim istraživanjima obično se varirala priroda zadatka kodiranja kako bi se manipuliralo kasnijom razinom zapamćenosti. Razvoj suvremenih tehnika oslikavanja mozga, kao što je funkcionalna magnetska rezonanca, pružio je mogućnost da sudionici imaju isti zadatak kodiranja tijekom svih faza učenja. Na taj su način istraživači mogli razvrstati pokušaje kodiranja s obzirom na to jesu li se sudionici poslije mogli sjetiti prikazanih riječi ili ne. U jednom primjeru takvog istraživanja sudionici su prilikom prvog prikazivanja riječi trebali odrediti radi li se o apstraktnim ili konkretnim riječima. Dvadeset minuta nakon toga ponovno im je bio prikazan dio istih riječi, ali je među njima bilo i onih kojih u prvom prikazivanju nije bilo. Trebali su prepoznati radi li se o novim riječima (koje nisu bile prikazane) ili starim (koje su bile prikazane). Rezultati su pokazali značajniju aktivaciju lijevog prefrontalnog i lijevog temporalnog područja kad su se sudionici ispravno sjetili riječi u odnosu na situacije u kojima ih se nisu mogli sjetiti. Konkretno, sudionici su se bolje dosjećali onih riječi kod kojih je tijekom njihova kodiranja bila prisutna veća aktivacija prednjeg i ventralnog, kao i stražnjeg i dorsalnog dijela lijeve donje frontalne vijuge, lijevog frontalnog operkulum, lijevog parahipokampalnog područja i područja fuziformne vijuge. Kako su sudionici procjenjivali i svoju sigurnost u odgovore, ustanovljeno je da je kod sigurnijih odgovora bila veća aktivnost parahipokampalnog i prefrontalnog dijela kore velikog mozga u odnosu na odgovore za čiju

su točnost sudionici bili manje sigurni. Takvi rezultati sugeriraju da je za kasnije uspješno dosjećanje verbalnih informacija važno da se tijekom zapamćivanja, odnosno kodiranja tih informacija aktiviraju lijevo frontalno i lijevo parahipokampalno područje mozga. Slični su rezultati dobiveni u istraživanjima neverbalnog kodiranja. Sudionici su procjenjivali pripadaju li neke slike unutarnjem ili vanjskom prostoru. Nakon 30 minuta od sudionika se u testu prepoznavanja tražilo da odrede jesu li prikazane slike stare ili nove. Također se tražilo da procijene sjećaju li se slika zaista ili im se one samo čine poznate. Pronađeno je da je aktivnost hipokampalnog područja u obje hemisfere kao i u stražnjem dijelu desne donje frontalne vijuge prediktivna za kasnije dosjećanje ili zaboravljanje. Aktivnost je bila veća za slike kojih su se sjećali u odnosu na one koje su im samo bile poznate ili za one koje su u potpunosti zaboravili. Posljednjih godina raste broj istraživanja koja se bave ispitivanjem aktivacije pojedinih dijelova mozga pri prisjećanju prošlosti i zamišljanju budućnosti. Čini se da se pri prisjećanju prošlosti i zamišljanju budućnosti aktiviraju gotovo ista područja u mozgu. Najčešće se radi o medijalnom prefrontalnom dijelu, medijalnom parijetalnom dijelu kore velikog mozga uključujući retrosplenijalni i prekunealni korteks i medijalno temporalnom području zajedno s hipokampusom. Szpunar, Watson i McDermott tražili su od sudionika da se sjete nekog specifičnog događaja iz prošlosti, zamisle neki specifičan događaj u budućnosti ili da zamisle specifičan događaj koji uključuje jednu poznatu ličnost. Našli su preklapanje u aktivnostima frontopolarne područja i medijalno temporalnog područja u obje hemisfere za prošla sjećanja i zamišljanje budućnosti. To sugerira da postoji ista neuronska osnova za konstrukciju događaja u prošlosti i zamišljanje u budućnosti. U prilog tome govore i nalazi pacijenata s amnezijom koji se nisu u stanju prisjetiti osobnih događaja iz prošlosti ili nisu u stanju zamisliti vlastitu budućnost iako se mogu sjetiti i zamišljati budućnost kad se ne radi o osobnim informacijama. Na primjer pacijent D. B. imao je oštećenje dijela mozga koje je nastalo zbog nedostatka kisika tijekom zastoja rada srca. Kao što je to čest slučaj kod amnezija, kod njega su se pojavile teškoće s epizodičkim pamćenjem uz očuvano semantičko pamćenje. On se nije bio u stanju prisjetiti ničega iz vlastite prošlosti niti zamišljati svoju budućnost iako je bio u stanju iznositi općenite činjenice o prošlosti ili predviđati što će se općenito dogoditi u budućnosti. Ipak postoje i neka područja koja su aktivnija pri zamišljanju budućnih situacija u odnosu na prošle. To su premotorički dio mozga u obje hemisfere i lijevi prekunealni korteks. Pretpostavlja se da je to zbog toga što se kod budućnih događaja radi o nečem novom i/ili nečem što zahtjeva dodatnu obradu detalja kako bi događaj bio smislen. Prema tome čini se da bi hipokampus mogao imati ključnu ulogu i za rekombiniranje detalja iz prethodnih iskustava kako bi stvorili/zamislili koherentnu novu konstrukciju za budućnost. Zanimljivo je spomenuti da je, kao kod prisjećanja prošlosti i zamišljanja budućnosti, uočena aktivacija sličnih područja mozga prilikom točnog i lažnog sjećanja. Naime, epizodičko pamćenje smatra se više konstruktivističkim nego reproduksijskim procesom i stoga je sklono raznim iskrivljenjima. To znači da se upamćenost nekog događaja može znatno razlikovati od objektivnog događaja. Kažemo da se radi o tzv. „lažnom sjećanju“ kad se praznine u sjećanju na neki događaj popune izmišljenim podacima. U tom slučaju ne radi se o namjernom laganju, već je osoba zaista uvjerena da se nešto dogodilo upravo onako kako se ona toga sjeća. U istraživanjima lažnog pamćenja često se koristi DRM paradigma (*Deese-Roediger-McDermott* paradigma) pri čemu se sudionicima prezentira popis riječi od kojih su sve povezane jednom cilnom riječju, ali koja sama nije prezentirana. U kasnijem testu prepoznavanja sudionici trebaju prepoznati radi li se o riječi koja je ranije bila prikazana ili nije. Rezultati istraživanja pokazuju sklonost određenog broja sudionika k prepoznavanju ciljane riječi iako ona u ispitivanju nije bila prikazana. Snimanje mozga pri izvođenju takvih zadataka pokazuje da su aktivirana slična područja medijalno temporalnog režnja tijekom pravog i lažnog sjećanja. U jednoj od varijanti takvog tipa istraživanja od sudionika se tražilo da prepoznaju jesu li određeni likovi bili prikazani, jesu li samo bili slični ili su bili potpuno drukčiji od onih prezentiranih u prvoj fazi ispitivanja. Ono što su dobili jest slična razina aktivnosti u medijalno temporalnom području/hipokampusu, nekim područjima prefrontalnog dijela kore velikog mozga, medijalnom i donjem dijelu parijetalnog režnja i ventralno temporalno okcipitalnom režnju tijekom točnih i netočnih odgovora. Ti nalazi ukazuju na iste neuronske procese točnog i lažnog prepoznavanja. Ipak, nalazi istraživanja pokazuju da se točno i lažno sjećanje može razlikovati prema aktivnosti u nekim područjima mozga. Naime, točni doživljaji imaju više senzornih i perceptivnih detalja. Tako snimanje mozga prilikom točnog dosjećanja pokazuju veću aktivaciju u vidnom području u odnosu na lažna sjećanja.

Uloga drugih područja mozga u pamćenju

Određenu ulogu za epizodičko i semantičko pamćenje imaju i neki drugi dijelovi mozga. **Diencefalon** uključuje strukture kao što su mamilarna tjelešca i mediodorsalna jezgra talamusa, a **bazalni prednji mozak** je grupa struktura na bazi prednjeg mozga (vidjeti Sliku 6.1.). Njihova oštećenja kao i oštećenje forniksa kojim su oni povezani s hipokampusom, rezultira anterogradnom amnezijom. Jedna od pretpostavki govori o tome da je diencefalon na neki način odgovoran za povezanost frontalnog dijela kore velikog mozga i hipokampusa tijekom usvajanja i konsolidacije pamćenja te da njegovo oštećenje dovodi do amnezije. Često se spominje važnost mamilarnih tjelešaca i prednjih talamičkih jezgara, ali neki slučajevi amnezije ukazuju i na ulogu retrosplenijalnog dijela kore velikog mozga unutar cingularnog područja, laterodorsalne talamičke jezgre i jezgara u bazalnom prednjem mozgu. Talamičke jezgre i retrosplenijalno područje zajedno s hipokampusom imaju određenu ulogu u prostornom procesiranju. Također, lezije mamilarnih tjelešaca onemogućavaju iste prostorne zadatke koji su osjetljivi i na oštećenja hipokampusa, a potvrđeno je da su mamilarna tjelešca neophodna za normalno dosjećanje epizodičkih informacija. Forniks je važan za epizodičko pamćenje u zdravoj populaciji. Njegovo oštećenje dovodi do odvajanja hipokampusa od medijalnog diencefalona i prednjeg bazalnog mozga, što se povezuje s ranije spomenutom amnezijom. Kad se u okolini događa nešto što je potrebno zapamtiti, pretpostavlja se da bazalni prednji mozak daje signal hipokampusu da obrati pažnju na to što je potrebno procesirati. Zbog toga oštećenja bazalnog prednjeg mozga, unatoč neoštećenom hipokampusu, vode amneziji. Naime, hipokampus bez njegovih uputa ne može efikasno funkcionirati, odnosno odrediti kad treba spremati nove informacije. I za kraj, moramo ipak barem kratko spomenuti dva dijela središnjeg žičanog sustava koji se često povezuju s nedeklarativnim pamćenjem. Kratko, ne zato što se o tome ne bi imalo što reći, nego upravo suprotno, spoznaje iz tog područja prelaze obim ovog rada. Riječ je o malom mozgu koji, osim što ima važnu ulogu u koordinaciji pokreta, sudjeluje u pamćenju vještina. Drugi su dio bazalni gangliji koji su važni za planiranje i izvođenje pokreta te imaju nezaobilaznu ulogu u učenju vještina, ne samo motoričkih nego i kognitivnih. Zaključno možemo reći da je biološka osnova pamćenja vrlo složena. Iako su tehnike oslikavanja mozga značajno pridonijele boljem razumijevanju procesa pamćenja i donijele nove spoznaje o uključenosti pojedinih dijelova mozga koji se nalaze u osnovi tih procesa, očito je put do konačnih odgovora još prilično dug. Ipak, očekujemo da će rezultati budućih istraživanja dovesti do boljeg razumijevanja načina na koje možemo potaknuti aktivaciju određenih područja kore velikog mozga kako bi se osiguralo uspješnije kodiranje i dosjećanje informacija.

Zaključci

1. Pamćenje je mogućnost usvajanja, zadržavanja i korištenja informacija. Spoznaja o važnosti pamćenja u svakodnevnom funkcioniranju još je davno potaknula interes istraživača za njegovo proučavanje. O mozgovnim područjima uključenim u procese pamćenja doznajemo i iz većeg broja studija slučajeva s različitim amnezijama koje su nastale uslijed oštećenja mozga. Retrogradna amnezija odnosi se na nemogućnost prisjećanja događaja iz prošlosti, dok se pod anterogradnom amnezijom podrazumjeva nemogućnost stvaranja novog dugotrajnog pamćenja. U literaturi je najpoznatiji pacijent H. M. s anterogradnom amnezijom kojem su operativnim putem uklonjeni dijelovi medijalno temporalnog režnja. 2. Dugoročno pamćenje dijeli se na deklarativno i nedeklarativno pamćenje. Deklarativno ili eksplicitno pamćenje odnosi se na pamćenje različitih činjenica i događaja o kojima se može svjesno izvijestiti. Nedeklarativno ili implicitno pamćenje jest pamćenje o tome kako nešto učiniti i izvesti. Deklarativno pamćenje dijeli se na epizodičko i semantičko pamćenje. Epizodičko pamćenje odnosi se na pamćenje događaja i njihovih vremenskih i prostornih odnosa. Semantičko pamćenje uključuje sve vrste općeg znanja, bilo da je riječ o riječima bilo konceptima, činjenicama ili vjerovanjima. 3. Model triju skladišta pamćenja autora Atkinsona i Shiffrina jedan je od najpoznatijih modela pamćenja koji razlikuje senzorno, kratkoročno i dugoročno pamćenje. Model radnog pamćenja autora Baddeleya i Hitcha pretpostavlja jedan glavni kontrolni sustav i više pomoćnih podsustava. Jedan od njih je fonološka petlja koja je odgovorna za zadržavanje

informacija koje se primaju verbalnim putem. Drugi je pomoćni sustav radnog pamćenja prema tom modelu vidno-prostorni ekran, važan za orijentaciju u prostoru. Glavni kontrolni sustav autori nazivaju središnjim izvršiteljem, a odgovoran je za kontrolu pažnje u radnom pamćenju. U revidiranom modelu Baddley je dodao još jedan dio, epizodni ekran, pod kojim se podrazumijeva sustav ograničenog kapaciteta koji služi za integraciju i kratkoročnu pohranu informacija iz pomoćnih sustava i dugoročnog pamćenja, a oslanja se na kapacitet središnjeg izvršitelja. Treći opisani model dubine obrade autora Craika i Lockharta pretpostavlja da vjerojatnost zadržavanja informacije ovisi o tome do koje je dubine obrađena pri kodiranju. Dublja razina obrade povezana je s većom vjerojatnošću dosjećanja. 4. Dijelovi mozga koji sudjeluju u deklarativnom pamćenju su medijalno temporalna područja, frontalni režanj te područja diencephalona i bazalnog prednjeg mozga. Od dijelova medijalno temporalnog režnja najviše je proučavana uloga hipokampusu koji sudjeluje u specijalnom pamćenju, konsolidaciji i stvaranju novog pamćenja te povezivanju pojedinačnih dijelova informacije u jednu smislenu reprezentaciju. Zajedno s hipokampusom entorinalni korteks sudjeluje u specijalnom pamćenju i učenju te procesiranju kontekstualnih informacija. Amigdaloidne jezgre sudjeluju u pamćenju emocionalnih aspekata događaja. Frontalni režanj ostvaruje važnu ulogu u radnom i dugotrajnom pamćenju. Taj dio kore velikog mozga upravlja aktivacijom i inhibicijom reprezentacija pamćenja pod utjecajem ciljeva i prethodnog iskustva. Oštećenja dijelova diencephalona, koja uključuju mamilarna tjelešca i mediodorsalnu jezgru talamusa te oštećenja bazalnog prednjeg mozga, dovode do anterogradne amnezije, što potvrđuje ulogu tih dijelova mozga u deklarativnom pamćenju. 5. Mamilarna tjelešca i mediodorsalna jezgra talamusa smatraju se ključnim za povezanost frontalnog režnja i hipokampusu tijekom usvajanja i konsolidacije pamćenja. Smatra se da bazalni prednji mozak „signalizira“ hipokampusu da obrati pažnju na informacije iz okoline koje je potrebno procesirati.

Testirajte se

1. Koje su sličnosti, a koje razlike između prikazanih modela pamćenja? Isključuju li se ti modeli međusobno ili se nadopunjavaju? Obrazložite svoj odgovor.
2. Razmislite o onome što ste pročitali o funkcionalnoj magnetskoj rezonanciji (fMRI) i rezultatima istraživanja o biološkoj osnovi pamćenja koji su dobiveni korištenjem te tehnike. Kako biste opisali prednosti, a kako nedostatke te tehnike u odnosu na neke druge tehnike koje se koriste u takvim istraživanjima?
3. Navedite neke od poteškoća s pamćenjem koje imaju osobe s amnezijom. Opišite dva primjera iz stvarnog života. Što vam se čini da su im bile najveće prepreke za funkcioniranje u svakodnevnom životu?
4. Aktivira li pamćenje verbalnih i neverbalnih sadržaja ista područja mozga? Što pokazuju istraživanja o tome koja su područja mozga aktivna pri izvršavanju zadataka semantičkog u odnosu na zadatke epizodičkog pamćenja? Aktiviraju li se ista ili različita područja pri kodiranju i pri pronalaženju informacija? Možete li izvesti neki zajednički zaključak na temelju svojih odgovora na ova pitanja i kako bi on glasio?
5. Pohranjuju li se informacije koje pamtimo na jednom mjestu u mozgu? Kakva je uloga hipokampusu i frontalnog režnja u tome? Objasnite svoj odgovor i potkrijepite ga argumentima.
6. Da vas netko upita može li se korištenjem tehnika oslikavanja mozga prepoznati govori li netko istinu, što biste mu odgovorili? Pojasnite svoj odgovor.

Preporučena dodatna literatura

Baddeley, A., Eysenck, M. W. i Anderson, M. C. (2010). *Memory*. New York: Psychology Press.

Byrne, J. H. (Ed.). (2009). *Concise learning and memory: the editor's selection*. London: Elsevier.

Gluck, M. A., Mercado, E. i Myers, C. E. (2008). *Learning and memory. From brain to behavior*. New York: Worth Publishers.

Lieberman, D. A. (2012). *Human learning and memory*. Cambridge: University Press.

Zarevski, P. (2007). *Psihologija pamćenja i učenja*. Jastrebarsko: Naklada Slap.

Važni pojmovi

Amigdala Skupina jezgara koje čine glavni dio limbičkog sustava. Ima važnu ulogu u regulaciji emocionalnih i motivacijskih stanja, posebice u prepoznavanju, kondicioniranju i izražavanju emocije straha. Kada je riječ o pamćenju, njezina je ključna uloga u pamćenju emocionalnih aspekata događaja.

Anterogradna amnezija Vrsta amnezije pri kojoj je onemogućeno stvaranje novog dugotrajnog pamćenja.

Bazalni prednji mozak Dijelovi velikog mozga locirani na bazi prednjeg mozga. Kada je riječ o pamćenju, smatra se da daju signal hipokampusu da obrati pažnju na informacije iz okoline koje je potrebno procesirati.

Frontalni režanj mozga Režanj kore velikog mozga koji, kada je riječ o pamćenju, upravlja aktivacijom i inhibicijom reprezentacija pamćenja pod utjecajem ciljeva i prethodnog iskustva.

O drugim funkcijama frontalnog režnja vidjeti važne pojmove prvog poglavlja.

Deklarativno pamćenje Vrsta dugoročnog pamćenja koja uključuje pamćenje različitih činjenica i događaja o kojima možemo svjesno izvijestiti.

Diencefalon Dio velikog mozga koji uključuje strukture kao što su mamilarna tjelešca i mediodorsalna jezgra talamusa koje se smatraju odgovornim za povezanost frontalnog režnja mozga i hipokampusa tijekom usvajanja i konsolidacije pamćenja.

Entorinalni dio mozga Dio velikog mozga koji zajedno s hipokampusom sudjeluje u spacijalnom učenju i pamćenju te procesiranju kontekstualnih informacija.

Epizodičko pamćenje Vrsta nedeklarativnog pamćenja koja se odnosi na pamćenje događaja i njihovih vremenskih i prostornih odnosa.

Hipokampus Dio velikog mozga koji pripada limbičkom sustavu, a nalazi se u medijalno temporalnom području mozga. Važan je za stvaranje novog pamćenja i integraciju pojedinačnih dijelova informacije u jednu smislenu reprezentaciju.

Kodiranje Proces kojim se informacije iz okoline preoblikuju na način da čine smislenu cjelinu za onog tko informaciju pohranjuje.

Medijalno temporalno područje Dio velikog mozga koji se nalazi u središnjem dijelu temporalnog režnja, a uključuje hipokampus, amigdalnu, entorinalnu, peririnalnu i parahipokampalnu dio mozga. Cjelokupno područje ima važnu ulogu u pamćenju.

Nedeklarativno pamćenje Vrsta dugotrajnog pamćenja koja se odnosi na informacije o tome kako nešto učiniti.

Pamćenje Mogućnost usvajanja, zadržavanja i korištenja informacija.

Retrogradna amnezija Vrsta amnezije koja se odnosi na nemogućnost dosjećanja događaja prije oštećenja mozga.

Semantičko pamćenje Vrsta nedeklarativnog pamćenja koja uključuje sve vrste općeg znanja, bilo da je riječ o riječima bilo o konceptima, činjenicama ili vjerovanjima.

Literatura

Addis, D. R., & Schacter, D. L. (2008). Constructive episodic simulation: temporal distance and detail of past and future events modulate hippocampal engagement. *Hippocampus*, 18, 227-237.

Addis, D. R., Cheng, T., Roberts, R. P., & Schacter, D. L. (2011). Hippocampal contributions to the episodic simulation of specific and general future events. *Hippocampus*, 21, 1045-1052.

[Addis D. R.](#), [Moscovitch, M.](#), [Crawley, A. P.](#) i [McAndrews, M. P.](#) (2004). **Recollective qualities modulate hippocampal activation during autobiographical memory retrieval.** *Hippocampus*, 14(6), 752-762.

Aggleton, J. P. (2014). Looking beyond the hippocampus: old and new neurological targets for understanding memory disorders. *Proceedings of the Royal Society B*, 281(1786), 1-9.

Anderson, M. C., Ochsner, K. N., Cooper, J. Robertson, E., Gabrieli, S. W., Glover, G. H., & Gabrieli, J. D. (2004). Neural systems underlying the suppression of unwanted memories. *Science*, 303, 232-235.

Atkinson, R. C., & Shiffrin, R. M. (1968). Human memory: A proposed system and its control processes. In K. W. Spence, & J. T. Spence (Eds.), *The psychology of learning and motivation: Advances in research and theory*, 2, (pp. 89- 195). New York: Academic Press.

Baddeley, A. (2010). Episodic memory: Organizing and remembering. In A. Baddeley, M. W. Eysenck, & M. C. Anderson (Eds.), *Memory* (pp. 93-112). New York: Psychology Press.

Backus, A. R., Bosch, S. E., Ekman, M., Grabovetsky, A. V., & Doeller, C. F. (2016). Mnemonic convergence in the human hippocampus. *Nature Communications*, 7, 1-9.

Bontempi, B., Laurent-Demir, C., Destrade, C., & Jaffard, R. (1999). Time dependent reorganization of brain circuitry underlying long-term memory storage. *Nature*, 400, 671 -674.

Brewer, J. B., Zhao, Z., Desmond, J. E., Glover, G. H., & Gabrieli, J. D. E. (1998). Making memories: brain activity that predicts how well visual experience will be remembered. *Science*, 281, 1185-1187.

Buckner, R., & Wheeler M. E. (2001). The cognitive neuroscience of remembering. *Nature Reviews Neuroscience*, 2, 624-634.

Buckner, R. L., Logan, J., Donaldson, D. I., & Wheeler, M. E. (2000). Cognitive neuroscience of episodic memory encoding. *Acta Psychologica*, 105, 127-139.

Buckner, R. L., Koutstaal, W., Schacter, D. L., Dale, A. M., Rotte, M., & Rosen, B. R. (1998). Functional anatomic study of episodic memory retrieval. II. Selective averaging of event-related fMRI trials to test the retrieval success hypothesis. *Neuroimage*, 7, 163-175.

- Burwell, R. D., & Agster, K. L. (2009). Anatomy of the hippocampus and the declarative memory system. In J. H. Byrne (Ed.), *Concise learning and memory: the editor's selection* (pp. 189-208). London: Elsevier.
- Cabeza, R., Rao, S. M., Wagner, A. D., Mayer, A. R. i Schacter, D. L. (2001). Can medial temporal lobe regions distinguish true from false? An event-related functional MRI study of veridical and illusory recognition memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98, 4805-4810.
- Clayton, N. S., & Dickinson, A. (1999). Scrub jays (*Aphelocoma coerulescens*) remember the relative time of caching as well as the location and content of their caches. *Journal of Comparative Psychology*, 113, 403-416.
- Dobbins, I. G., Foley, H., Schacter, D. L., & Wagner, A. D. (2002). Executive control during episodic retrieval: multiple prefrontal processes subserve source memory. *Neuron*, 35(5), 989-996.
- Dudai, Y. (2004). The neurobiology of consolidations, or, how stable is the engram? *Annual Review of Psychology*, 55, 51-86.
- Eichenbaum, H. (2012). What H. M. taught us. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 25, 1, 14-21.
- Fletcher, P. C., & Henson, R. N. A. (2001). Frontal lobes and human memory. Insights from functional neuroimaging. *Brain*, 124, 849-881.
- Gluck, M. A., Mercado, E. i Myers, C. E. (2008). *Learning and memory. From brain to behavior*. New York: Worth Publishers.
- Lieberman, D. A. (2012). *Human learning and memory*. Cambridge: University press.
- Lipton, P. A., & Eichenbaum, H. (2008). Complementary roles of hippocampus and medial entorhinal cortex in episodic memory. *Neural Plasticity*, 2008, 1-8.
- Pilly, P. K., & Grossberg, S. (2012). How do spatial learning and memory occur in the brain? Coordinated learning of entorhinal grid cells and hippocampal place cells. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 24(5), 1031-1054.
- Rajah, M. N., & D'Esposito, M. (2005). Region-specific changes in prefrontal function with age: a review of PET and fMRI studies on working and episodic memory. *Brain*, 128, 1964-1983.
- Ranganath, C., & Blumenfeld, R. S. (2009). Prefrontal cortex and memory. U J. H. Byrne (Ed.), *Concise learning and memory: the editor's selection* (str. 169-188). London: Elsevier.
- Rugg, M. D. i Wilding, E. L. (2000). Retrieval processing and episodic memory. *Trends in Cognitive Science*, 4, 108-115.
- Schacter, D. L., & Addis, D. R. (2007). The cognitive neuroscience of constructive memory: remembering the past and imagining the future. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 362, 773-786.
- Schacter, D. L., Harbluck, J. L., & McLachlan, D. R. (1984). Retrieval without recollection: an experimental analysis of source amnesia. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, 23, 593-611.

- Schacter, D. L., Alpert, N. M., Savage, C. R., & Rauch, S.L. (1996). Conscious recollection and the human hippocampal formation: evidence from positron emission tomography. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93, 321-325.
- Slotnick, S. D., & Schacter, D. L. (2004). The nature of memory related activity in early visual areas. *Neuropsychologia*, 44, 2874-2886.
- Smith, E., Nolen-Hoeksema, S., Fredrickson, B. L., Loftus, G. R., Bem, D. J., & Maren, S. (2007). *Atkinson/Hilgard Uvod u psihologiju*. Jastrebarsko: Naklada Slap.
- Sternberg, R. J. (2005). *Kognitivna psihologija*. Jastrebarsko: Naklada Slap.
- Sternberg, S. (1966). High-speed memory scanning in human memory. *Science*, 153, 652-654.
- Squire, L. R. (1992). Declarative and nondeclarative memory: multiple brain systems supporting learning and memory. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 4(3), 232-243.
- Szpunar, K. K., Watson, J. M., & McDermott, K.B. (2007). Neural substrates of envisioning the future. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 642-647.
- Szpunar, K. K., & McDermott, K. B. (2009). Episodic memory: an evolving concept. In J. H. Byrne (Ed.), *Concise learning and memory: the editor's selection* (pp. 129-148). London: Elsevier.
- Šimić, G. (2006) Neuroanatomija ponašanja. In D. Kocijan Hercigonja (Ed.), *Biološke osnove i terapija ponašanja* (pp. 5-44). Zagreb: Školska knjiga.
- Tulving E. (1972). Episodic and semantic memory. In E. Tulving, & W. Donaldson (Eds.), *Organization of Memory* (pp. 381-403). New York: Academic Press.
- Tulving E. (2002). Episodic memory: from mind to brain. *Annual Review of Psychology*, 53, 1-25.
- Wagner, A.D. (2002). Cognitive control and episodic memory. In L. R. Squire, & D. L. Schacter (Eds.), *Neuropsychology of memory* (pp. 174-192). New York: Guilford Press.
- Wagner, A. D., Kautstaal, W. i Schacter, D. L. (1999). When encoding yields remembering: insights from event-related neuroimaging. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 354(1387), 1307-1324.
- Wagner, A. D., Desmond, J. E., Glover, G., & Gabrieli, J. D. E. (1998). Prefrontal cortex and recognition memory: fMRI evidence for context-dependent retrieval processes. *Brain*, 121, 1985-2002.
- Wagner, A. D., Poldrack, R. A., Eldridge, L. L., Desmond, J. E., Glover, G., & Gabrieli, J. D. E. (1998). Material-specific lateralization of prefrontal activation during episodic encoding and retrieval. *Neuroreport*, 9, 3711-3717.
- Wilson, B. A., Baddeley, A. D. i Kapur, N. (1995). Dense amnesia in a professional musician following Herpes simplex virus encephalitis. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, 17, 668-681.
- Yancey, S. W. i Phelps, E. A. (2001). Functional Neuroimaging and episodic memory: A erspective. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, 23, 1, 32-48.
- Yee, E., Chrysikou, E. G. i Thompson-Schill, S. L. (2013). Semantic memory. In **K. N. Ochsner, & S. Kosslyn** (Eds.), [*The Oxford Handbook of Cognitive Neuroscience 1* \(pp. 353-374\)](#). New York: Oxford University Press.

Zarevski, P. (2007). *Psihologija pamćenja i učenja*. Jastrebarsko: Naklada Slap.

Zola-Morgan S. M. i Squire, L. R. (1990). The primate hippocampal formation: Evidence for a time-limited role in memory storage. *Science*, 250, 288-290.

C:\Users\Pavle\Desktop\Ilustracije\6.1.jpg

Slika 6.1. Područja mozga važna za pamćenje

[stranica namjerno ostavljena prazna]

9. POGLAVLJE

MOZAK U LJUBAVI I SEKSU

Marina Nekić

U ovom poglavlju naučit ćemo:

- o mozgovnim procesima, hormonima i neuroprijenosnicima koji su uključeni u različite aspekte ljudske seksualnosti
- o stadijima romantične ljubavi koji uključuju: stadij požude i privlačnosti, stadij zaljubljenosti, stadij privrženosti
- o neuronskim i kemijskim procesima koji se događaju nakon prekida ljubavnog odnosa

Da se o mozgu u ljubavi i seksu ne bave samo znanstvenici, možete provjeriti na MTV-u ili na YouTubeu slušajući pjesme poput *Love on the Brain* koju pjeva Rihanna.

No matter what I do, I'm no good without you, And I can't get enough, Must be love on the brain.

U popularnim tekstovima može se naići na poznati kliše da je mozak naš najveći i najvažniji organ za ljubav i seks. Neuroznanstvenim istraživanjima otkriveni su brojni procesi koji su uključeni u razne aspekte ljudske seksualnosti i doživljaja zaljubljenosti. U ovom ćemo poglavlju iznijeti neke zanimljive znanstvene činjenice o mozgu kada je zaljubljen, kada voli, kada je u seksualnom zanosu i kada je u prekidu ljubavnog odnosa.

Kemija u mozgu

Cijela ljudska povijest prožeta je opisima ljubavi i ljubavnih parova, od Romea i Julije, kraljice Viktorije i princa Alberta, pa sve do Johnnyja Casha i June Carter. U istraživanju koje je provedeno u 166 različitih kultura antropolozi su pronašli dokaze o postojanju romantične ljubavi u 147 kultura, što je gotovo 90 posto. Od Europe pa do Australije ljudi pjevaju ljubavne pjesme, prepričavaju mitove i legende o romantičnoj ljubavi. Najpoznatija ljubavna pjesma, starozavjetna *Pjesma nad pjesmama*, ima jedan stih koji tako zorno opisuje zaljubljenost: *Poljubi me poljupcem usta svojih, ljubav je tvoja slađa od vina*.

Svi se manje ili više možemo složiti s tim stihom i vjerojatno isto tako možemo pretpostaviti da je većina barem jednom u životu bila zaljubljena. Poznato nam je kako je to kada ne možemo prestati misliti o osobi koja nam se sviđa ili kada nam se obrazi zarumene kada smo u istoj prostoriji s objektom naše zaljubljenosti i obožavanja.

Jedna od najpoznatijih znanstvenica koja se bavi anatomijom ljubavi, biološka je antropologinja Helen Fisher, koja u nekoliko knjiga i predavanja na *TED Talks*u objašnjava što se događa s našim mozgom kada smo zaljubljeni i kada volimo. Nizom istraživanja u kojima su korišteni sofisticirani uređaji za snimanje funkcija mozga, Fisher je otkrila da se mozak pobudi kada se osobi koja je zaljubljena pokaže slika voljene osobe. Stoga ne čudi da zaljubljeni par može razgovarati ili se dopisivati cijelu noć, da se pišu pjesme, mijenja posao i životne navike, putuje na drugi kraj svijeta zbog ljubavi.

Ta količina energije i izdržljivosti koju donosi zaljubljenost povezana je s kemijskom simfonijom koja se događa u mozgu. Za tu euforiju prvenstveno su zaduženi neuroprijenosnici. Općenito, funkcija neuroprijenosnika u mozgu jest omogućavanje komunikacije među neuronima. Svaki neuroprijenosnik ima svoju posebnu funkciju, a neki od njih, primjerice **noradrenalin**, **dopamin** i osobito **feniletilamin**, koji se luče kad smo zaljubljeni, kemijski su jako slični amfetaminima. Amfetamini su sintetična psihoaktivna droga koja stimulira središnji živčani sustav i pritom dovodi do poboljšanja raspoloženja, odnosno pojačanja budnosti i pažnje te poboljšanja fizičkih sposobnosti. Dakle, djelovanje spomenutih neuroprijenosnika, koji imaju slične efekte kao amfetamini, samo je jedan od čimbenika koji su odgovorni da se stanje zaljubljenosti često opisuje kao promijenjeno stanje svijesti ili da se za zaljubljene osobe kaže da su kao drogirane. Rezultati nekih znanstvenih istraživanja potkrepljuju takvo gledište. Znanstvenici sa Sveučilišta Syracuse u SAD-u potvrdili su ranije navode da je mozak zaljubljenih kao mozak osobe koja je pod djelovanjem kokaina. Na temelju pregleda većeg broja istraživanja, autorica Stephanie Ortigue i njezini suradnici utvrdili su da se možemo zaljubiti u jednoj petini sekunde, i ne samo to, nego da pritom stanje zaljubljenosti remeti kognitivno funkcioniranje. Preciznije, Enzo Emenule i njegovi suradnici mjerili su razinu živčanog faktora rasta u plazmi te su utvrdili veće razine kod onih parova koji su se upravo zaljubili u odnosu na one koji nisu bili u vezi. Naime, živčani je faktor rasta neurotrofni peptid koji stimulira rast aksona te igra važnu ulogu kao modulator endokrinog sustava u složenim mehanizmima romantične ljubavi tako da, između ostalog, potiče lučenje **vazopresina** (ili antidiuretskog hormona). Na temelju tih rezultata istraživanja neki su autori skloni zaključivanju da imamo znanstveno potvrđenu neurološku podlogu ljubavi na prvi pogled.

Kada smo zaljubljeni, 10 regija mozga postaje značajno aktivnije, primjerice kaudalna jezgra i ventralno tegmentalno područje, koji čine jedan dio bihevioralno aktivacijskog sustava, a koji se pak aktiviraju pri najavi nagrade te su povezani i s osjećajem ugođe. Stražnji dio hipokampusu također je

još jedna regija u mozgu koja se aktivira kad se zaljubimo, a taj dio mozga zadužen je, između ostalog, i za žudnju. Prema tome, mnogi će se autori složiti s tvrdnjom da je zaljubljenost manje osjećaj, a više motivacijski poriv. Prema Bianchi-Demicheli i suradnicima romantična ljubav lokalizirana je u subkortikalnim i kortikalnim regijama mozga koje su zadužene za nagrađivanje, motivaciju i emocije. Dakle, romantična ljubav, a time i zaljubljenost, više je poriv koji je cilju usmjeren i koji ima predvidljive facilitirajuće efekte, a manje čista emocija. Fisher naglašava da se tu radi o sustavu nagrađivanja koji se u mozgu aktivira slično kao kada pojedemo čokoladu. Da bismo lakše mogli istaknuti važne mehanizme u mozgu kao i presudne kemijske spojeve, romantičnu ljubav ćemo, kao što to radi većina autora, poput Amena i Fisher, opisati pregledom triju glavnih stadija. To su stadij požude i privlačnosti, stadij zaljubljenosti i, na kraju, stadij privrženosti.

Mozak u požudi i privlačnosti

Tijekom puberteta tijelo mladića i djevojaka mijenja se pod utjecajem spolnih hormona te se počinje javljati i interes za istraživanje vlastite seksualnosti i ljubavnih odnosa. Tijekom životnog vijeka privlačnost i žudnja za osobom koja nam se sviđa ima svoju posebnu kemijsku simfoniju. U podlozi izjave „On/Ona mi je napeta!” kriju se **testosteron, estrogen i feromoni**.

Što se zbiva u mozgu kada nas seksualno privlači neka osoba? Odnosno, što se zbiva u toj jednoj petini sekunde? Jedan od neuropsihijatar, Daniel Amen, ističe da je naš mozak evolucijski programiran za privlačnost. On, naime, govori o tome da je mozak tzv. „kemijska tvornica u potrazi za ljubavlju”. S druge strane, još je ranije Darwin vjerovao da i životinje (prvenstveno sisavci) mogu osjećati privlačnost. Afrički su slonovi dobar primjer, osobito ženke koje neke mužjake preferiraju, dok druge odbijaju. Pritom preporučujemo zanimljivu seriju dokumentaraca pod nazivom *Wild Sex*, u produkciji *National Geographic Wild*, u kojoj se u šest epizoda prikazuje seksualni život životinja.

Vjerojatno je da preferenciju određuje ono što je oku ugodno. Kada vidimo privlačnu osobu, vidna se područja u našem mozgu aktiviraju. Tada kreće lučenje spolnih hormona koji još dodatno pobude cijelo tijelo. Prije nešto manje od 100 godina otkriveno je da androgeni (npr. testosteron) i estrogen igraju značajnu ulogu u seksualnoj privlačnosti. To je onaj osjećaj kada kažemo da smo se za nekog „zapalili”. Oba se hormona u različitim količinama nalaze i u tijelu muškaraca i žena, s tim da testosterona ima više kod muškaraca, a estrogena kod žena. Testosteron ima važnu ulogu u spolnom nagonu, pa njegov manjak može smanjiti seksualni nagon. Uloga ženskih spolnih hormona u privlačnosti ili požudi manje je poznata. Kompleksnost uloge estrogena možemo vidjeti u različitim načinima djelovanja ovisno o količini. Primjerice, neki su od simptoma menopauze stanjivanje tkiva vagine i slabljenje lubrikacije zbog smanjenja količine estrogena, što može dovesti do boli prilikom seksualnog odnosa. Nadalje, žene koje su primale estrogensku terapiju zbog odstranjenih jajnika izvijestile su o pojačanoj lubrikaciji u odnosu na razdoblje prije terapije te o jačanju seksualne želje, seksualnog zadovoljstva i orgazma. Josephine Wilson smatra da je razlog tome što estrogen potiče dobro raspoloženje koje omogućuje ženama da budu seksualno receptivnije.

Iako su rezultati istraživanja jasno pokazali djelovanje različitih neuroprijenosnika i hormona na ljudsko ponašanje u ljubavi i seksu, feromoni su i dalje misterij te još uvijek izazivaju veliki interes laika i znanstvenika. Radoznalost za djelovanje feromona ide do te mjere da na nekim internetskim portalima možete naručiti posebne parfeme s feromonima za žene i za muškarce ne bi li mirisom privukli željenog partnera odnosno partnericu. Čak je i u povijesti ljudske seksualnosti poznato da je u nekim kulturama poklanjanje voća koje bi se držalo ispod pazuha tijekom noći imalo za cilj zavođenje. Shah i Breedlove naglašavaju da u nosu postoje dva anatomska različita područja, vomeronazalni sustav i olfaktorni epitel, koja sadrže feromonske receptore. Neke su studije, poput onih Ivanke Savic i njezinih suradnika, potvrdile da možemo reagirati na feromone. Riječ je o tome da su Savic i suradnici htjeli ispitati kako mozak muškaraca i žena reagira na estratetraenol (kemijski spoj sličan estrogenu za koji se smatra da je feromon iz urina žena) i androstadienon (derivat testosterona/feromon nađen u znoju muškaraca). Korištenjem sofisticiranih tehnika snimanja mozga kao što su funkcionalna

magnetska rezonancija (fMRI) i pozitronska emisijska tomografija (PET) istraživači su otkrili da estratetraenol aktivira dijelove hipotalamusa koji su važni za seksualno funkcioniranje kod heteroseksualnih muškaraca, ali ne i heteroseksualnih žena, dok androstadienon aktivira samo mozgovne strukture žena. Dodatni nalaz tog istraživanja jest da su mozgovne strukture homoseksualnih muškaraca reagirale na oba feromona. Recentnija istraživanja, poput onog Ferdenzi i suradnika, ukazuju na zanimljivu ulogu feromona na procjenu atraktivnosti. Muškarci i žene koji su bili izloženi ulju klinčića s androstadienonom procjenjivali su lica i glasove atraktivnijima nego skupina koja nije bila izložena androstadienonu. Međutim, koliko god priča o feromonima bila zavodljiva, navedena istraživanja rađena su pod pretpostavkom da su estratetraenol i androstadienon ljudska verzija feromona. Wyatt smatra da ta pretpostavka nema znanstveno uporište iako već više od četrdeset godina vlada znanstvenim i javnim krugovima. Uz Wyatta javljaju se i drugi znanstvenici kao što su Doty, Wysocki i Preti koji navode da zapravo nema valjanih rezultata bioloških testova koji pokazuju da u ljudskim izlučevinama postoje molekule koje bi mogle biti identificirane kao feromoni. Stoga upotreba termina „navodni ljudski feromoni” u znanstvenim istraživanjima ne umanjuje činjenicu da jednostavno nema nikakvih dokaza koji ukazuju na to da su i navodni. Doty ide i dalje s kritikama te smatra da su eksperimentalni nacrti velikog broja istraživanja manjkavi, provedeni na malim uzorcima i sa statističkim pogreškama te naglašava da je temeljni problem svih istraživanja o feromonima taj da se vode navodima o postojanju određenih molekula koje zovemo feromonima. Prema spomenutim autorima jednostavno ne postoje dokazi zbog kojih bi se baš estratetraenol i androstadienon, uz stotine drugih molekula nađenih u pazušnom području, smatrali feromonima.

Međutim, generalno gledano uloga mirisa u ljudskoj seksualnosti dobro je dokumentirana. Stoga važnost određenih osjetilnih organa možemo jasnije utvrditi tek kada oni ne funkcioniraju najbolje. To pokazuju Hirschova istraživanja na pacijentima koji su imali poremećaj osjetila njuha. Jedna četvrtina pacijenata koji su izgubili osjet mirisa, razvili su neku od seksualnih disfunkcija. Dakle, još uvijek se ukrštavaju znanstvena koplja o postojanju i efektima ljudskih feromona na ponašanje muškaraca i žena te je jasno da i dalje bilo kakve tvrdnje o toj temi zahtijevaju rigoroznu znanstvenu provjeru. Međutim, vidimo da to ne sprječava pojedine tvrtke da unatoč nedostatnim znanstvenim rezultatima nude posebne parfeme s feromonima. Na vama je odluka hoćete li ih kupiti, ali ipak prije toga pročitajte pregledni rad ranije spomenutog autora Wyatta.

Mozak u zaljubljenosti i zanesenosti

Zaljubljenost je posebno stanje koje je teško opisati jer taj ushit, čini se, mogu predočiti jedino vrsni književnici. Međutim, možemo opisati što se događa s našim mozgom kada se aktivira cijeli niz neuroprijenosnika i različitih kemijskih spojeva koji su odgovorni za, kako bismo na engleskom jeziku rekli, „pad u ljubav” (*to fall in love*). Dakle, kad se zaljubimo, u našem mozgu dolazi do snažne navale kemijskih spojeva koji nas čine uzbuđenima, zanesenima i euforičnima, dok je istovremeno potisnuta aktivnost centara u mozgu koji nas upozoravaju na potencijalnu opasnost. Prema nalazima istraživanja, to stanje u neurološkom smislu traje između 12 i 18 mjeseci. U tom razdoblju dolazi do aktivacije i deaktivacije različitih dijelova mozga, kao i do lučenja cijelog niza različitih kemijskih spojeva.

Tako su istraživanja pokazala da se pod utjecajem intenzivnih romantičnih osjećaja aktiviraju, između ostalih, dva područja u mozgu. Prvi je ventralni striatum koji se povezuje s ugodom i koji ima važnu ulogu u sustavu nagrađivanja. Njegova aktivacija uzrokuje osjećaj blagostanja. Primjerice, kada majke gledaju slike svoje djece, aktiviraju se slična područja kao i kada ljubavni parovi gledaju slike svojih partnera. Ti nalazi također upućuju da majke (kao i zaljubljeni parovi) imaju poteškoća s donošenjem odluka i logičkim zaključivanjem kada je riječ o njihovoj djeci. Drugo područje mozga je inzula, povezana s osjećajima i raspoloženjima, a njezina je uloga procesiranje osjetilnih i emocionalnih informacija te određivanje naših očekivanja i izbora. Čini se da se kod seksualne privlačnosti i dugotrajne ljubavne veze aktiviraju obje regije, ventralni striatum i inzula, što bi značilo da oba tipa odnosa kreiraju osjećaj zadovoljstva. Međutim, kada je riječ o predanom ljubavnom odnosu, onda je

samo inzula intenzivnije aktivna, ali ne i ventralni striatum. Stoga neki istraživači, poput Stephanie Cacioppo i njezinih suradnika, smatraju da su pronašli dokaz za razlikovanje strastvenog obožavanja od duboke ljubavi. Zanimljivo je da su ta dva područja mozga također aktivna kod ovisnika o teškim drogama.

Dok su ta dva područja pojačano aktivna, prefrontalni je režanj „utišan“, što znači da nam slabije funkcionira logičko mišljenje kao i naučene socijalne norme i moralnost. Dakle, kada smo zaljubljeni, manje smo racionalni, skloni smo riziku i nismo spremni slušati druge koji nas pokušavaju urazumiti. Sukladno tome, ne čudi da se ljubav često povezuje s ovisnošću jer konzumiranje nekih opojnih droga izaziva slične neuronske reakcije u našem mozgu.

Prisutnost niza kemijskih spojeva u ovoj fazi romantične ljubavi pokazuje da to nije sve. Kad se zaljubimo i ne možemo prestati misliti o voljenoj osobi, dolazi do navale **adrenalina**, noradrenalina, dopamina, i feniletilamina, ali i do snižene razine **serotonina**. Prva dva u ovom nizu, adrenalin i noradrenalin, ujedno su i hormoni koji se proizvode u nadbubrežnim žlijezdama, ali i neuroprijenosnici koji nastaju u živčanim završecima simpatičkog živčanog sustava. Uobičajena reakcija organizma na povišene razine adrenalina viša je srčana frekvencija i krvni tlak, što priprema tijelo za akciju. Međutim, previše adrenalina i noradrenalina vodi nelagodi i tjeskobi, a premalo depresivnom raspoloženju. Dopamin se dovodi u vezu sa zadovoljstvom, motivacijom i koncentracijom. Kada imamo dovoljno dopamina, osjećamo se seksualno privlačnima. Neka su istraživanja pokazala da u mozgu dolazi do aktivacije dopaminergičkog sustava koji je zadužen za nagrađivanje i motivaciju kada gledamo sliku osobe u koju smo zaljubljeni. S druge strane, niske razine dopamina mogu biti povezane s depresivnim raspoloženjima. Kokain i neki antidepresivi pojačavaju proizvodnju dopamina. S osjećajem ugođe povezan je neuroprijenosnik serotonin, čija je glavna funkcija regulacija raspoloženja. Niske razine tog neuroprijenosnika odgovorne su za depresivna raspoloženja, tjeskobu i opsesivno-kompulzivne simptome. Niske razine serotonina s pojačanom aktivnosti cingularne vijuge i bazalnih ganglija često se povezuju i s novim ljubavnim odnosom. Naime, radi se o tome da ne možemo prestati misliti o osobi u koju smo zaljubljeni, nismo baš u stanju racionalno misliti, tjeskobni smo ako čekamo na poruku cijeli dan, ukratko, pomalo smo opsjednuti. Previsoka razina serotonina nije poželjna jer takvo stanje smanjuje motivaciju, ali i osjetljivost genitalnog područja, što u konačnici smanjuje seksualnu želju i otežava doživljaj orgazma. Kombinacija visoke razine dopamina i niske razine serotonina tijekom zaljubljenosti objašnjava visoku motiviranost da budemo s voljenom osobom kao i opsesivne misli vezane za nju. Naime, istraživanja pokazuju da osobe koje pate od opsesivno-kompulzivnog poremećaja imaju slične razine serotonina kao i zaljubljene osobe. Neki će autori čak reći da su prvi stadiji zaljubljenosti vid opsesije.

I za kraj nam je ostala još jedna „ljubavna molekula“, koje ima i u čokoladi, a zove se feniletilamin. Taj neuromodulator potiče oslobađanje noradrenalina i dopamina koji su ključni za osjećaj euforije i zaljubljenosti. Vidjeli smo kakva se „sapunica“ u našem mozgu događa kada smo zaljubljeni, međutim kada nekog volimo i kada postanemo privrženi ljubavnom odnosu, tada na pozornicu stupaju neki drugi neuroprijenosnici i hormoni.

Privrženi mozak

Ako se ljubavni odnos nastavi nakon faze zaljubljenosti, poznata zanesenost polako nestaje, ali se javljaju drukčiji i dublji osjećaji. U razdoblju između šest mjeseci i dvije godine veze mozak lagano usporava proizvodnju ranije opisanih kemijskih tvari u mozgu. Stanje euforije lagano slabi, što je u konačnici neophodno jer bi naše tijelo kolabiralo od iscrpljenosti. Upravo ta spoznaja može biti od pomoći ljubavnim parovima da razumiju kemijsku dinamiku odnosa. Naime, pokazalo se da neki pojedinci postanu ovisni o tom osjećaju euforije te kako on počinje slabjeti, tako slabi i njihov interes za gradnju dubljeg odnosa. Neke pak osobe tumače manjak zanesenosti kao odljubljenost te zbog toga prekidaju ljubavnu vezu. Ono što se tada događa slikovito je najlakše opisati kao odvikavanje od kemijskih spojeva koji su dominirali u fazi zaljubljenosti. Ako par ostane zajedno i nakon tog

euforičnog stanja, stvara se privrženost, dakle ljubavni odnos u kojem smo predani partneru i u kojem vladaju hormoni **oksitocin** i vazopresin. Za oslobađanje oksitocina i vazopresina zadužena je neurohipofiza. Međutim, ta se dva hormona zapravo sintetiziraju u jezgrama hipotalamusa. Oksitocin djeluje na spolne žlijezde te na glatke mišiće maternice. Primarna funkcija vazopresina je antidijuretičko djelovanje, a također je uključen u nastanak privrženosti. Hipotalamus i hipofiza (adenohipofiza i neurohipofiza) prikazani su na Slici 9.1.

SLIKA 9.1. OVDJE

Oksitocin djeluje i na ponašanje, odnosno presudan je za stvaranje bliskih odnosa. Kada se grlimo, razine tog hormona rastu, a rastu čak i kada gledamo romantične filmove u kojima su glavni junaci u ljubavnom zagrljaju. U istraživanjima na životinjama primijećeno je da se, primjerice, prerijska voluharica brže pari ako joj je ubrizgan oksitocin, u odnosu na situaciju kada se djelovanje oksitocina namjerno blokira. Oksitocin je hormon koji se također luči tijekom dojenja te se smatra temeljnom kemijskom komponentom u razvoju privrženosti između majke i djeteta. Nadalje, kako se njegove razine značajno povećavaju neposredno nakon orgazma i kod muškarca i kod žena, Young smatra da je vjerojatno oksitocin jedan od razloga stvaranja bliskosti među seksualnim partnerima. Naime, kod muškaraca je razina oksitocina relativno niža nego kod žena. Povišene razine tog hormona uzrokovane orgazmom možda daju objašnjenje zašto se često kaže da muškarcima treba seks da bi razvili bliskost. Osim toga, neki rezultati istraživanja pokazuju da je oksitocin općenito zadužen za stvaranje povjerenja u međuljudskim bliskim odnosima, ne samo ljubavnim. Za oksitocin se često kaže da je „ljubavni napitak“, odnosno da ljubavnom odnosu daje neophodni osjećaj predanosti i povjerenja. Međutim, treba naglasiti da novija istraživanja ukazuju na aktivnosti oksitocina koje nisu baš optimistične. Oksitocin ima dvije glavne uloge. U jednoj je poput Anakina Skywalkera, hormon ljubavi koji djeluje na povezanost i povjerenje, dok prelaskom na „tamnu stranu“ postaje poput Dartha Vadera i tada je zadužen za zavist.

Vazopresin, osim što pospješuje reapsorpciju vode u bubrežima, povezuje se još s asertivnošću, dominacijom i seksualnim ponašanjem. Za taj se hormon još navodi da predstavlja značajan kemijski faktor vjernosti u vezi. Inhibiranje receptora vazopresina može izazvati preljubničko ponašanje, barem kod voluharica, kako tvrde Fisher i Amen. Naime, djelovanje oba hormona, i oksitocina i vazopresina, ne može se promatrati izolirano. Pokazalo se da visoke razine oksitocina i vazopresina mogu umanjiti efekte dopamina i noradrenalina. Ako to prevedemo na dinamiku odnosa između dvoje ljudi, onda to znači da dok u odnosu blijedi zanos zaljubljenosti, istodobno raste privrženost. Ono što pomaže parovima da i dalje održe ljubav novom i strastvenom jest upuštanje u neke zajedničke aktivnosti koje do tada nisu radili. Primjerice, mogu se prijaviti na tečaj ronjenja ili otići na večeru s prijateljima u novi egzotični restoran. Iako su za uspjeh veze važni oksitocin i vazopresin jer stvaraju kemijske temelje za razvoj povjerenja, povezivanja i predanosti, čini se da visoke razine testosterona narušavaju spomenute efekte. Muškarci kojima je povišen testosteron manje su predani odnosu, tj. rjeđe ulaze u bračne vode, a ako se ipak odluče za brak, češće se razvode te su općenito agresivniji. Zanimljivo je da se razine testosterona snižavaju kad muškarac drži dijete, vjerojatno stoga što rastu razine oksitocina i vazopresina. Uz spomenute zanimljivosti o funkcioniranju mozga u različitim stadijima romantične ljubavi, dodatne informacije možete pronaći u knjigama Daniela Amena, Kayt Sukel, Gillian Einstein i naročito Helen Fisher. Istraživanja te biološke antropologinje o požudi, zaljubljenosti i privrženosti za svakoga će biti prava poslastica.

Mozak u seksu

U svim opisanim fazama razvoja ljubavnog odnosa najvjerojatnije će između dvoje zaljubljenih doći do seksualnog odnosa. Iako su u podlozi seksualnog uzbuđenja i seksualnog odgovora biološki mehanizmi koji su u osnovi univerzalni, specifični seksualni podražaji kao i ponašanje uvelike su i kulturološki određeni. U pokušaju da zahvatimo sve važne faktore koji utječu na ljudsku seksualnost,

u ovom ćemo se poglavlju više orijentirati na neurokemijske procese koji se događaju kada dvoje ljudi (ili više njih) krene u „akciju“.

Mnogi su istraživači koristeći fMRI uvidjeli važnost **limbičkog sustava** u regulaciji seksualnog ponašanja. U istraživanjima se potvrdila pojačana aktivnost limbičkog sustava, posebice amigdale, kod muškaraca i žena dok su gledali erotski sadržaj. Ista aktivnost spomenutih regija u mozgu zapažena je i kod žena koje su snimane dok su doživljavale orgazam. Nadalje, postoje pokazatelji da će stimulacija hipotalamusa dovesti do seksualnog uzbuđenja koje će kulminirati orgazmom kod oba spola. I u kliničkim slučajevima možemo uočiti važnost hipotalamusa u seksualnom odgovoru. Utvrđeno je da se kod pacijenata koji su imali oštećenje hipotalamusa, preciznije njegova medijalno preoptičkog područja, značajno smanjila učestalost seksualnog ponašanja. Ta regija hipotalamusa nije važna samo za ljudsko seksualno ponašanje, utvrđeno je da se seksualna nezainteresiranost javlja i kod drugih vrsta uslijed njezina oštećenja. Nadalje, istraživači Argiolas te Le Merrer sa suradnicima navode da opijati, poput heroína i morfija, blokiraju procese tog dijela hipotalamusa te samim time i kod muškaraca i žena inhibiraju seksualno ponašanje.

Ranije opisani neuroprijenosnici i hormoni koji djeluju na naše ponašanje tijekom različitih stadija razvoja ljubavnog odnosa, prisutni su i tijekom seksualnog odgovora. Tako se feniletilamin, inače **zadužen za oslobađanje** dopamina, oslobađa tijekom seksa te maksimalno prilikom orgazma. Kako ga ima u kakau i čokoladi, ne čudi što je čokolada namirnica koja je neizostavna u svakom kućanstvu, jer smo zbog feniletilamina preplavljeni osjećajima sreće i uzbuđenja. Vidjeli smo da je dopamin povezan sa zaljubljenošću i zadovoljstvom, ali i zdravim libidom te osjećajem euforije za vrijeme orgazma. Dopamin potiče neuronsku aktivnost medijalno preoptičkog dijela hipotalamusa i tako pojačava seksualno uzbuđenje i seksualni odgovor. Nadalje, smatra se da testosteron i kod muškaraca i kod žena ima stimulativnu funkciju u lučenju dopamina. Stoga se može zaključiti da je testosteron važan za seksualno uzbuđenje oba spola. Nagla navala samopouzdanja nakon seksualnog odnosa prema nekim je autorima produkt lučenja testosterona.

S druge strane, serotonin ima sasvim drukčiji utjecaj na seksualno ponašanje u odnosu na dopamin. Visoke razine serotoninina inhibiraju seksualnu aktivnost. Kod zdravih muškaraca uobičajeno je da nakon ejakulacije dolazi do pojačanog lučenja serotoninina, što rezultira smanjenjem seksualnog nagona i ponašanja jer se blokira otpuštanje dopamina i oksitocina. Zbog većih količina serotoninina, kojih ima u nekim antidepresivima, smanjuje se libido i seksualni odgovor, točnije smanjuje se genitalna senzitivnost i mogućnost dostizanja orgazma. Dakle, premale količine serotoninina mogu biti odgovorne za depresivna raspoloženja, dok previše serotoninina smanjuje seksualni nagon. Međutim, ako ga imamo dovoljno, veseli smo i puni nade.

Nakon seksualnog čina hormon **prolaktin**, koji se luči u adenohipofizi [Slika 9.1.](#), djeluje slično serotoninu. Naime, zadatak je prolaktina da nakon orgazma ublaži seksualnu uzbuđenost i odvraća misli od seksa. Njegova se količina naglo povećava nakon orgazma, a da ga nema, vjerojatno ne bismo ni izlazili iz spavaće sobe. Oksitocin, koji se proizvodi u hipotalamusu, ima izniman značaj za seksualnost, senzualnost, erotiku i privlačnost. Neki ga još nazivaju i hormonom maženja jer je dodir snažan okidač za njegovo lučenje. Smanjuje osjećaj boli, a kod muškaraca je još odgovoran za stimulaciju prostate tijekom seksualnog odnosa. Odgovoran je također za osjetljivost kože. Najveće razine oksitocina, u odnosu na ostale faze seksualnog odgovora, zabilježene su tijekom orgazma. Upravo je lučenje oksitocina tijekom seksualnog uzbuđenja, odnosno orgazma, zaduženo za osjećaj povezanosti seksualnih partnera. Dakle, oksitocin je važan u stvaranju privrženosti i razvoju ljubavnih osjećaja, stoga nemojte ulaziti u spolne odnose s ljudima u koje se ne želite zaljubiti, jer bi vam se baš to moglo dogoditi, naglašava Helen Fisher. Zanimljivo je kako autističnim osobama, koje imaju smanjenu sposobnost formiranja privrženosti s drugima i iskazivanja emocija, često nedostaje oksitocina. Hormoni sreće ili **endorfini** također se značajno više luče kada se ljubimo i kad doživljavamo orgazam. Kao i dopamin, endorfini mogu smanjiti osjećaj boli, pa ih često zovemo prirodnim morfijem.

Osim limbičkog sustava, kora velikog mozga također je značajan element u razumijevanju ljudske seksualnosti. Seksualne fantazije, kao produkti kore velikog mozga, značajno doprinose seksualnom uzbuđenju i doživljaju orgazma. Posljednjih nekoliko godina istraživači su otkrili da seksualne fantazije mogu dovesti žene do orgazma i bez tjelesne stimulacije. U tim situacijama aktiviraju se ista područja u mozgu kao i kada se stimulacija realno događa. Pritom psihogene reakcije dovode do stimulacije genitalija preko leđne moždine od torakalnog (Th) 12 do lumbalnog (L) 2 kralješka. Neki od zanimljivih dokumentaraca s televizijske mreže TLC, koji prikazuju studije na ženama koje su se mislima dovele do orgazma, jesu *Strange Sex: Orgasming With Your Mind* i *Curiosity: Why Sex is Fun*. Iako su ta istraživanja relativno novijeg datuma, s obzirom na njihovu zastupljenost ipak mogu dati značajan doprinos u tretmanu seksualnih poremećaja kod žena. Naime, između 10% i 42% žena ne doživljava ili nije doživjelo orgazam, a njih 50% ima ili je imalo problema sa seksualnim uzbuđenjem.

Poznavanje neurofizioloških procesa koji su u osnovi seksualnog odgovora kod muškaraca i žena može pomoći parovima u stvaranju skladnijeg odnosa. Tako je možda važno znati da je amigdala reaktivnija kod muškaraca nego kod žena u situacijama kada je prezentiran erotski sadržaj. Hamann, Herman, Nolan i Wallen (2004) naglašavaju da je tome vjerojatno razlog što erotski vizualni podražaji aktiviraju amigdalno-hipotalamički put kod muškaraca.

Nadalje, nakon spolnog odnosa i ejakulacije muškarci su obično pospaniji nego žene, jer je aktivnost prefrontalnog dijela mozga smanjena te dolazi do povećanog lučenja oksitocina i serotonina, što rezultira pojavom tzv. sindroma „okrenuti se i zaspati”. Drugo objašnjenje tog sindroma daju William Goldberg i Mark Leyner u knjizi *Why Do Men Fall Asleep After Sex?* Autori sugeriraju da seksualne aktivnosti iscrpljuju mišićni sustav jer se smanjuje razina glikogena. Kako muškarci imaju više mišićne mase, samim time su i umorniji od žena. Evolucijski gledano, ako je za muškarce važna produkcija što većeg broja potomaka, spavanje nakon seksa tome ne pomaže. S druge strane, moguće je da su žene više birale seksualne partnere koji će nakon seksualnog čina ostati i da su tako utjecale na zadržavanje te osobine kod muškaraca. U svakom slučaju, s obzirom na to da muškarci nakon seksualnog čina ulaze u refraktornu fazu (ne mogu nakon ejakulacije i orgazma ponovno ejakulirati), čini se da je uzimanje vremena za oporavak, poput sna, najbolja strategija.

Ženama je potreban odgovarajući pristup da se umire kako bi uživale u seksualnom odnosu. To je važno jer se tijekom seksa kod žena aktivira područje mozga koje kontrolira reakciju na potencijalnu opasnost – tzv. borba ili bijeg odgovor. Dakle, žene se moraju osjećati sigurnima i relaksiranim da bi uživale u seksu. S druge strane, tijekom orgazma mozak žena se „misteriozno utiša”, i to oni dijelovi mozga koji su zaduženi za samokontrolu i prosuđivanje. Međutim, treba naglasiti da se i kod muškaraca i žena područje kore koje se nalazi iznad lijevog oka (lijevi orbitofrontalni korteks), inače zaduženo za prosuđivanje i kontrolu ponašanja, tijekom orgazma isključuje, dok je limbički sustav tada u značajno povećanoj aktivaciji.

Iako nije riječ o neuroznanstvenom istraživanju, autorica Terri Conley smatra da su i muškarci i žene jednako motivirani i zainteresirani za zadovoljstvo u seksualnom odnosu kada je riječ o upuštanju u usputne seksualne odnose. Razlika je samo u tome što muškarci u startu anticipiraju da će usputni seks biti ugodan, dok žene smatraju da će usputni seks biti zadovoljavajući ako se osiguraju određeni uvjeti. Naime, za žene je jako važan osjećaj sigurnosti, ali i vjera da će njihov partner biti dobar ljubavnik.

Kao što možemo vidjeti, s obzirom na aktivaciju različitih dijelova mozga i „kemijsku simfoniju” neuroprijenosnika i hormona, promišljena seksualna aktivnost, u odnosu u kojem su partneri predani jedno drugom, ima velik broj pozitivnih ishoda. Neki od njih su i općenito poboljšanje zdravlja, imunološkog sustava, raspoloženja, olakšavanje bolova, poticanje lučenja hormona **dehidroepiandrosterona** te unaprjeđenje seksualnog i reproduktivnog zdravlja. Naime, dehidroepiandrosteron je zanimljiv jer ga se naziva hormonom koji vraća mladost. Taj je naziv zaslužio s obzirom na niz pozitivnih efekata koje ima. Neki od njih su izgradnja i povećanje mineralne gustoće

kostiju, poticanje nastanka sebuma koji je važan za prevenciju bora i debljinu kože, jačanje imunološkog sustava, poticanje metabolizma i jačanje otpornosti organizma na stres.

Zanimljivim se čine i rezultati jednog istraživanja koji naglašavaju da je stopa smrtnosti veća kod muškaraca koji su ranije prestali sa spolnim aktivnostima, čak i kad su se kontrolirali fizička aktivnost te konzumacija alkohola i nikotina. Neki autori smatraju da seksualna aktivnost dva ili više puta tjedno kod muškaraca smanjuje rizik od srčanog i moždanog udara za polovicu (Hall, Shackelton, Rosen i Araujo, 2010). Važnim se čini napomenuti još jednu korist koju imamo od seksa. Prema novijim istraživanjima, ako imate glavobolju, pa čak i migrenu, a prakticirate seksualni odnos, bol će u nekim slučajevima potpuno nestati ili će se njegov intenzitet značajno smanjiti. Pritom je važno da ne glumite da doživljavate orgazam jer mozak drukčije reagira na lažni, odnosno glumljeni orgazam u odnosu na doživljeni. Kod lažnog orgazma aktiviraju se dijelovi mozga koji su zaduženi samo za kontrolu pokreta, a ne i sva druga područja mozga i svi kemijski spojevi koji su ranije opisani. Dakle, ako želite ostvariti sve dobrobiti zdravog seksualnog odnosa i orgazma, nemojte glumiti.

Kao što možemo vidjeti, nema nekog posebnog centra u mozgu za seks. Različite regije, poput limbičkog sustava i kore velikog mozga, uključene su i jednako su važne u objašnjenju procesa seksualnog odgovora, u inicijaciji, organizaciji i kontroliranju seksualnosti. Kao što je rečeno na početku ovog dijela poglavlja, mozak interpretira različite osjetilne podražaje, no treba uzeti u obzir da se to događa kroz filter našeg odgoja i kulture u kojoj živimo. Zajedničkim interakcijskim djelovanjem bioloških i kulturalnih faktora nastaje ukupni doživljaj seksualnosti.

Mozak u ljubavnoj boli

Koliko god imali književnih i umjetničkih djela o ljubavnom zanosu dvoje ljudi, toliko imamo i pjesama i priča o nesretnim ljubavima i emocionalno razornim razdobljima prekida. Kada smo u nekog zaljubljeni i kada tu osobu volimo, tada se ona bez plaćanja stanarine „useli“ u naš um. To znači da misli i osjećaji o toj osobi okupiraju naše živčane putove, „ukorijene se, zalijepe i ostanu“ u našim neuronima i sinapsama, kako slikovito kaže autor Amen. Nama to odgovara ako je ljubav sa sretnim završetkom, međutim ako prekinemo odnos, ako nam draga osoba premine, tj. ako iz bilo kojeg razloga više nismo s voljenom osobom, tada naš mozak postane zbunjen i dezorijentiran. Autorica Fisher i njezini suradnici u radu objavljenom 2010. sugeriraju da ljubavni odnos i zaljubljenost dijele iste aktivacijske sustave u mozgu kao i ovisnost o kokainu te je stoga lakše razumjeti snagu opsjednutosti koju zaljubljenost, a osobito prekid, može imati na psihičko stanje osobe. Riječ je o tome da se nakon prekida aktiviraju subkortikalna i kortikalna područja koja se povezuju s ovisničkom žudnjom, a pritom je osobito aktivan *nukleus akumbens*. Inače je poznato da je pretjerana aktivnost limbičkog sustava povezana s niskim razinama serotonina, a time i s depresivnim raspoloženjima. U skladu s tim, možemo imati problema sa spavanjem, apetitom i smanjenim životnim zadovoljstvom, koji su nerijetko simptomi prekida ljubavnog odnosa. Osim toga, psihička bol postaje i fizička najvjerojatnije zbog manjka endorfina.

Čak i ako se dogodi da nas je u ljubavnim igrama odbila osoba u koju smo se zaljubili, u mozgu se aktiviraju ista područja kao i onima kojima je partner preminuo, te smo u procesu tugovanja. Kod nesretno zaljubljenih dolazi do smanjenja aktivnosti dijela mozga koji je zadužen za nagrađivanje, motivaciju i emocije i koji je bogat receptorima oksitocina i vazopresina. To zapravo znači da se javlja razočaranje u ljubav, nelagoda, žaljenje, ukratko – ljubavna bol. Nerijetko u tim prvim fazama prekida pojedinci posegnu za alkoholom ili drugim načinima rješavanja boli poput droge, pretjeranog rada ili usputnih seksualnih odnosa. Kako bi Daniel Amen rekao, razdoblje nakon prekida stanje je kada smo neurokemijski izvan sebe. Postoje različiti psihološki savjeti i načini kako preboljeti drugu osobu. Nekad odlazak psihoterapeutu može pomoći da u tom procesu ostanemo u zdravom odnosu sa samim sobom. > ***

Vidjeli smo u ovom poglavlju o mozgu u ljubavi i seksu da je možda mozak, kako kaže Emily Dickinson, mnogo veći od neba. Iako znamo dosta o tome što se događa kad se zaljubimo i kad smo u ljubavnom odnosu i zanosu, mnoga pitanja o određenim funkcijama mozgovnih regija ostaju otvorena za daljnja istraživanja. Poznajemo kemiju privlačnosti, ljubavi i seksa, ali još uvijek ne znamo sa sigurnošću zašto nas privlači baš određena osoba, a ne neka druga. Međutim, treba napomenuti da istraživanja u području evolucijske psihologije sve više izdvajaju ključne čimbenike u odabiru partnera. Hoće li takve spoznaje umanjiti misterioznost ljubavi, pokazat će vrijeme.

Zaključci

1. Neuroznanstvenim istraživanjima otkriveni su neurokemijski procesi koji su uključeni u različite aspekte ljudske seksualnosti. Romantična bi se ljubav mogla lokalizirati u subkortikalne i kortikalne regije mozga koje su zadužene za nagrađivanje, motivaciju i emocije. Na pitanje je li zaljubljenost emocija ili motivacijski poriv, može se zaključiti da je ipak riječ o porivu koji je usmjeren cilju.
2. Sa stajališta mozgovnih mehanizama koji se aktiviraju, romantična se ljubav može opisati u tri stadija: stadij požude i privlačnosti, stadij zaljubljenosti i stadij privrženosti.
3. Spolni hormoni igraju značajnu ulogu u seksualnoj privlačnosti i požudi. Testosteron ima važnu ulogu u spolnom nagonu, pa njegov manjak dovodi do smanjenja seksualnog nagona. Uloga estrogena kompleksnija je i očituje se u samom seksualnom odgovoru i utjecaju na spolni nagon. Neki simptomi menopauze, poput stanjivanja tkiva vagine i slabljenja lubrikacije, pripisuju se nedostatku tog hormona. Poznato je da estrogenska terapija pojačava lubrikaciju, povećava seksualnu želju i zadovoljstvo te potiče dobro raspoloženje koje omogućava ženama da budu seksualno receptivnije. Feromoni također utječu na privlačnost, iako su još uvijek misterij za znanost.
4. Neuroprijenosnici koji se pojačano luče kad smo zaljubljeni jesu noradrenalin, dopamin i osobito feniletilamin. Njihovi učinci u živčanom sustavu slični su učincima amfetamina. Kombinacija visoke razine dopamina i niske razine serotonina tijekom zaljubljenosti dovodi se u vezu s opsesivnim mislima i visokom motiviranosti da budemo s voljenom osobom.
5. Kod seksualne privlačnosti i dugotrajne ljubavne veze aktiviraju se dvije značajne regije mozga, tj. ventralni striatum i područje inzule, dok je u predanom ljubavnom odnosu intenzivnije aktivna inzula, ali ne i ventralni striatum. Na osnovi navedenog, na neuronskoj je razini moguće razlikovati strastveno obožavanje i predani ljubavni odnos.
6. Hormonalnu osnovu privrženosti u ljubavnom odnosu čine hormoni oksitocin i vazopresin, koje sintetiziraju hipotalamičke jezgre. Za seksualno ponašanje posebice je važno medijalno preoptičko područje hipotalamusa. Pojačana aktivnost limbičkog sustava, posebice amigdale, događa se u vrijeme orgazma i gledanja erotskih sadržaja. Seksualne fantazije kao produkti kortikalnih regija također doprinose seksualnom uzbuđenju i doživljaju orgazma. Sažeto se može kazati da su hipotalamičke jezgre te različite regije limbičkog sustava i kore velikog mozga važne u samom procesu seksualnog odgovora, inicijaciji, organizaciji i kontroliranju seksualnosti.
7. Prekid ljubavnog odnosa aktivira regije mozga koje se povezuju s ovisničkom žudnjom. Pritom je osobito aktivna jezgra *nukleus akumbens*. Najvjerojatnije zbog manjka endorfina psihička bol nakon prekida odnosa postaje i fizička.

Testirajte se

1. Opišite uloge ventralnog striatuma i inzule u seksualnoj privlačnosti i dugoročnoj ljubavnoj vezi.

2. Kako razine serotonina utječu na raspoloženje i na zaljubljenost?
3. Imenujte sastojak čokolade koji u mozgu djeluje kao neuromodulator koji se povezuje s osjećajem ugone i zaljubljenosti?
4. Za koji se hormon može reći da ima svoju „svijetlu“, ali i „tamnu“ stranu i zašto?
5. Koje je evolucijsko objašnjenje sindroma „okrenuti se i zaspati“?
6. Koji su kemijski mehanizmi odgovorni za psihičku bol nakon prekida ljubavne veze?

Preporučena dodatna literatura

Amen, D. G. (2008). *Seks i mozak*. Zagreb: V.B.Z. Bartles, A., & Zeki, S. (2000). The neural basis of romantic love, *NeuroReport*, 11(17), 3829- 3834.

Einstein, G. (2007). *Sex and the Brain*. Cambridge, MA: MIT Press.

Fisher, H. E. (2004). *Why we love: The nature and chemistry of romantic love*. NYC: Henry Holt & Company.

Komisaruk, B., Beyer-Flores, C., & Whipple, B. (2006). *The science of orgasm*. Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press.

Važni pojmovi

Adrenalin Hormon srži nadbubrežne žlijezde. Djelovanje mu je slično djelovanju simpatikusa, a uključuje ubrzanje rada srca, širenje zjenica, povećanje razine glukoze u krvi te druge promjene kojima se organizam priprema za reakciju „bori se ili bježi“. Neki neuroni središnjeg živčanog sustava također oslobađaju adrenalin kao neuroprijenosnik.

Dehidroepiandrosteron Hormon koji sudjeluje u sintezi drugih steroidnih hormona (estrogeni, testosteron i sl.) te ga se zbog toga i naziva „majkom hormona“.

Dopamin Neuroprijenosnik središnjeg živčanog sustava čiji se učinci povezuju s kontrolom motorike, nastankom ugone, euforije, a povezan je i s regulacijom rada endokrinog sustava. Opojne droge povećavaju razinu tog neuroprijenosnika u mozgu.

Endorfini Neuroprijenosnici i neuromodulatori središnjeg živčanog sustava. Kao endogeni opijati sudjeluju u kontroli boli.

Estrogeni Spolni hormoni. Tim se terminom nazivaju tri kemijski slične skupine steroidnih hormona (estradiol, estriol i estron). Najveću količinu estrogena proizvode jajnici.

Feniletilamin Neuromodulator i neuroprijenosnik u središnjem živčanom sustavu. Može se pronaći u čokoladi, a često se naziva „drogom ljubavi“.

Feromoni Složeni organski spojevi čija je funkcija izazivanje posebnih reakcija, poput seksualne privlačnosti, kod pripadnika iste vrste. Popularno ih se naziva „mirisima seksa“.

Limbički sustav Dio prednjeg mozga koji sudjeluje u usmjeravanju nagona i seksualnom ponašanju. O drugim funkcijama limbičkog sustava i dijelovima koji ga čine vidjeti važne pojmove u prvom

poglavlju.

Noradrenalin Hormon srži nadbubrežne žlijezde i neuroprijenosnik koji proizvode neka vlakna vegetativnog sustava. Ubrzava rad srca, povećava krvni tlak te izaziva druge vegetativne promjene. Danas se njegova uloga izučava u regulaciji sna, raspoloženja, pripremi organizma za reakciju „bori se ili bježi“ te u usmjeravanju pažnje.

Oksitocin Hormon koji stvaraju neuroni paraventricularne jezgre hipotalamusa. Mjesto njegove pohrane je neurohipofiza. Naziva se i „hormonom ljubavi“, a ima širok spektar djelovanja, od pojave trudova do emocionalne povezanosti.

Serotonin Neuroprijenosnik središnjeg živčanog sustava s mnogobrojnim funkcijama poput regulacije tjelesne temperature, apetita, spavanja, raspoloženja, suzbijanja boli.

Prolaktin Hormon adenohipofize čiji se glavni učinci odnose na stvaranje i lučenje mlijeka.

Testosteron Spolni hormon koji u većim količinama izlučuju testisi, a u manjim količinama jajnici i nadbubrežne žlijezde. Popularno ga se naziva hormonom „koji pokreće“.

Vazopresin Hormon koji stvaraju neuroni supraoptičke jezgre hipotalamusa. Mjesto njegove pohrane je neurohipofiza. Povećava apsorpciju vode iz bubrežnih kanalića u krv. U većim količinama izaziva suženje krvnih žila i povećanje krvnog tlaka.

Literatura

Amen, D. G. (2008). *Seks i mozak*. Zagreb: V.B.Z.

Argiolas, A. (1999). Neuropeptides and sexual behavior. *Neuroscience Biobehavioral Review*, 23, 1127-1142.

Arnow, B. A., Desmond, J. E., Banner, L. L., Blover, G. H., Solomon, A., Polan, M. L., Lue, T.F., & Atlas, S. W. (2002). Brain activation and sexual arousal in healthy, heterosexual males. *Brain*, 125, 1014-1023.

Aron, A., Fisher, H., Mashek, D. J., Strong, G., Li, H., & Brown, L. L. (2005). Reward, motivation, and emotion systems associated with early-stage intense romantic love. *Journal of Neurophysiology*, 94(1), 327-337.

Bahrack, A. (2008). Persistence of sexual dysfunction side effects after discontinuation of antidepressant medications: Emerging evidence. *Open Psychology*, 1, 42-50.

Bancroft, J. (2005). The Endocrinology of Sexual Arousal. *Journal of Endocrinology*, 186, 411-427.

Bartles, A., & Zeki, S. (2000). The neural basis of romantic love. *NeuroReport*, 11(17), 3829-3834.

Bartles, A., & Zeki, S. (2004). The neural correlates of romantic love. *NeuroImage*, 21, 1155-1166.

Bianchi-Demicheli, F., Grafton, S. T., & Ortigue, S. (2006). The power of love on the human Brain. *Social neuroscience*, 1(2), 90-103.

Brizendine, L. (2009). *Ženski mozak*. Zagreb: Profil International.

Brizendine, L. (2010). *Muški mozak*. Zagreb: Profil International.

- Cacioppo, S., Bianchi-Demicheli, F., Pfatus, J., & Lewis, J. (2012). The common neural bases between sexual desire and love: A multilevel kernel density fMRI analysis. *Journal of Sexual Medicine*, 9(4), 1048-1054.
- Conley, T. D. (2011). Perceived proposer personality characteristics and gender differences in acceptance of casual sex offers. *Journal of Personality and Social Psychology*, 100(2), 309-329.
- Crooks, R., & Baur, K. (2014). *Our Sexuality*. Belmont, USA: Wadsworth, Cengage Learning.
- Doty, R. L. (2010). *The great pheromone myth*. Baltimore, MD: The Johns Hopkins University Press.
- Einstein, G. (2007). *Sex and the Brain*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Emanuele E., Politi P., Bianchi M., Minoretti P., Bertona M., & Geroldi D. (2006). Raised plasma nerve growth factor levels associated with early-stage romantic love. *Psychoneuroendocrinology*, 31, 288-294.
- Emanuele, E. (2011). NGF and romantic love. *Archives Italiennes de Biologie*, 149, 265-268.
- Ferdenzi, C., Delplanque, S., Atanassova, R., & Sander, D. (2016). Androstadienone's influence on the perception of facial and vocal attractiveness is not sex specific. *Psychoneuroendocrinology*, 66, 166-175.
- Fisher, H. E., Aron, A., Mashek, D., Li, H., & Brown, L.L. (2002). Defining the brain systems of lust, romantic attraction, and attachment, *Archives of Sexual Behavior*. 31(5), 413-419.
- Fisher, H. E. (2004). *Why we love: The nature and chemistry of romantic love*. NYC: Henry Holt & Company.
- Fisher, H. E., Aron, A., & Brown, L. L. (2005). Romantic love: an fmri study of a neural mechanism for mate choice. *Journal of Comparative Neurology*, 493, 58-62.
- Fisher, H. E., Brown, L.L., Aron, A., Strong, G., & Mashek, D. (2010). Reward, Addiction, and Emotion Regulation Systems Associated With Rejection in Love. *Journal of Neurophysiology*, 104, 51-60.
- Fisher, H. E. (2016). *Anatomy of Love: A Natural History of Mating, Marriage, and Why We Stray*. NYC: Norton & Company.
- Fisher, T. (2012). What sexual scientists know about gender differences and similarities in sexuality, The Society for the Scientific Study of Sexuality, www.sexscience.org/ preuzeto 10. listopada 2016.
- Geher, G., & Kaufmann, S. B. (2013). *Mating Intelligence Unleashed: The Role of the Mind in Sex, Dating, and Love*. NYC: Oxford University Press.
- Giargiari, T., Mahaffey, A., Craighead, W., & Hutchison, K. (2005). Appetitive responses to sexual stimuli are attenuated in individuals with low levels of sexual desire. *Archives of Sexual Behavior*, 34, 547-557.
- Goldberg, W., & Leyner, M. (2006). *Why do men fall asleep after sex?* New York: Crown Publishing Group.
- Hall, S. A., Shackelton, R., Rosen, R.C., & Araujo, A. (2010). Sexual activity, erectile dysfunction, and incident cardiovascular events. *American Journal of Cardiology*, 105(2), 192-197.

Hamann, S., Herman, R. A., Nolan, C. L., & Wallen, K. (2004). Men and women differ in amygdala response to visual sexual stimuli. *Nature Neuroscience*, 7, 411-416.

Hirsch, A. R., & Gruss, J. Human male sexual responses to olfactory stimuli. <http://aanos.org/human-male-sexual-response-to-olfactory-stimuli/> preuzeto 10. listopada 2016.

Holstege, G., Georgiadis, J. R., Paans, A. M. J., Meiners, L. C., van der Graff, F. H. C. E., & Reinders, A. A. T. S. (2003). Brain activation during human male ejaculation. *Journal of Neuroscience*, 23(27), 9185-9193.

Hull, E. M., Lorrain, D. S., Du, J., Matuszewich, L., Lumley, L. A., Putnam, S. K., & Moses, J. (1999). Hormone-neurotransmitter interactions in the control of sexual behavior, *Behavioral Brain Research*, 105, 105-116.

Hyde, J. S., Delameter, J.D. & Byers, E. S. (2010). *Understanding Human Sexuality*. Toronto, ON: McGraw-Hill Ryerson.

Karandashev, V. (2015). A cultural perspective on romantic love. *Online Readings in Psychology and Culture*, 5(4), 1-21.

Karama, S., Lecours, A.R., Leroux, J. M., Bourgouin, P., Joubert, S., & Beaugregard, M. (2002). Areas of brain activation in males and females during viewing of erotic film excerpts. *Human Brain Mapping*, 16, 1-13.

Komisaruk, B., Beyer-Flores, C., & Whipple, B. (2006). *The Science of Orgasm*. Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press.

Le Merrer, J., Becker, J. A. J., Befort, K., & Kieffer, B. L. (2009). Rewards Processing by the Opioid System in the Brain. *Physiological Reviews*, 89(4), 1379-1412.

Magon, N., & Kalra, S. (2011). The orgasmic history of oxytocin: Love, just, and labor. *Indian Journal of Endocrinology and Metabolism*, 15(3), 156-161.

Ortigue, S., Bianchi-Demicheli, F., Patel, N., Frum, C., & Lewis, J. W. (2010). **Neuroimaging of love: fMRI meta-analysis evidence toward new perspectives in sexual medicine.** *The Journal of Sexual Medicine*, 7(11), 3541-3552.

Paredes, R., & Baum, M. (1997). Role of the medial preoptic area/anterior hypothalamus in the control of masculine sexual behavior. *Annual Review of Sex Research*, 8, 68-101.

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

Potts, G. (2008). Your brain on love: the three stages to euphoria. *Oakland Journal*, 15, 16-27.

Rako, S. (1996). *The hormone of desire*. New York: Harmony Books.

Savic, I., Berglund, H., Gulyas, B., & Roland, P. (2001). Smelling odorous sex hormone-like compounds causes sex differentiated hypothalamic activations in humans. *Neuron*, 31(4), 661-668.

Savic, I., Berglund, H., & Lindstrom, P. (2005). Brain responses to putative pheromones in homosexual men. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102, 7356-7361.

- Scholey, A., & Owen, L. (2013). Effects of chocolate on cognitive function and mood: A systematic review. *Nutrition Review*, 71(10), 665-681.
- Shah, N., & Breedlove, S. (2007). Behavioural neurobiology: Females can also be from Mars. *Nature*, 448, 999-1000.
- Shamay-Tsoory, S. G., & Young, L. J. (2016). Understanding the Oxytocin system and Its Relevance to Psychiatry. *Journal of Psychiatric Neuroscience and Therapeutics*, 79(3), 150-152.
- Shamay-Tsoory, S. G., Fischer, M., Dvash, J., Harari, H., Perach-Bloom, N., & Levkovitz, Y. (2009). Intranasal administration of oxytocin increases envy and schadenfreude (gloating). *Biological Psychiatry*, 66(9), 864-870.
- Stark, C. (2005). Behavioral effects of stimulation of the medial amygdala in the male rat are modified by prior experience. *Journal of General Psychology*, 132, 207-224.
- Sukel, K. (2013). *This Is Your Brain on Sex. The Science Behind the Search for Love*. NY: Simon & Shuster Paperbacks.
- Tarlaci, S. (2012). The Brain in Love: Has Neuroscience Stolen the Secret of Love? *NeuroQuantology*, 10(4), 744-753.
- Touhara, K., & Vosshall, L. (2009). Sensing odorants and pheromones with chemosensory receptors. *Annual Review of Physiology*, 71, 307-332.
- Whipple, B., & Komisaruk, B. (1999). Beyond the G spot: Recent research on female sexuality. *Psychiatric Annals*, 29, 34-37.
- Whipple, B., & Komisaruk, B. (2006). Where in the brain is a woman's sexual response? Laboratory studies including brain imaging during orgasm. *Journal of Sex Research*, 43, 29-30.
- Wilson, J. (2003). *Biological foundations of human behavior*. Belmont, CA: Wadsworth/Thomson Learning.
- Wyatt, T. D. (2015). The search for human pheromones: The lost decades and the necessity of returning to first principles. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282, 1-9.
- Wysocki, C. J., & Preti, G. (2004). Facts, fallacies, fears, and frustrations with human pheromones. *The Anatomical Record*, 281A, 1201-1211.
- Young, L. J. (2013). When too much of good thing is bad: chronic oxytocin, development, and social impairments. *Biological Psychiatry*, 74(3), 160-161.
- Zeki, S., The neurobiology of love. *FEBS Letter*, 581(14), 2575-2579.

C:\Users\Pavle\Desktop\Ilustracije\9.1.jpg

Slika 9.1. Prikaz hipotalamusa, infundibuluma i hipofize

[stranica namjerno ostavljena prazna]

References
