

**Univerzita Palackého v Olomouci**  
**Přírodovědecká fakulta**  
**Katedra zoologie a ornitologická laboratoř**



**Neurofyziologie a vybavitelnost smyslových vjemů u člověka**

Neurophysiology and the potential to recall sense perceptions in humans

Bakalářská práce

**Zuzana Lachová**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie a ekologie

**Vedoucí práce: RNDr. Ivana Fellnerová, Ph.D.**

**Olomouc 2019**



## **PREHLÁSENIE**

Prehlasujem, že som túto bakalársku prácu vypracovala samostatne pod vedením vedúcej bakalárskej práce RNDr. Ivany Fellnerovej, Ph.D. a s použitím citovanej literatúry.

V Olomouci dňa 23. 7. 2019

.....

## **POĎAKOVANIE**

Týmto by som sa chcela poďakovať predovšetkým vedúcej mojej práce RNDr. Ivane Fellnerovej, Ph.D. za jej odborné vedenie, trpezlivosť a pomoc. Taktiež ďakujem svojej rodine a priateľovi za podporu a vytvorenie ideálnych podmienok pre štúdium.

## **BIBLIOGRAFICKÁ IDENTIFIKACE**

Jméno a příjmení autora: Zuzana Lachová

Název práce: Neurofyziologie a vybavitelnost smyslových vjemů u člověka

Typ práce: Bakalářská práce

Pracoviště: Katedra zoologie, Přírodovědecká fakulta

Vedoucí práce: RNDr. Ivana Fellnerová, Ph.D.

Rok obhajoby: 2019

## **ABSTRAKT**

Paměť je jednou zo základných kognitívnych schopností človeka. Jej súčasťou je zmyslová pamäť, ktorá má pre prežitie organizmu zásadný význam. Táto bakalárska práca spracováva vo forme rešerše problematiku fyziológie zmyslov a pamäti – od podráždenia zmyslového receptora, cez šírenie nervového vzruchu až po samotné ukladanie informácií do pamäti. Obzvlášť zaujímavá je dostupnosť spomienok zmyslových vnemov z dlhodobej pamäti. Schopnosť si ich spätne vybaviť je do istej miery individuálna a naprieč jednotlivými zmyslovými vnemami sa značne odlišuje. Najjednoduchšie vybaviteľné vnemy bez ich aktuálneho pôsobenia sú zrakové a sluchové. Omnoho obťažnejšie sa ukazuje vedomé vybavenie hmatovej, chuťovej a čuchovej spomienky. Naopak samovoľné vybavenie predovšetkým čuchových a chuťových vnemov býva často prejavom patologických stavov. Záverečná časť práce poskytuje prehľad ochorení postihujúcich zmyslové dráhy a samotnú pamäť. Skúmanie pamäťových procesov má totiž zásadný biomedicínsky i spoločenský význam. Táto bakalárska práca predstavuje základ pre samostatný výskum vybaviteľnosti zmyslových vnemov z dlhodobej pamäti.

Klíčová slova: zmyslové vnemy, pamäť, neurofyziológia, vybaviteľnosť, hipokampus, mozgová kôra

Počet stran: 38

Jazyk: Slovenský

## **BIBLIOGRAPHIC IDENTIFICATION**

First name and surname of the author: Zuzana Lachová

Name of the thesis: Neurophysiology and the potential to recall sense perceptions in humans

Type of thesis: Bachelor thesis

Workplace: Department of Zoology, Faculty of Science

Thesis Supervisor: RNDr. Ivana Fellnerová, Ph.D.

Year of defense: 2019

## **ABSTRACT**

Memory is one of the fundamental cognitive abilities in humans. One of its components is the sensory memory, which plays a significant role in the survival of an organism. This bachelor thesis reviews the physiology of the senses and memory – from the stimulation of a sensory receptor, through propagation of a nerve impulse, to the encoding of information into memory. The retrieval of sensory perceptions from long-term memory is especially interesting. The ability to recall these perceptions is to a large extent, individual and varies between the senses. Easiest to recall, without the actual stimulation of a sensory receptor, are the visual and auditory memories. On demand recall of tactile, gustatory or olfactory memories seems to be much more difficult, the spontaneous recall of gustatory and olfactory memories being often the result of a pathological condition. The final part of this bachelor thesis provides a review of disorders affecting the sensory pathways or memory itself. The research of memory processes has a significant biomedical and social impact. This bachelor thesis is a basis for an independent research of the ability to recall sense perceptions from long-term memory.

Keywords: sensory perceptions, memory, neurophysiology, recall, hippocampus, cerebral cortex

Number of pages: 38

Language: Slovak

# Obsah

Úvod .....	1
Ciele práce .....	3
1. Základy neurofyziológie zmyslového vnímania .....	4
1.1 Zrak .....	4
1.2 Sluch.....	6
1.3 Čuch .....	7
1.4 Chut'.....	8
1.5 Hmat .....	10
2. Pamäť .....	13
2.1 Všeobecné princípy nervového prenosu.....	13
2.2 Teória pamäťových skladov .....	15
2.3 Model úrovne spracovávania informácií .....	16
3. Vybavitel'nosť zmyslových vnemov .....	18
3.2 Metodické postupy skúmania vybavitel'nosti zmyslových vnemov .....	18
3.3 Súčasné poznatky z výskumu vybavitel'nosti zmyslových vnemov .....	19
4. Ochorenia zmyslovej sústavy .....	22
4.1 Ochorenia zraku .....	22
4.2 Ochorenia sluchu.....	23
4.3 Ochorenia čuchu .....	24
4.4 Ochorenia chute .....	25
4.5 Ochorenia hmatu .....	26
5. Ochorenia postihujúce pamäťové schopnosti .....	27
5.1 Amnézia.....	27
5.2 Korsakovova psychóza.....	28
5.3 Alzheimerova choroba .....	28

Záver.....	30
Zoznam použitej literatúry.....	31



## Úvod

Od momentu kedy sa narodíme je náš mozog neustále zahlcovaný množstvom informácií o nás a o svete, ktorý nás obklopuje. Tieto informácie prijímame prostredníctvom zmyslov a náš mozog ich spracováva v širšom kontexte a nadväznosti na pred tým získané vnemy. Informácie získané z okolitého prostredia tak formujú skúsenosti, ktoré si uchováваме vďaka pamäti, ktorá je jednou z našich základných kognitívnych funkcií. Hrá dôležitú úlohu vo všetkých aktivitách, ktoré vykonávame. Bez schopnosti pamätať si udalosti z minulosti by sme totiž neboli schopní reagovať na vonkajšie prostredie, vytvoriť a naučiť sa jazyk, nadväzovať vzťahy či mať vlastnú identitu.

Bežnou predstavou ľudí o pamäti je schopnosť naučiť sa a zapamätať si fakty, pojmy, mená či dátumy udalostí. To je však len jeden typ dlhodobej pamäti, tzv. deklaratívna (explicitná) pamäť. Tou ďalšou je tzv. procedurálna (implicitná) pamäť, v ktorej sú uložené naše schopnosti ako chôdza, plávanie, jazda na bicykli, a podobne. Deklaratívne pamäťové stopy sú na vytvorenie jednoduchšie než procedurálne, avšak tie po vytvorení už len tak ľahko nezabudneme (Greshko, 2019).

Informácie o vonkajšom svete prijímame väčšinou súčasne viacerými zmyslami naraz, napríklad udalosti okolo seba vnímame zrakom a sluchom, pri jedle sa uplatňujú súčasne chuťové, ale aj čuchové a zrakové vnemy. Zmyslové vnemy majú pre prežitie organizmu zásadný význam, je pamätanie si zmyslových vnemov. Vo fylogénze nadobudli význam najmä vizuálne, čuchové a sluchové skúsenosti, hlavne za účelom vyhľadávania potravy, vhodného prostredia pre život, alebo naopak pre ochranu pred nebezpečenstvom či predátorom. Ľudská pamäť je tak výsledkom evolúcie, vylepšovaná po generácie procesom prírodného výberu.

Poruchy pamäti, či už mierne alebo ťažké, zásadným spôsobom ovplyvňujú kvalitu života jedinca a jeho sebastačnosť. Strata pamäti neznamena len stratu minulosti človeka, má to obrovský dopad aj na jeho fantáziu, schopnosť premýšľať o budúcnosti alebo správne sa pohybovať v prostredí, ktoré obýva. Pacienti s poruchami pamäti majú mnohokrát výrazne (negatívne) pozmenený pohľad na svet okolo nich.

Ochorenia pamäti sú výsledkom neurologického poškodenia štruktúr mozgu, čím bránia uchovávaniu, udržaniu a spätnému vybaveniu spomienok. Vďaka výskumu a analýze jednotlivých prípadov porúch pamäti však boli vedci schopní získať množstvo nových informácií o tom, ako naša pamäť funguje. Napriek tomu ale mnoho otázok stále ostáva

nezodpovedaných. Skúmanie pamäťových procesov tak má zásadný spoločenský, sociologický a biomedicínsky význam.

## Ciele práce

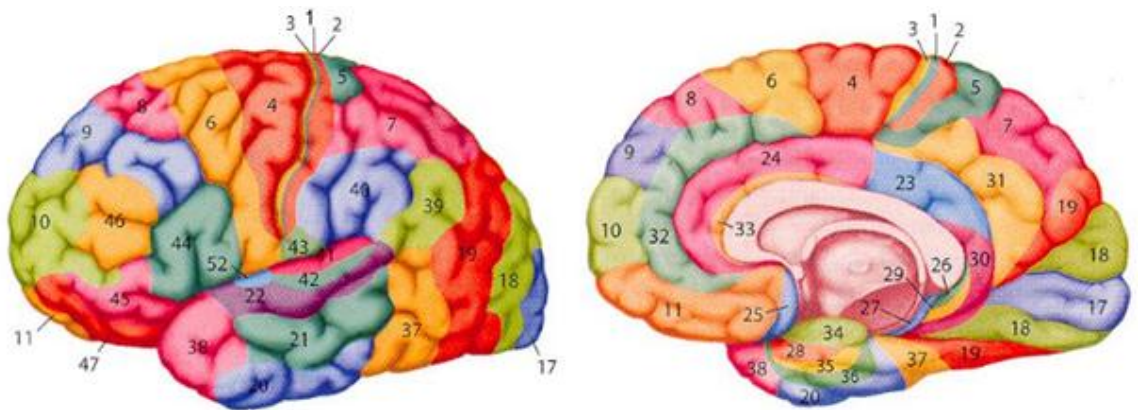
Táto bakalárska práca má nasledujúce ciele:

1. Vypracovať prehľad základnej fyziológie zmyslového vnímania
2. Popísať pamäť, jej druhy a molekulárnu podstatu pamäťových procesov
3. Vypracovať literárnu rešerš poznatkov týkajúcich sa vybavovania zmyslových informácií z dlhodobej pamäti
4. Spracovať prehľad ochorení zmyslového vnímania porúch pamäti

# 1. Základy neurofyziológie zmyslového vnímania

Pre správne porozumenie spôsobov, ktorými si človek dokáže z pamäti vybaviť zmyslové vnemy považujem za vhodné najskôr popísať ich základnú neurofyziológiu.

Vo všeobecnosti majú zmyslové systémy mnoho spoločného. Všetky fungujú prostredníctvom periférnych receptorov, ktoré sú špecializované na zaznamenávanie určitého podnetu z vonkajšieho prostredia. Podnet je zmyslovou bunkou transformovaný na elektrický impulz a dostredivými senzoricými dráhami sú následne informácie privádzané do centrálnej nervovej sústavy (CNS), kde sa integrujú informácie prijímané z rôznych typov receptorov a pomocou nervového kódovania ich prenášajú do cieľových centrálnych štruktúr (Hudspeth & Logothetis, 2000). Uvedomenie si zmyslových podnetov je možné vďaka prenosu elektrických signálov príslušných zmyslových buniek do kôrových oblastí mozgu. Signály z jednotlivých zmyslových orgánov sa spracovávajú v príslušných oblastiach mozgovej kôry. Topografiu kôrových oblastí znázorňuje tzv. Brodmannova schéma (viď obrázok 1).



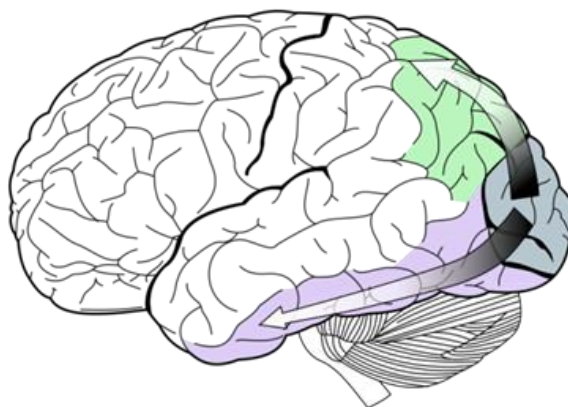
Obrázok 1: : Brodmannove oblasti (zdroj: Wikimedia Commons, autor: Polina Tishina, voľné dielo, dostupné z <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=9820406>)

## 1.1 Zrak

Pomocou zraku prijímame z nášho okolia najväčšie množstvo informácií (Fuderková, 2010). Základom spracovania vizuálneho vnemu je vytvorenie nervového impulzu fotoreceptormi (tyčinkami a čapíkmi) pri dopade svetelného lúča na sietnicu oka. Elektromagnetické žiarenie rozkladá zrakový pigment rodopsín v membránach diskov tyčiniek alebo čapíkov. Rozpad rodopsínu aktivuje cez G proteín vnútrobunkovú signálnu

dráhu, ktorá uzatvára sodné kanály, čím sa zastaví prítok  $\text{Na}^+$  do fotoreceptoru. Membrána sa tak hyperpolarizuje a zastaví sa uvoľňovanie glutamátu na synapsii s bipolárnym neurónom (druhý neurón zrakovej dráhy), čo je následnými neurónmi zrakovej dráhy prevedené do mozgu (Joukal, 2017). Optickým nervom tieto nervové signály opúšťajú oko a v mieste zvanom optická chiasma (*chiasma opticum*), umiestenom pred a nad hypofýzou, nervové vlákna z nosovej strany oboch sietnic prekračujú spánkovú stranu, zatiaľ čo nervové vlákna zo spánkovej strany ostávajú na mieste. Takto je zabezpečené, že obe mozgové hemisféry prijmu vnem od oboch očí.

Po vstupe optického nervu (druhý hlavový nerv – *nervus opticus*) do mozgu putuje nerv do thalamu (do tzv. *lateral geniculate nucleus*), ktorý je hlavnou spojnicou medzi sietnicou a zrakovou kôrou v tylovom laloku, kde sa nachádza primárne kôrové centrum zrakového vnímania (Brodmannova oblasť 17, vid' obrázok 1). Tam dochádza k vizuálnej interpretácii nervových impulzov vytvorených svetelným stimulom v čapíkoch a tyčinkách sietnice, čoho výsledkom je schopnosť vidieť (Hendry, et al., 2012). Primárny zrakový vnem z tylového laloku je ďalej spracovaný v spolupráci s temenným a spánkovým lalokom (Todd & Marois, 2004) – vid' obrázok 2. V dorzálnej „okcipito-parietálnej“ dráhe sa zrakovým vnemom priradzujú informácie o tom, kde sa pozorovaný objekt nachádza. Ventrálna „okcipito-temporálna“ dráha má vzťah k rozpoznávaniu pozorovaného objektu. Spojenie tejto dráhy so spánkovým lalokom a limbickým systémom je dôvodom prečo je tu pozorovanému objektu prisudzovaný emočný charakter a prečo má súvis s vizuálnou pamäťou (Martins, et al., 2014).



Obrázok 2: Dorzálna „okcipito-parietálna“ dráha (zelená) poskytuje informácie o priestorových súvislostiach pozorovaného predmetu. Preto je označovaná aj ako „dráha kde“. Ventrálna „okcipito-temporálna“ dráha (fialová) identifikuje, kategorizuje a hodnotí pozorovaný objekt, preto býva označovaná aj ako „dráha čo“ (zdroj: Wikimedia Commons)

Spätne vybavenie vizuálnej spomienky z pamäti pravdepodobne prebieha dočasnou reaktiváciou už vytvorených dráh, ktoré pozostávajú z excitačných a inhibičných synapsií v neokortexe. Tento proces nazývame vizualizácia a pre jeho uskutočnenie je potrebné, aby človek daný objekt už mnohokrát videl. Zaujímavosťou však je, že napriek tvorbe pamäťovej stopy zrakového vnemu optickou dráhou, vizualizačný proces využíva inú neurónovú dráhu, ktorej detailná štruktúra je doposiaľ predmetom výskumu (Zach, et al., 2018).

## 1.2 Sluch

Ďalším základným zmyslom človeka je sluch. Slúži na komunikáciu i varovanie a je to vlastne vedomé vyhodnocovanie vibrácií častíc v priestore, ktoré vnímame ako zvuk.

Mechanizmus našej schopnosti počuť spočíva v zachytení zvukových vln ušnicou a ich následným transportom vonkajším zvukovodom, kde dochádza k rozvibrovaniu ušného bubienka. To vedie k rozvibrovaniu troch sluchových kostičiek (*malleus*, *incus*, *stapes*) a oválneho okienka (*fenestra vestibuli*), ktoré následne spôsobia vibráciu perilymfy v slimákoví (*cochlea*). Perilymfa rozvibruje endolymfu a tá uvedie do pohybu vlásokové bunky – vlastné receptory sluchu. V kludovom stave prepúšťa membrána vlásokových buniek dovnútra z endolymfy katióny (predovšetkým  $K^+$  a  $Ca^{2+}$ ), ktoré sú v endolymfe vo vyššej koncentrácii než vo vlásokových bunkách. Ióny vstupujú „stredne“ otvorenými mechanicky regulovanými kanálmi. Pri zvukom vyvolaných vibráciách endolymfy dochádza ohybom vlásokov k úplnému uzatvoreniu alebo naopak k úplnému otvoreniu mechanicky regulovaných  $Ca^{2+}$  kanálov, a tým k zmene toku iónov do receptorovej vlásokovej bunky. Vzniknutý receptorový potenciál zvýši uvoľnenie neurotransmiteru glutamátu na synapsii vlásokovej bunky s príľahlým neurónom, ktorý generuje nervové impulzy. Tie sú prenášané sluchovým nervom (ôsmy hlavový nerv – *nervus vestibulocochlearis*) do sluchovej kôry v spánkovom laloku mozgu (Brodmannove oblasti 41 a 42, vid' obrázok 1), kde sú interpretované ako zvuk (Hendry, et al., 2012).

Podobne ako u zrakového vnímania, existuje v rámci spracovania sluchových vnemov dorzálna a ventrálna dráha (Hickok & Poeppel, 2007). Dorzálna zvuková dráha prepája sluchovú kôru spánkového laloku s temenným lalokom. Zodpovedá za lokalizáciu zvuku, ale taktiež úzko súvisí s produkciou reči a so sluchovou dlhodobou pamäťou (Pickles, 2015). Ventrálna zvuková dráha je zodpovedná za rozpoznanie (identifikáciu) zvuku.

Uprostred spánkového laloku sa prepája so zrakovou ventrálnou dráhou do tzv. audio-vizuálnej dráhy (Gow, 2012).

Schopnosť spätne si vybaviť sluchovú informáciu z pamäti je, podobne ako u zrakových vnemov, dosť veľká, avšak medzi jedincami je značná variabilita. Sluchová pamäťová stopa vzniká prostredníctvom vyššie popísanej sluchovej dráhy (Zach, et al., 2018).

### 1.3 Čuch

Podobne ako zrak a sluch, aj čuch detekuje a rozlišuje medzi množstvom rôznych stimulov, avšak líši sa tým, že pachy nie je možné klasifikovať pomocou jednoduchého parametru ako je vlnová dĺžka či frekvencia. Čuch patrí k chemoreceptorom a chemické vnemy prijíma prostredníctvom vzduchu. Pachy, s ktorými človek prichádza do styku majú veľmi komplexnú povahu, čo viedlo k vzniku množstva rozmanitých čuchových receptorov (Buck, 2004; Su, et al., 2009). Čuch je takmer vždy nevyhnutný pre vnímanie chutí (Hendry, et al., 2012).

Olfaktorické receptory sú umiestnené v nosovom epiteli hornej nosovej dutiny. Táto oblasť obsahuje bipolárne zmyslové neuróny, ktorých dendrity vybiehajú z apikálnej časti povrchu epitelu do nosovej dutiny vystlanej hlienom. Molekuly zo vzduchu tak pri inhalácii nosom prechádzajú epitelom a rozpustia sa v hliene. Tu sa viažu s proteínmi, ktoré ich udržiavajú v rozpustenom stave a transportujú k olfaktorickým dendritom (Hendry, et al., 2012). Aktivácia čuchového receptora vedie k sledu udalostí. Prvou je aktivácia G proteínu a následná aktivácia adenylátcyklázy, ktorá katalyzuje premenu ATP na cAMP. Nárast hladiny cAMP spôsobí otvorenie vápenatého kanálu regulovaného cyklickými nukleotidmi (CNG kanál) a tým vtok  $\text{Ca}^{2+}$  a  $\text{Na}^{+}$  do receptorovej bunky. Zvýšenie množstva vnútrobunkového  $\text{Ca}^{2+}$  aktivuje Anoctamin2 kanál, ktorý prepúšťa von z bunky  $\text{Cl}^{-}$ , čím sa ešte viac urýchli depolarizácia, teda nárast kladného náboja vo vnútri bunky. Tento únik  $\text{Cl}^{-}$  z bunky je možný vďaka unikátnej vlastnosti čuchových receptorov, ktoré majú v kľudovom stave koncentráciu  $\text{Cl}^{-}$  vo vnútri bunky vyššiu než mimo nej. (Su, et al., 2009). Čím väčší je tento rozdiel, tým väčší je následný únik  $\text{Cl}^{-}$  a tým aj rýchlejšia depolarizácia, vďaka čomu sme schopní cítiť aj slabé a neznáme pachy (Reisert & Bradley, 2005).

Zaujímavá je inhibícia akčného potenciálu v dôsledku dlhodobého vystavenia určitému zápachu. V tomto prípade totiž dochádza k strate citlivosti receptorov. Čuchové

bunky sa vyznačujú vysokou adaptáciou – strácajú citlivosť až do 50 % v prvých sekundách od vystavenia vôni či zápachu. Preto po čase prestávame vnímať vôňu, ktorá sa nám spočiatku zdala tak intenzívna.

Axóny čuchových neurónov vybiehajú z bazálneho povrchu epitélia cez čuchový otvor v čuchovej kosti do čuchového bulbu (*bulbus olfactorius*), ktorý sa nachádza na ventrálnom povrchu predného laloku. Tieto axóny súhrnne označujeme ako prvý hlavový nerv – čuchový nerv (*nervus olfactorius*). Z čuchového bulbu potom nerv pokračuje do štruktúr limbického systému. Na rozdiel od ostatných zmyslov, signály z čuchového ústrojenstva nevedú cez thalamus pred tým, než dosiahnu čuchovú kôru, ktorá je lokalizovaná v spánkovom laloku (Brodmannova oblasť 34, vid' obrázok 1).

Vybavenie si čuchových vnemov z pamäti je podstatne ťažšie než u predošlých zmyslov a ak k tomu dochádza samovoľne, je to zväčša v dôsledku patologických stavov (Zach, et al., 2018).

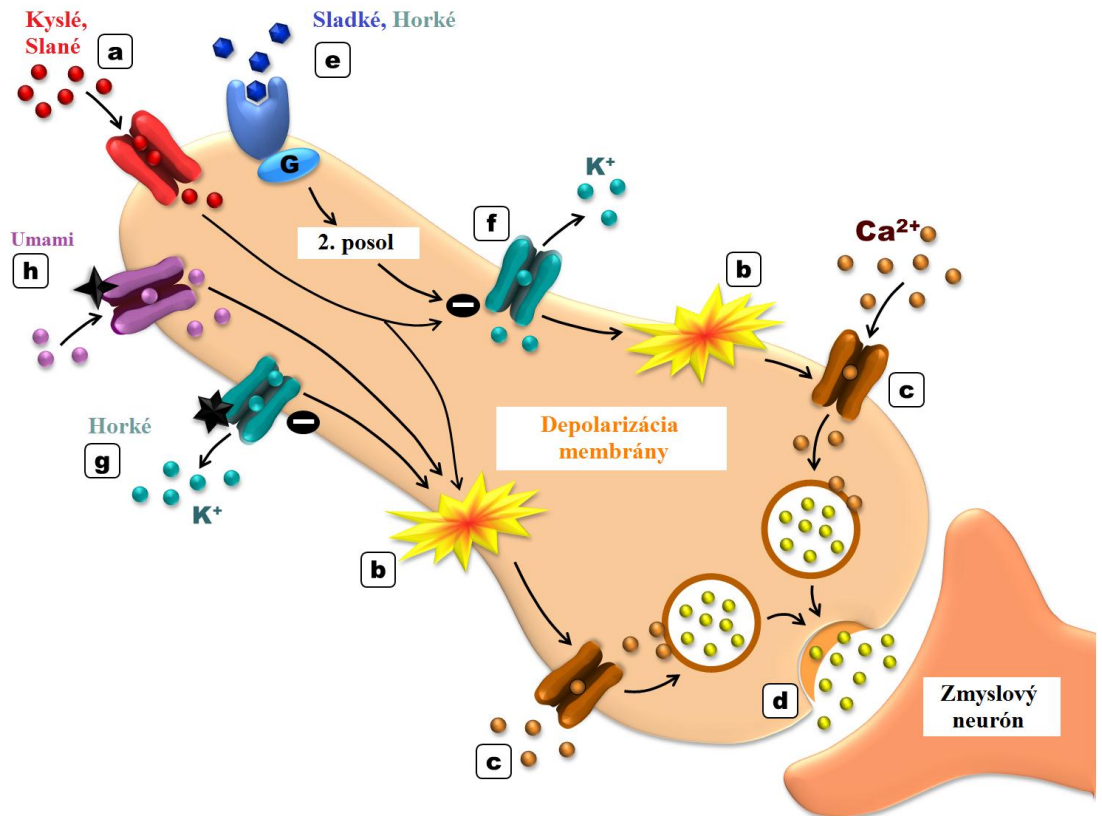
## 1.4 Chuť

Za našu schopnosť cítiť chuť zodpovedá interakcia v slinách rozpustených molekúl s chuťovými pohárikmi umiestnenými predovšetkým na epiteli jazyka, ale aj na iných miestach v ústnej dutine. Každý chuťový pohárik obsahuje receptorové bunky, ktoré sú stimulované chemickými látkami rozpustenými v slinách.

Receptory chuti prijímajú senzorické stimuly prostredníctvom vtoku iónov alebo väzby chemickej látky na príslušný membránový receptor. Následne dochádza k depolarizácii receptorovej bunky a uvoľneniu neurotransmiteru. V chuťových pohárikoch bolo identifikovaných najmenej päť typov receptorových buniek, z ktorých každá prenáša receptorový potenciál prostredníctvom jedného z nasledujúcich neurotransmiterov: ATP, serototín (5-HT), kyselina gama-aminomaslová (GABA), acetylcholín a noradrenalín. O ich úlohách sa však stále vedú diskusie, nakoľko ako „pravým“ neurotransmiterom sa javí byť jedine ATP, to znamená, že ako jediný je prítomný v presynaptickej bunke, je vyplavený po stimulácii, aktivuje postsynaptické receptory a vzostupné nervové vlákna a existuje mechanizmus pre jeho následnú degradáciu či odstránenie z medzibunkového priestoru. Ostatné z vymenovaných neurotransmiterov modulujú príjem chuťových vnemov, no do akej miery a ktoré chute konkrétne je ešte stále predmetom výskumu (Kinnamon & Finger, 2013).



Reakcia, ktorá následne nastane závisí na tom, aký typ chuti prijímame. Prijem slaných jedál vedie k vstupu väčšieho množstva  $\text{Na}^+$  do receptorovej bunky, čo vyvoláva uvedený mechanizmus. Prijem kyslých ( $\text{H}^+$ ) a väzba sladkých (molekuly cukru) jedál má za následok uzatvorenie  $\text{K}^+$  kanálov pri vstupe do receptoru, vid' obrázok 3 (Roper & Chaudhari, 2017).



Obrázok 3: Molekulárna podstata chuťových vnemov. a) Vnímanie kyslej, resp. slanej chuti je aktivované zvýšeným prítokom  $\text{H}^+$ , resp.  $\text{Na}^+$  iónov do zmyslovej bunky, čím dochádza k depolarizácii jej membrány a to buď priamo (b), alebo obmedzením odtoku  $\text{K}^+$  iónov uzatvorením draselných kanálov (f). Depolarizačná vlna aktivuje otvorenie vápenatých kanálov a vstup  $\text{Ca}^{2+}$  do bunky (c). Vápnik iniciuje exocytózu neurotransmiteru (d) a následný prenos signálu na najbližší neurón (e). Vnímanie sladkej, resp. horkej chuti je iniciované väzbou príslušnej molekuly na membránový receptor spriahnutý s G proteínom (e), ktorý prostredníctvom 2. posla obmedzí odtok  $\text{K}^+$  iónov uzatvorením draselných kanálov (f). Nasleduje už popísaná depolarizácia membrány, vtok  $\text{Ca}^{2+}$  do bunky (c) a následná exocytóza na synapsii (d). Niektoré horké látky môžu priamo uzatvoriť draselné kanály (g) a aktivovať depolarizáciu (b). Chuť glutamátu sodného (umami) vzniká väzbou a otvorením kanálu pre katióny (h) a následnou depolarizáciou membrány (b) a exocytózou na synapsii (d) (Fellnerová & Bezdiček, 2014).

V posledných rokoch sa vedú diskusie aj o novej chuti – chuti tukov, a to najmä v reakcii na zväčšujúcu sa obeznu populáciu. Bolo zistené, že tuky špecificky aktivujú tukové receptory a spúšťajú tak signálnu kaskádu v chuťových pohárikoch (Besnard, et al., 2016). Zároveň sa zistilo, že odlišnosti v citlivosti na chuť tuku pravdepodobne vedú k určitým stravovacím návykom, ako napríklad zvýšenej konzumácii tučných jedál

v dôsledku väčšej citlivosti na tuky (Keast & Costanzo, 2015). Či možno chuť tuku považovať za šiesty chuťový vnem ostáva otáznou, no jej špecifickosť v príjme a spracovaní nemožno poprieť.

Axóny chuťových receptorov vedú informácie tromi cestami prostredníctvom siedmeho, deviateho a desiateho hlavového nervu (*nervus facialis*, *nervus glossopharyngeus*, *nervus vagus*). VII. hlavový nerv vedie informácie z prednej časti jazyka, ostatné dva nervy vedú informácie z jeho zadnej časti, krku a podnebia.

Z hlavových nervov informácia o chuti putuje do thalamu a následne do primárnej chuťovej kôry mozgu v temennom laloku a prednej insulárnej kôre (Brodmannova oblasť 43, vid' obrázok 1), kde je vyhodnotená spoločne s informáciami z čuchových receptorov. Informácie z chuťových pohárikov dostáva aj retikulárna formácia, odkiaľ ďalej putujú do hypotalamu a amygdaly. Tieto štruktúry sa potom podieľajú na slinení či prípadnom vyvolaní dávivého reflexu (Frank & Hettinger, 1992).

Čuchové vnemy nie sú z pamäti ľahko dostupné ak nie je prítomný chuťový podnet, čo čiastočne vysvetľuje tzv. podmienená chuťová averzia. Jedná sa o špecifický reflex chrániaci telo pred jedmi (Zach, et al., 2018).

## 1.5 Hmat

Za príjem hmatových vnemov sú zodpovedné nervové zakončenia, teda receptorové bunky rôznych tvarov a funkcií, ktoré odpovedajú na podnety z vonkajšieho prostredia. Nachádzame ich po celom tele, no najmä v koži. Jednotlivé typy receptorových buniek a ich konkrétne funkcie sú zhrnuté v tabuľke 1.

Mechanoreceptory sú lokalizované v rôznych vrstvách kože a detekujú široké spektrum stimulov od jemných dotykov, cez vibrácie, ohyb vlasov, vnímanie teploty až po bolesť. Táto rozmanitosť stimulov viedla k vytvoreniu množstva rozmanitých receptorov, ktoré špecifickými spôsobmi transformujú a odovzdávajú tieto stimuly vyšším mozgovým štruktúram. Vo všeobecnosti tieto mechanoreceptory fungujú vďaka prítomnosti iónových kanálov, ktoré veľmi rýchlo transformujú mechanické podnety na elektrické signály a depolarizujú recepčné pole. Táto lokálna depolarizácia, nazývaná aj receptorový potenciál, generuje akčné potenciály, ktoré sa šíria až do CNS. Povaha neurotransmiterov, ktoré sprostredkovávajú túto mechanostransdukciu je stále predmetom výskumu, no zistilo sa

napríklad, že u Merkelových buniek a Vater-Paciniho teliesok je neurotransmitterov viac, hlavnú úlohu má ale glutamát (Roudaut, et al., 2012; Maksimovic, et al., 2013).

Informácie zachytené receptormi na perifériách následne putujú do akýchsi samostatných nervových ganglií, ktoré sú umiestnené na úrovni jednotlivých stavcov a vstupujú do chrbtovej miechy proximálnymi koncami cez zadný roh. Tu vytvárajú dve hlavné vzostupné dráhy – zadný lemniskálny systém (*truncus spino-bulbo-thalamo-corticalis*) a anterolaterálny systém. Zadný lemniskálny systém nesie informácie o dotykových vnemoch a pohyboch končatín. Tento systém je rýchlejší, keďže vzostupuje priamo do kortexu, a to prostredníctvom len niekoľkých synapsí. Informácie predáva do Brodmannových oblastí 1, 2, 3 a časť aj do oblasti číslo 40 (vid' obrázok 1), ktoré sa označujú ako somato-senzorická kôra. Na druhú stranu anterolaterálny systém, ktorý vedie informácie o teplote, bolesti a v menšej miere aj o dotyku, je pomalší, pretože zahŕňa množstvo synapsí medzi perifériou a kortexom. Prebieha miechou v jej bočných a predných rohoch. Tieto cesty sú od seba oddelené, no zbiehajú sa v thalame. Aj tu však istá separácia ostáva zachovaná.

Hlavným miestom pre príjem somato-senzorických informácií v mozgovej kôre je postcentrálny závit a centrálna brázda. Pozostáva zo štyroch funkčných oblastí, tzv. Brodmannových oblastí 1, 2 a 3. Na spracovaní hmatových vnemov sa ďalej podieľa aj horná časť bočnej brázdy, či Brodmannove oblasti 5 a 7 (vid' obrázok 1).

O vybavovaní hmatových vnemov z pamäti sa toho, žiaľ, mnoho nevie. Pri tomto procese však pravdepodobne dochádza k aktivácii najmä ľavej hemisféry – spánkových, temenných a prefrontálnych oblastí mozgu (Olivetti Belardinelli, et al., 2004).

Typ nervového zakončenia	Lokalizácia	Funkcia
Meissnerove telieska	papily zamše ( <i>dermis</i> ), najmä na prstoch a perách	detekcia jemných dotykov a slabých vibrácií
Ruffiniho telieska	zamša a podkožné väzivo prstov	detekcia tepla, dotyku a tlaku
Merkelove disky	<i>stratum basale</i> pokožky	detekcia dotykov, tlaku a textúry predmetov
Vater-Paciniho telieska	podkožné väzivo v okolí kĺbov, prsných žliaz a vonkajších genitálií	detekcia tlaku a jemných vibrácií
Krauseho telieska	zamša, podkožné väzivo, sliznica pier a očných viečok, vonkajšie genitálie	reakcia na dotyky a chlad
Golgiho šľachové receptory	v blízkosti spojov šliach a svalov	propriorepcia
Receptory chladu	<i>stratum basale</i> pokožky	reakcia na teploty v rozmedzí 10 až 40°C
Receptory tepla	zamša	reakcia na teploty v rozmedzí 32 až 48°C
Pletence korienkov vlasov	voľné nervové zakončenia okolo vlasových folikulov	reakcia na pohyby kože, ktoré rozhýbu vlasy

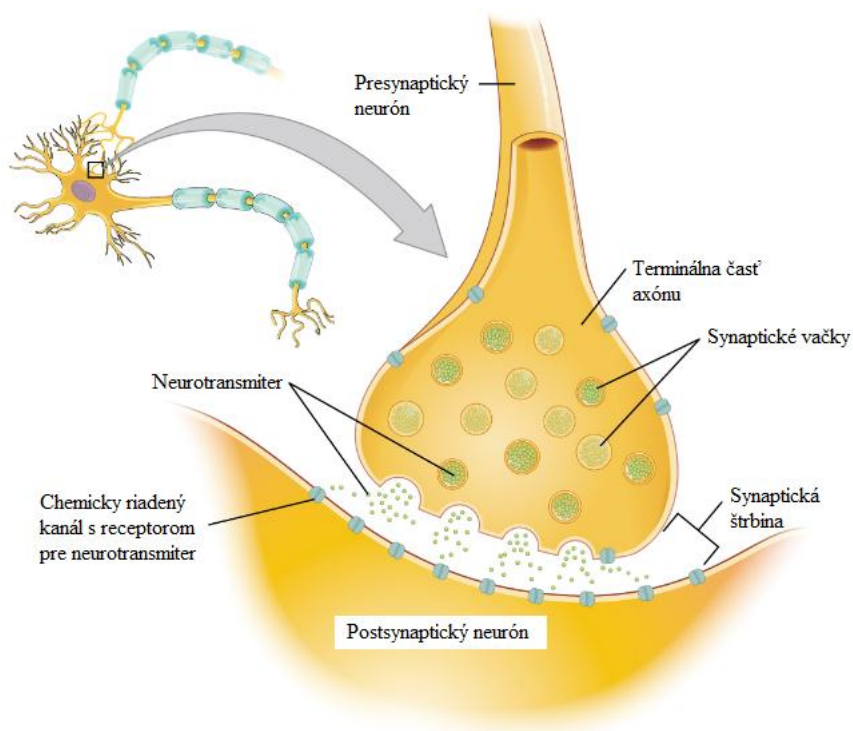
Tabuľka 1: Typy a charakteristiky receptorových buniek hmatu (Hendry, et al., 2012)

## 2. Pamäť

Jedným zo základných mechanizmov, ktorými prispôsobujeme naše chovanie konkrétnym vonkajším podmienkam je pamäť (Sherwood, 2015). Ide o schopnosť prijať, zakódovať, uchovať a následne si vybaviť informácie či predošlé skúsenosti. Pamäť patrí k základným kognitívnym schopnostiam človeka.

### 2.1 Všeobecné princípy nervového prenosu

Informácie v mozgu sú zaznamenávané a uchovávané v sieti neurónov. Každý neurón môže komunikovať s niekoľko tisícami susedných neurónov formou synapsí. Na nich sú informácie predávané prostredníctvom rôznych neurotransmiterov detekovaných príslušnými typmi receptorov (viď obrázok 4). Vzájomné prepojenie neurónov do nervových sietí však nie je stále, v priebehu života podlieha rôznym zmenám, ako napríklad vytváranie nových synaptických spojení, zosilňovanie/zoslabovanie existujúcich synapsí, či zvyšovanie/znižovanie množstva neurotransmiterov (Caire & Varcallo, 2018).



Obrázok 4: Synapsia – spojenie neurónu a cieľovej bunky (nie výhradne neurónu). Molekuly neurotransmiteru difundujú cez synaptickú štrbinu a viažu sa na receptor. Odstraňované sú buď enzymatickou degradáciou alebo neurónovým či gliovým vychytávaním (upravené podľa OpenStax College).

Samotná pamäť je založená na dvoch princípoch, a to na aktivite (zapaľovaní neurónov) a plasticite neurónov (tvorba nových axónov, dendritov, synapsií, zosilňovanie/zoslabovanie synapsií, zvýšenie počtu receptorov a množstva neurotransmitterov). Neuronálna plasticita je základný mechanizmus, ktorým sa mozog prispôsobuje alebo reaguje na podnety. Konkrétne s plasticitou synapsií súvisia dva fenomény, ktorými si dnes vysvetľujeme tvorbu pamäťových stôp. Ide o tzv. dlhodobú potenciáciu (long-term potentiation, LTP) a dlhodobú depresiu (long-term depression, LDP). LTP znamená dlhodobé a trvalé posilňovanie synapsií (opakovaním určitej činnosti), čo vedie k dlhotrvajúcemu zosilneniu prenosu signálu medzi neurónmi. Opakom LTP je LDP, ktorej výsledkom je dlhotrvajúce oslabenie signálu na synapsiách. Obe z týchto dejov prebiehajú na rôznych miestach v mozgu, no doterajšie zistenia ukazujú, že kľúčovú úlohu v ukladaní informácií do dlhodobej pamäti má hipokampus (Clugnet & LeDoux, 1990). LTP i LDP sú sprostredkované mechanizmami, ktorých spúšťačmi sú vtok iónov  $Ca^{2+}$  aktiváciou N-metyl-d-aspartátových receptorov (NMDAr). Tieto ionotropné glutamátové receptory hrajú v mozgu okrem iného, kľúčovú rolu v procesoch učenia a pamäte. Nízka hladina vnútrobunkového  $Ca^{2+}$  vedie k aktivácii fosfatáz, ktoré synapsiu oslabia, naopak vysoká hladina  $Ca^{2+}$  aktivuje kinázy, ktoré ju zosilnia.

Rozlišujeme dva typy synaptických spojení – pevné a pružné. Pevné synaptické spojenia po ich vytvorení v období mozgového vývinu ostávajú relatívne stabilné, zatiaľ čo pružné spojenia fungujú najmä v tých oblastiach mozgu, kde počas života dochádza k neustálej prestavbe ako dôsledok adaptácie organizmu. Vďaka prítomnosti oboch typov spojení si dokáže mozog zachovať svoje charakteristické funkcie a zároveň sa neustále optimalizovať a prispôbovať na zmeny v priebehu života jedinca (Gulpinar & Yegen, 2004).

Posilňovanie konkrétnych synapsií vedie k vytvoreniu nervových sietí špecifických pre konkrétnu informáciu. Zároveň sa predpokladá, že niektoré mechanizmy využívané pre spracovávanie informácií sa taktiež podieľajú na reaktivácii nervových sietí behom procesu ich vybavovania.

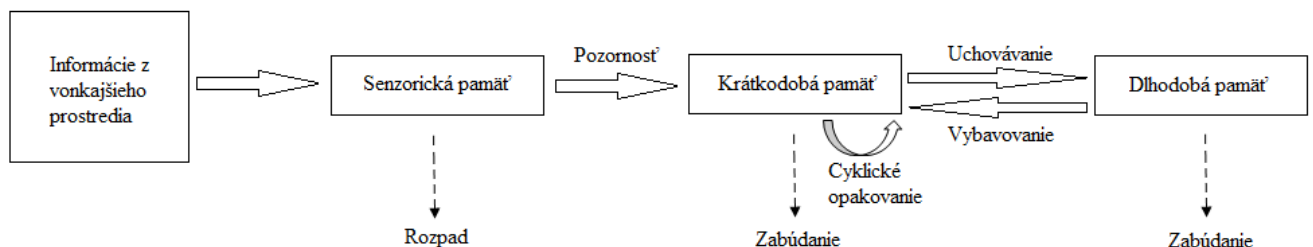
Medzi tie časti mozgu, v ktorých prebiehajú pamäťové procesy s dlhotrvajúcimi zmenami synaptických výkonov patria už spomínaný hipokampus, ďalej amygdala, septum (stredová časť koncového mozgu patriaca k limbickému systému) a neokortex (Gulpinar & Yegen, 2004).

V roku 1968 navrhli Atkinson a Shiffrin tzv. teóriu pamäťových skladov (Multi – store model of memory), podľa ktorej v pamäti rozlišujeme tri komponenty (sklady). Prvým je senzoričný, kde do pamäti vstupujú informácie zo zmyslových orgánov, druhým je krátkodobá pamäť, ktorá prijíma a udržiava informácie ako zo senzorickej tak i z dlhodobej pamäti a tretím je dlhodobá pamäť, ktorá ukladá informácie natrvalo (Atkinson & Shiffrin, 1968).

Alternatívou k tomuto modelu je tzv. model úrovne spracovania informácií (Levels of processing model) podľa Craika a Lockharta, ktorý na rozdiel od predošlého nerozlišuje medzi krátkodobou a dlhodobou pamäťou, ale zameriava sa na hĺbku spracovania, teda čím hlbšie sa informácia spracováva, tým dlhšie bude zachovaná pamäťová stopa (Craik & Lockhart, 1972).

## 2.2 Teória pamäťových skladov

Pamäť podľa Atkinsona a Shiffrina je tvorená radom pamäťových skladov. Vzťahy medzi nimi znázorňuje obrázok 5:



Obrázok 5: Grafické znázornenie vzťahov medzi pamäťovými skladmi (upravené podľa Atkinson & Shiffrin, 1968)

Informácie z vonkajšieho prostredia sa dostávajú do pamäti procesom, ktorý nazývame kódovanie. Prostredníctvom zmyslových orgánov podnet najskôr spracuje senzoričná pamäť, ktorá napriek veľkej kapacite uchová informácie len krátku dobu. Podľa toho, akým zmyslovým orgánom podnet prijmemo ju rozlišujeme na vizuálnu, sluchovú a hmatovú. Keďže týmito zmyslami vnímame informácie neustále, musia byť filtrované a preto sú do krátkodobej pamäti presunuté len tie, ktoré získajú našu pozornosť.

Krátkodobú pamäť (tiež zvaná aj operačná či pracovná) označujeme za akýsi „pracovný stôl“ vedomia. Udržiava totiž menšie množstvo informácií zároveň, v aktívnom stave a dostupné po krátku dobu. Jej kapacita sa odhaduje na  $7 \pm 2$  jednotky (Miller, 1956), čo je často označované ako Millerovo pravidlo, alebo podľa neskoršej štúdie (Cowan, 2000)

$4 \pm 1$  jednotky. Tieto jednotky však nemajú presnú mieru, jedná sa skôr o rétorickú pomôcku než reálny limit kapacity.

Pri procesoch krátkodobej pamäti je aktívna predovšetkým oblasť čelového a temenného laloku. Pracuje na princípe „zážihu“ neurónov na základe informácií zo zmyslov a následnom vyplavení neurotransmitterov. S odstránením neurotransmitterov však pamäťová stopa mizne.

Ak je informácia dostatočne v krátkodobej pamäti vyhodnotená ako dôležitá (je spojená s emóciou, s pozornosťou, s inými už uloženými informáciami), putuje do dlhodobej pamäti, kde je uchovaná a v prípade potreby si ju môžeme vybaviť. Pri ukladaní informácie do dlhodobej pamäti, tzv. proces konsolidácie, sú zapojené najmä spánkový lalok, limbický systém, ale aj v ďalšie oblasti mozgu. Rozlišujeme dva základné typy dlhodobej pamäti, a to implicitnú (procedurálnu) a explicitnú (deklaratívnu) (Atkinson & Shiffrin, 1968). Do implicitnej pamäti spadajú činnosti, ktoré po dostatočnom opakovaní a cviku už vykonávame viac-menej podvedome, ako napríklad viazanie šnúrok na topánkach, či hra na hudobnom nástroji. Táto pamäť je uložená v mozočku, motorickej kôre a v bazálnych gangliách a nie je závislá na hipokampe, teda pri poškodení hipokampu, spravidla nestratíme schopnosť pohybových činností (Schacter, et al., 1993). Na druhú stranu do explicitnej pamäti sú zakódované spomienky, ktoré si vedome zapamätávame a vybavujeme. Najčastejšie ide o naučené fakty a udalosti (Eichenbaum, 1997). Explicitnú pamäť ďalej rozlišujeme na epizodickú a sémantickú. Epizodická zahŕňa zážitky a udalosti z nášho života – autobiografické i emocionálne, pričom súčasťou takejto spomienky nie je len samotný fakt alebo udalosť, ale aj celý kontext, ktorý ju obklopuje. Na druhú stranu sémantická pamäť ukladá fakty, koncepty, významy a vedomosti o svete, ktoré nadobúdame nezávisle na našich osobných skúsenostiach, ako napríklad znalosť hlavných miest štátov, druhov jedál a podobne. Explicitná pamäť je závislá na hipokampe a uložená v spánkovom laloku (Tulving, 1972).

## **2.3 Model úrovne spracovávania informácií**

Model úrovne spracovávania informácií pamäť neštrukturalizuje, ale zameriava sa na procesy, ktoré sa na nej podieľajú. Pamäť je tak vnímaná ako výsledok spracovávania informácií alebo jeho vedľajší produkt. Tento model nerozlišuje krátkodobú a dlhodobú pamäť ale hlboké a plytké spracovávanie informácií ( Craik & Lockhart, 1972).



Plytké spracovávanie, založené najmä na fonematických (kódovanie toho, čo počujeme) a štruktúrnych prvkoch (kódovanie fyzických kvalít), vedie k tvorbe krehkých pamäťových stôp, ktoré rýchlo zaniknú. Naopak hĺbkové spracovávanie, založené prevažne na sémantických procesoch (kódovanie významu slova, ktoré dávame do vzťahu s podobnými slovami s podobným významom), má za následok vznik trvácnejších pamäťových stôp (Craik & Lockhart, 1972).

### **3. Vybaviteľnosť zmyslových vnemov**

Pod pojmom vybaviteľnosť (anglicky *retrieval, recall*) rozumieme vedomé a dobrovoľné vyvolanie či predstavenie si už vytvorenej sluchovej, chuťovej, vizuálnej či hmatovej spomienky z pamäti. Jedná sa vlastne o mentálne zobrazenie objektu, javu alebo udalosti (Zach, et al., 2018). Mentálne zobrazovanie hrá dôležitú úlohu v mnohých kognitívnych procesoch. Má význam či už v nadobúdaní zručností (MacInnis & Price, 1987) alebo v kreatívnych procesoch (LeBoutillier & Marks, 2003). Štúdie, ktoré sa zaoberajú vybaviteľnosťou zmyslových vnemov už priniesli informácie o všetkých našich zmysloch. V nasledujúcich podkapitolách preto uvediem metodiku, i najdôležitejšie zistenia, ku ktorým dospeli.

#### **3.2 Metodické postupy skúmania vybaviteľnosti zmyslových vnemov**

Štúdie, ktoré porovnávajú ako si dokážeme vybaviť jednotlivé zmyslové vnemy najčastejšie využívajú subjektívne, introspektívne informácie od ľudí, ktorí sú jej dobrovoľnými účastníkmi. Účastníci experimentu majú zväčša za úlohu predstaviť si a zhodnotiť danú zmyslovú skúsenosť buď vlastnými slovami alebo za použitia stupnice, ktorá im je poskytnutá (Schifferstein, 2008).

Medzi prvých vedcov, ktorí sa venovali mentálnemu zobrazovaniu patril George Herbert Betts (Betts, 1909). Ten na svojich študentoch pomocou rozsiahleho dotazníka obsahujúceho 150 položiek skúmal schopnosť vybaviť si obrazy rôzneho typu, stupeň jasnosti či ostrosti takto vybavenej predstavy, následne koreláciu rôznych typov obrazov medzi sebou a nakoniec porovnával schopnosť dobrovoľného mentálneho zobrazenia medzi dvomi skupinami študentov – mladšími a staršími. Rozlišoval pri tom sedem zmyslových vnemov: zrakové, sluchové, kinestetické (vykonávanie činnosti), kožné (cítenie alebo dotýkanie sa predmetov), chuťové, čuchové a organické (cítenie telesných vzruchov).

Bettsov dotazník skrátil vo svojej práci Peter Winston Sheenan, ktorý použil len päť položiek pre daný zmysel a skúmal tak všeobecnú schopnosť vybaviť si konkrétny zmyslový vnem (Sheenan, 1967).

Ďalší spôsob navrhli Leibowitz a kolektív, ktorí ukázali účastníkom objekt alebo udalosť na kartičke, inštruovali ich aby si ho predstavili a sami napísali ich hlavný, druhý a tretí najdôležitejší zmyslový vnem, ktorý zapojili (Leibovitz, et al., 1972).

Z novších štúdií je zaujímavý postup Belardinelliovej a kolektívu, ktorí inštruovali účastníkov experimentu aby klasifikovali krátke vety na základe najvýraznejšie zapojeného zmyslu a na sedem bodovej stupnici ohodnotili intenzitu obrazu, ktorý im daná veta evokovala. Následne použili aj funkčnú magnetickú rezonanciu (fMRI – functional Magnetic Resonance Imaging), ktorá sleduje odpoveď mozgu na vonkajší alebo vnútorný podnet, čím zisťovali, ktoré časti mozgu sú pri vybavovaní si daných objektov najviac zapojené (Olivetti Belardinelli, et al., 2004).

V Schiffersteinovej štúdii boli účastníci experimentu inštruovaní aby si predstavili objekt alebo udalosť a v krátkosti popísali, čo im napadlo. Následne mali pre každý z piatich zmyslov ohodnotiť do akej miery sú schopný si daným zmyslom vybaviť objekt, ako výrazne si ho vybavili, ako náročné to bolo a ako silný majú pocit, že si objekt daným vnemom naozaj vybavili. To všetko bolo hodnotené na sedem bodovej stupnici (Schifferstein, 2008).

Medzi najnovšie štúdie zaoberajúce sa našou schopnosťou vybaviť si zmyslové vnemy patrí práca Petra Zacha a kolektívu, ktorí skúmali sluchovú, čuchovú a zrakovú pamäť tak, že trom skupinám študentov (prvá skupina – vek 18 až 21 rokov, druhá skupina – vek 12 až 16 rokov, tretia skupina – 18 až 19 rokov) inštruovali predstaviť si ten istý objekt najskôr čuchovo, potom chuťovo a nakoniec vizuálne po dobu aspoň piatich minút. Študenti následne hodnotili na trojbodovej stupnici náročnosť úlohy pre každý zmysel zvlášť (Zach, et al., 2018).

### **3.3 Súčasné poznatky z výskumu vybaviteľnosti zmyslových vnemov**

Výsledky prvotných štúdií nepriniesli významné zistenia. Betts svojim výskumom zistil, že ostrosť mentálneho zobrazenia predložených objektov je medzi jednotlivými zmyslami veľmi porovnateľná (Betts, 1909). Nasledujúce štúdie však naznačili, že najjednoduchšie vybaviteľný zmyslový vnem je zrakový a naopak najväčší problém máme s mentálnym zobrazením čuchových a chuťových vnemov. K týmto zisteniam došla väčšina

výskumov od 70. rokov minulého storočia, ktoré sledovali najmä západnú populáciu (Schifferstein, 2008).

Nové rozmery do výskumu mentálneho zobrazovania priniesli neinvazívne techniky mapujúce kognitívne funkcie mozgu, a to najmä spomínané fMRI (functional Magnetic Resonance Imaging – sleduje odpoveď mozgu na vonkajší alebo vnútorný podnet) a taktiež PET (Positron Emission Tomography – sleduje rozloženie rádiofarmaka v tele pacienta za účelom skúmania metabolickej aktivity daného orgánu) (Olivetti Belardinelli, et al., 2004; Vallabhajosula, et al., 2011). Výskum Bellardinelliovej a kolektívu ukázal, že na všetkých skúmaných zmysloch, ktoré mali účastníci v štúdiu použiť sa podieľa ľavá stredná a spodná spánková časť, zatiaľ čo temenné a prefrontálne oblasti vykazujú naprieč jednotlivými vnemami viac heterogénne zapojenie (Olivetti Belardinelli, et al., 2004).

V súčasnosti sa vďaka vyššie uvedeným technikám zistilo, že spätné vybavenie si zmyslových informácií reaktivuje tie oblasti mozgu, ktoré boli zapojené pri procese kódovania do pamäti (Nyberg, et al., 2000).

Platí to najmä pri mentálnom zobrazovaní vizuálnych vnemov, ktorým sa venuje aj najväčšie množstvo štúdií. Dokonca už dnes vieme, že pri vybavovaní si vizuálnych vnemov sa aktivujú sekundárne vizuálne oblasti mozgu – ľavá ventrálna fusiformná oblasť (spájaná s informáciami o vlastnostiach objektu: farba, tvar či textúra; Brodmannova oblasť 37, vid' obrázok 1) a niekoľko bilaterálnych dorzálnych oblastí v blízkosti precunea (spájame ich informáciami o priestorových vlastnostiach pozorovaného objektu) (Corbetta, et al., 1991; Miller, et al., 1991). Výskum Wheelera a kolektívu preukázal, že aktivácia zrakovkej kôry vo fusiformnom závite (*gyrus fusiformis*) prebieha striktne na ľavej strane, zatiaľ čo dorzálne okcipito-parietálne aktivácie prebiehali bilaterálne (Wheeler, et al., 2000). Dokazujú to aj štúdie na pacientoch s poškodenými zadnými ľavými hemisférami, ktorí mali následne problémy s vytvorením si obrazu a so zapamätaním si vizuálnych vnemov (Grossi, et al., 1989). To vedie k názoru, že oblasti zrakovkej kôry ľavej hemisféry zodpovedajú za vybaviteľnosť aspoň niektorých typov vizuálnych spomienok z dlhodobej pamäti (Wheeler, et al., 2000).

Proces vybavenia si zvukových vnemov, je objasnený menej ale informácie zo zvukovej pamäte, rovnako ako zo zrakovej sú pre človeka ľahko dostupné. Z doterajších zistení vyplýva, že na procese selektívneho mentálneho zobrazovania zvukových spomienok sa výrazne podieľa ventrolateral-prefrontálna mozgová kôra (Brodmannove oblasti číslo 44,

45 a 47 – vid' obrázok 1). Bolo to preukázané na experimente, v ktorom si jeho účastníci vybavovali konkrétne melódie a lokality. Zároveň bola zistená aj interakcia s kortikálnymi oblasťami spracovávajúcimi zvukové a priestorové informácie (Kostopoulos & Petrides, 2016). Schopnosť vybaviť si zvukové vnemy je však medzi jedincami značne variabilná. Veľmi dobrú ju typicky majú speváci a hudobníci (Zach, et al., 2018).

Na našej schopnosti vybaviť si čuchové vnemy sa vo veľkej miere podieľajú emócie, ktoré si s danou vôňou spájame (Saive, et al., 2014). Ako sa však zdá, proces vedomého vyvolania si konkrétnej vône či zápachu a taktiež aj chuťovej spomienky je pre človeka veľmi náročný, ba priam až nemožný a samovoľne dochádza k tomu najčastejšie v dôsledku patologického stavu. Dostať sa k čuchovej či chuťovej spomienke je tak značne závislé na vonkajšej stimulácii daného zmyslového orgánu (Zach, et al., 2018). Tieto zmysly fungujú skôr opačným spôsobom, teda napríklad pri stimulácii čuchových receptorov sa nám vybaví konkrétna vizuálna spomienka, pričom sa aktivuje čuchová kôra a následne aj predná časť hipokampu (Gottfried, et al., 2004).

Podobne je to aj s pamäťou hmatových vnemov. Až na výnimky týkajúce sa patologických stavov máme veľmi obmedzený prístup k spomienkam na fyzickú bolesť, teplo, zimu, dotyky či vibrácie (Zach, et al., 2018).

## 4. Ochorenia zmyslovej sústavy

Ochorenia zmyslových orgánov môžu do menšej i väčšej miery zneprijemniť život človeka. Nižšie preto uvádzam stručný prehľad ochorení zmyslov, ktoré majú priamy vzťah k CNS a pamäti – teda najmä tých, ktoré súvisia s neschopnosťou vytvoriť pamäťovú stopu danej zmyslovej spomienky alebo naopak s jej nadmernou aktiváciou, prípadne s úplným pozmenením zmyslového vnemu. Jedná sa o poruchy zmyslov, ktoré nie sú spôsobené poškodením vlastného zmyslového orgánu (napríklad poruchy optického aparátu oka), ale majú pôvod v prenose signálu alebo jeho spracovania v CNS.

### 4.1 Ochorenia zraku

#### 4.1.1. Palinopsia

Palinopsia je pretrvávajúce alebo opakované vizuálne obrazy po tom, čo stimuly, ktoré ho vyvolávajú už boli odstránené (Gersztenkorn & Lee, 2015). Rozoznávame tu dva hlavné typy – halucinačnú a iluzórnu. Halucinačná palinopsia je výsledkom dysfunkcie vizuálnej pamäti a dochádza pri nej k halucináciám obrazov, ktoré pacient už pred tým videl. Zároveň, je často spájaná s psychickým ochorením, napríklad schizofréniou. Iluzórna palinopsia vzniká pri poruche vizuálnej percepcie a na rozdiel od halucinácií má spravidla nejaký reálny podklad. Pacient tak vníma pozorovaný objekt – jeho tvar, farbu či veľkosť skreslene (Meadows & Munro, 1977).

#### 4.1.2. Poruchy čítania

Medzi najčastejšie poruchy čítania patria dyslexia, hyperlexia a alexia. Dyslexia je porucha učenia sa čítať, ktorá má pôvod v mozgu. Môže byť vrodená alebo získaná poškodením kompetentnej časti mozgu. Táto porucha však nevzniká ako dôsledok nedostatočnej úrovne vzdelania, nízkej inteligencie alebo zlého sociokultúrneho zázemia (Smečková, 2009). Prejavuje sa najmä v pomalom čítaní a neschopnosti správne dešifrovať slová, čo ovplyvňuje výslovnosť a celkové porozumenie textu (Siegel, 2006). Jedná sa o najčastejší typ poruchy školských zručností. Menej prebádanou poruchou čítania je hyperlexia, charakterizovaná deficitom čítania s porozumením. Jedinci trpiaci touto poruchou sú ale schopní veľmi dobre identifikovať slová i vety, deti často už vo veľmi mladom veku (Vitásková, 2010; Healy, 1982). Získanou poruchou čítania je alexia, ktorá

vzniká v dôsledku poškodenia mozgu počas života človeka, ktorý pred tým nemal s čítaním problémy (Larsen, et al., 2004).

Podľa doterajších výskumov majú poruchy čítania súvis s kvalitou krátkodobej pamäti (Gathercole, et al., 2006). Oplyvnená je najmä verbálna pamäť, zatiaľ čo vizuálna sa javí byť v poriadku (Fletcher, 1985). Podľa štúdie Kramera a kolektívu, mali deti i dospelí s poruchou čítania zhoršené schopnosti v úlohách na verbálne učenie – mali problém vybaviť si určitý príbeh či naučiť sa naspamäť zoznam slov (Kramer, et al., 2000).

#### 4.1.3. Syndróm scotopickej senzitivity

Syndróm scotopickej senzitivity (tiež aj Meares-Irlenov syndróm alebo jednoducho Irlenov syndróm) je neschopnosť mozgu spracovať vizuálne vnemy. Nie je to optická porucha, patofyziológia tohto ochorenia je spájaná so zmenami v zrakovej kôre a magnocelulárnom systéme thalamu (Chouinard, et al., 2012). Prejavuje sa u rôznych pacientov rôznorodo – od skreslenia pozorovanej reality až k fyzickým symptómom ako je bolesť hlavy, napätie, nevoľnosť, poruchy pozornosti, a podobne. Pacienti tak často majú problém s čítaním alebo prijímaním vizuálnych informácií počas pohybu (Miyasaka, et al., 2019).

#### 4.1.4. Prosopagnózia

Prosopagnózia sa prejavuje v neschopnosti rozpoznať tvár v súvislosti s menom daného človeka, či už niekoho, koho dobre pozná alebo neznámeho človeka (tzv. tvárová slepota – *face blindness*) (Corrow, et al., 2016). Môže byť vrodená alebo získaná v dôsledku tumoru, traumy, mŕtvice, encefalitídy alebo poškodenia spánkového laloku. Vrodená prosopagnózia je preskúmaná menej, no má pravdepodobne genetický základ.

## 4.2 Ochorenia sluchu

### 4.2.1 Porucha sluchového spracovania

Porucha sluchového spracovania je súhrnné označenie pre poruchy, pri ktorých majú pacienti zdravé uši, avšak ich mozog nedokáže správne spracovať sluchové informácie. Tieto poruchy majú pravdepodobne pôvod v CNS a prejavujú sa obzvlášť v hlučnom prostredí zhoršenou schopnosťou interpretovať zvuky, najmä hovorenú reč. Postihujú ako

deti, tak aj dospelých a ukazuje sa, že majú mnoho spoločných znakov s tzv. ADHD – hyperkinetickou poruchou (*Attention Deficit Hyperactivity Disorder*) (Musiek, et al., 2010).

#### 4.2.2 Sluchové halucinácie

Sluchové halucinácie (označované aj pojmom parakúzia) sú vnímania zvukov bez prítomnosti vonkajších stimulov. Je to opäť súhrnné označenie pre niekoľko rôznych ochorení, ktoré najčastejšie vznikajú v dôsledku neurologických alebo psychických porúch, ako je napríklad schizofrénia, bipolárna porucha, depresia či obsesívno-kompulzívna porucha (Blom, 2015).

### 4.3 Ochorenia čuchu

#### 4.3.1 Anosmia a hyposmia

Anosmia znamená neschopnosť vnímať čuchové stimuly a to buď úplne alebo len určitý typ odorantu, zatiaľ čo iné pacient vníma úplne v poriadku – tzv. špecifická anosmia (Boesveldt, et al., 2017; Amoore, 1977). Znížená schopnosť detekovať a cítiť vône sa označuje ako hyposmia. Toto ochorenie vzniká najčastejšie počas života v dôsledku zápalu nosovej sliznice alebo blokácii nosových ciest. V prípade, že sa jedinec s touto chorobou už narodí, označuje sa ako kongenitálna anosmia (Vowles, et al., 1997). Zaujímavé sú zistenia, že strata čuchu a teda aj čuchových spomienok, s ktorými má pacient spojené príjemné emócie môže viesť k vzniku depresie (Kohli, et al., 2016).

#### 4.3.2 Dysosmia

Dysosmia je ochorenie, pri ktorom človek vníma čuchové vnemy skreslene (pre predstavu – ruža mu nevoní ako ruža ale ako odpadky) (Doty & Bromley, 2007). Radíme sem dva typy ochorení – parosmiu (nazývaná aj troposmia) a fantosmiu (čuchové halucinácie). Parosmiu charakterizujeme ako neschopnosť mozgu správne identifikovať zápach odorantu. Vzniká najčastejšie v dôsledku vírusových infekcií horných dýchacích ciest alebo poškodení mozgu (Hummel, et al., 2011). Fantosmia je stav, kedy človek cíti vôňu alebo zápach, ktorá v skutočnosti v jeho okolí nie je prítomná. V prípade nepríjemného zápachu hovoríme o tzv. kakosmii, vtedy pacient najčastejšie cíti spáleninu, niečo pokazené alebo hnijúce. Toto ochorenie má buď periférny alebo centrálny pôvod, prípadne je dôsledkom ich kombinácie (Leopold, 2002). Periférny pôvod spočíva v neurónoch, ktoré



posielajú mozgu abnormálne signály alebo v nesprávnom spracovaní čuchových vnemov. Centrálny pôvod znamená hyperfunkciu mozgových buniek, ktoré generujú tento čuchový vnem.

#### 4.3.3 Hyperosmia

Hyperosmia je veľmi vzácny stav, kedy má človek zvýšenú čuchovú citlivosť (Menashe, et al., 2007). Vznik tohto ochorenia je však spájaný najmä s pôsobením toxických látok alebo ako dôsledok migrén (Hummel, et al., 2011).

## 4.4 Ochorenia chute

Väčšina chuťových dysfunkcií (aj nižšie uvedených) je spôsobená skôr poškodením čuchového než chuťového aparátu. Ak tomu tak ale nie je, poruchy vnímania chuti môžu mať pôvod v mechanickom poškodení chuťových orgánov, lokálnej anestézie, chirurgických zákrokoch, infekciách mäkkých tkanív ústnej dutiny ale aj zubov alebo slinných dysfunkciách. Ochorenia chute môžu byť často zapríčinené aj systémovými chorobami, ako napríklad cukrovkou, pernicióznou anémiou alebo Crohnovou chorobou (Maheswaran, et al., 2014).

#### 4.4.1 Ageúzia a hypogeúzia

Ageúzia – úplná strata schopnosti cítiť chuť je ochorenie veľmi vzácne. Je tomu tak vďaka veľmi dobrej (priam prebytočnej) chuťovej inervácii jazyka. Zníženú citlivosť k chuťovým vnemom označujeme názvom hypogeúzia (Welge-Lussen, et al., 2011).

#### 4.4.2 Dysgeúzia

Dysgeúzia (zvaná aj parageúzia) je ochorenie, ktoré spôsobuje skreslené vnímanie chutí. Pacienti tak cítia horkú, kovovú, slanú alebo jednoducho nepríjemnú chuť. Je omnoho častejšia než ageúzia a v mnohých prípadoch vzniká ako dôsledok chemoterapeutickej liečby (Hovan, et al., 2010). Zaujímavosťou je, že sladká dysgeúzia môže byť príznakom rakoviny pľúc (Nakazato, et al., 2006).

#### 4.4.3 Fantogeúzia

Fantogeúzia je ochorenie, pri ktorom pacient cíti v ústach chuť (najčastejšie horkú) bez vonkajšieho stimulu. Jedným z možných vysvetlení tejto poruchy je zvýšená expresia

génov pre T2R chuťové receptory (Hirai, et al., 2012). Chuťové halucinácie sa často vyskytujú u pacientov trpiacich schizofréniou a epilepsiou (Hummel, et al., 2011).

## **4.5 Ochorenia hmatu**

### **4.5.1 Astereognózia**

Astereognózia je porucha schopnosti rozpoznávať predmety hmatom, aj keď základná hmatová citlivosť ostáva zachovaná. Pacient tak nedokáže bez pomoci ďalších zmyslov identifikovať predmet, ktorý drží v ruke na základe jeho textúry, priestorových vlastností alebo teploty. Ak je táto neschopnosť obmedzená len na jednu ruku, hovoríme o tzv. taktilnej agnózii (Reed, et al., 1996). Astereognózia nie je poruchou hmatových orgánov ale vzniká v dôsledku poškodenia temenného laloku mozgu, ktorý zodpovedá za integráciu zmyslových informácií (Campora, 1925).

### **4.5.2 Taktilná apraxia**

Taktilná apraxia je neschopnosť vykonávať plánované, účelné pohyby končatinou za účelom preskúmania daného objektu (Valenza, et al., 2001). Vzniká v dôsledku poškodenia zadnej temennej kôry mozgu alebo neurodegeneratívnych chorôb (Dijkerman & deHaan, 2007).

### **4.5.3 Taktilné halucinácie**

Taktilné halucinácie sú prípady, kedy človek cíti fyzický kontakt s určitým objektom bez toho, aby v skutočnosti naozaj nastal. Je to dôsledok zlej integrácie nervových signálov hmatových vnemov v primárnej a sekundárnej somato-senzorickej kôre. Toto ochorenie môže mať rôzne podoby – od pretrvávajúcich pocitov bolesti končatiny, ktorá bola amputovaná (tzv. fantómová bolesť) až po pocity, že po vás neustále lezie hmyz (tzv. formikácia). Takéto halucinácie vznikajú v dôsledku neurologických chorôb ako je schizofrénia, Parkinsonova choroba či Ekbomov syndróm, alebo v dôsledku užívania drog (Berrios, 1982; Gallace & Spence, 2010).

## 5. Ochorenia postihujúce pamäťové schopnosti

### 5.1 Amnézia

Amnézia je ochorenie pamäti, kedy pacient v dôsledku rôznych psychických (stres, šok, úľak, a podobne) alebo fyzických faktorov (bezvedomie, úraz hlavy, a podobne) čiastočne alebo úplne stratí pamäť. Má niekoľko foriem, ktoré sú uvedené v nasledujúcom prehľade.

#### 5.1.1 Retrográdna amnézia

Retrográdna amnézia znamená, že pacient si nie je schopný spomenúť na udalosti, ktoré predchádzali vzniku amnézie, teda na udalosti pred určitou traumatickou skúsenosťou (Squire & Alvarez, 1995). Na druhú stranu však nemá problém si zapamätať a vybaviť udalosti, ktoré sa stali po nej.

#### 5.1.2 Anterográdna amnézia

Tento typ amnézie sa vo väčšine prípadov vyskytuje spoločne s retrográdnou amnéziou a ide o prípady, kedy pacient po traumatickej skúsenosti (zväčša poškodenie mozgu) nie je schopný zapamätať si nové informácie, ktoré by sa mali uložiť do krátkodobej pamäti (Dewar, et al., 2010).

#### 5.1.3 Prechodná globálna amnézia

Prechodná globálna amnézia je podtypom anterográdnej amnézie, teda neschopnosti vytvárať nové spomienky. Na rozdiel od nej je však krátkodobá, obvykle trvá menej než 24 hodín a objavuje sa náhle a nečakane (Lewis, 1998; Spiegel, et al., 2017).

#### 5.1.4 Post-traumatická amnézia

Post-traumatická amnézia vzniká v dôsledku tvrdého úderu do hlavy, často napríklad v dôsledku autonehody. Zvyčajne je krátkodobá, no záleží na vážnosti zranenia (Wilson, et al., 1993). Post-traumatická amnézia zároveň indikuje otras mozgu.

#### 5.1.5 Hysterická amnézia

Hysterická amnézia je vzácny prípad amnézie, kedy človek náhle stratí spomienky o svojej osobe – zážitky z minulosti alebo osobné informácie. Väčšinou tento prípad nastáva po zraneniach hlavy alebo nepríjemných psychických zážitkoch (Leong, et al., 2006).

### 5.1.6 Infantilná amnézia

Pojem infantilná amnézia sa vzťahuje na fakt, že človek si nepamätá udalosti z raného detstva. Je to pravdepodobne z dôvodu neschopnosti rozprávať alebo kvôli nedostatočne vyvinutým častiam mozgu (Nadel & Zola-Morgan, 1984).

### 5.1.7 Amnézia po požití alkoholu

Po požití veľkého množstva alkoholu často dochádza k amnézii (označuje sa aj ako *blackout*) trvajúcej niekoľko minút až hodín. Vzniká tým, že alkohol interferuje s kľúčovými receptormi v mozgu, čo má za následok produkciu steroidov, ktoré ovplyvňujú synaptickú plasticitu inhibíciou LTP. Nedochoádza však pri tom k zničeniu nervových buniek, len sa netvorí nové spomienky (Tokuda, et al., 2011).

## 5.2 Korsakovova psychóza

Korsakovova psychóza sa prejavuje retrográdnou a anterográdnou amnéziou v dôsledku poškodenia mamilárnych teliesok thalamu. Vznik tohto ochorenia je často spájaný aj s dlhodobou alkoholovou závislosťou (d'Ydewalle & Van Damme, 2007).

V mnohých prípadoch sa Korsakovova psychóza vyskytuje v kombinácii s Wernickeho encefalopatiou, ktorá vzniká pri nedostatku vitamínu B1. Hovoríme tak o tzv. Wernicke-Korsakovom syndróme (Vodička, 2015).

## 5.3 Alzheimerova choroba

Alzheimerova choroba je jednou z najčastejších neurodegeneratívnych ochorení (Kumar, et al., 2015). Zväčša má pomalý nástup a postupom času sa jej príznaky zhoršujú. Počiatocnými príznakmi sú najmä zhoršené pamäťové schopnosti – zabúdanie nedávnych konverzácií či udalostí, neschopnosť spomenúť si kam človek odložil nejaký predmet, neschopnosť vybaviť si správne slovo, zabúdanie mien objektov a miest, časté opakovanie už položených otázok, a podobne. Všetky tieto príznaky tak vedú k zmenám nálad, podráždeniu a často zmätenosti pacienta (Perry & Hodges, 1999).

Prostredné štádium Alzheimerovej choroby sa prejavuje v narastajúcej zmätenosti človeka a dezorientácii (často si napríklad nedokáže spomenúť na cestu domov). Nastupujú

aj poruchy spánku, problémy s rozprávaním a charakteristické sú aj prejavy paranoje – človek je podozrievavý, obviňuje svoje okolie (Gwyther, 1997). Naďalej pri tom dochádza k zhoršeniu nálady alebo až k depresii.

V posledných štádiách tohto ochorenia je pacient závislý na pomoci od svojho okolia (Förstl & Kurz, 1999). Postupne sa stáva imobilným, má problémy s príjmom potravy a prehĺtaním (čím dochádza k úbytku hmotnosti), nie je schopný vedome zadržať moč a stolicu, postupne prestáva rozprávať a spomienky z jeho krátkodobej i dlhodobej pamäti sa postupne strácajú.

Presná príčina vzniku Alzheimerovej choroby doposiaľ nie je známa. Ide pravdepodobne o kombináciu genetický chfaktorov, environmentálnych faktorov a životného štýlu, pričom šance na jej vznik vekom pribúdajú. Vzhľadom na vek, v ktorom sa objavujú prvé príznaky tohto ochorenia rozlišujeme dve formy – so skorým začiatkom (pred 60. rokom života) a s neskorým začiatkom (po 60. roku života) (Sherrington, et al., 1995).

## Záver

Táto bakalárska práca sa venuje problematike zmyslovej fyziológie a pamäti. Jej úlohou bolo za pomoci vedeckých článkov vypracovať literárnu rešerš, ktorá zhŕňa základné poznatky o neurofyziológii ľudskej zmyslovej sústavy, poznatky o ľudskej pamäti a prehľad ochorení postihujúcich zmysly a pamäť. Zároveň venuje zvláštnu pozornosť schopnosti človeka dobrovoľne si vybaviť zmyslové spomienky uložené v dlhodobej pamäti.

Skúmanie vybaviteľnosti zmyslových vnemov využíva niekoľko metód, z ktorých najvýznamnejšie zistenia priniesli najmä neurozobrazovacie techniky (fMRI, PET). Pri vybavovaní zmyslových predstáv sa spravidla aktivujú podobné dráhy a centrá, ako pri prvotnom prijímaní daného signálu. Bolo dokázané, že najjednoduchšie dostupné sú zrkovité a zvukové spomienky. Menej dostupné sú hmatové vnemy a najhoršie vybaviteľné sú podľa doterajších výskumov čuchové a chuťové vnemy. Spontánne samovoľné vybavenie predovšetkým čuchových a chuťových vnemov je najčastejšie dôsledkom patologického stavu. Ochorenia zmyslovej sústavy a pamäte tak dokážu značne zhoršiť kvalitu života človeka a preto je výskum v tejto oblasti potrebný.

Poznatky nadobudnuté touto literárnou rešeršou je možné použiť ako teoretické východisko pre vypracovanie prípadnej magisterskej diplomovej práce, ktorá bude rozšírená aj o poznatky z vlastného výskumu v tejto oblasti.

## Zoznam použitej literatúry

- Amoore, J., 1977. Specific anosmia and the concept of primary odors. *Chemical Senses and Flavor*, Zväzok 2, pp. 267-281.
- Atkinson, R. & Shiffrin, R., 1968. Human Memory: A Proposed System and its Control Processes. *Psychology of Learning and Motivation*, Zväzok 2, pp. 89-195.
- Berrios, G., 1982. Tactile hallucinations: Conceptual and historical aspects. *Journal of Neurology*, Zväzok 45, pp. 285-293.
- Besnard, P., Passilly-Degrace, P. & Khan, N., 2016. Taste of fat: A sixth taste modality?. *Physiological Reviews*, Zväzok 96, pp. 151-176.
- Betts, G., 1909. The distribution and functions of mental imagery. *New York: Teachers College, Columbia University*.
- Blom, J., 2015. Auditory hallucinations. In: M. Aminoff, F. Boller & D. Swaab, ed. *Handbook of Clinical Neurology*. s.l.:Elsevier, pp. 433-455.
- Boesveldt, S. a iní, 2017. Anosmia - A clinical review. *Chemical Senses*, Zväzok 42, pp. 513-523.
- Buck, B., 2004. Unravelling the sense of smell.
- Caire, M. & Varcallo, M., 2018. Physiology, Synapse. *StatPearls - NCBI Bookshelf*.
- Campora, G., 1925. Astereognosis: Its causes and mechanism. *Brain*, Zväzok 48, pp. 67-71.
- Clugnet, M. & LeDoux, J., 1990. Synaptic plasticity in fear conditioning circuits: induction of LTP in the lateral nucleus of the amygdala by stimulation of the medial geniculate body. *The Journal of Neuroscience*, 10(8), pp. 2818-2824.
- Corbetta, M. a iní, 1991. Selective and divided attention during visual discriminations of shape, color, and speed: functional anatomy by positron emission tomography. *Journal of Neuroscience*, 11(8), pp. 2383-2402.
- Corrow, S., K.A., D. & Barton, J., 2016. Prosopagnosia: Current perspectives. *Eye and Brain*, Zväzok 8, pp. 165-175.

- Cowan, N., 2000. The magical number 4 in short-term memory: A reconsideration of mental storage capacity. *Behavioral and Brain Sciences*, Zväzok 24, pp. 87-185.
- Craik, F. & Lockhart, R., 1972. Levels of Processing: A Framework for Memory research. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, Zväzok 11, pp. 671-684.
- Dewar, M., Della Sala, S., Beschin, N. & Cowan, N., 2010. Profound retroactive interference in anterograde amnesia: What interferes?. *Neuropsychology*, 24(3), pp. 357-367.
- Dijkerman, H. & deHaan, E., 2007. Somatosensory processes subserving perception and action. *Behavioral and Brain Sciences*, Zväzok 30, pp. 187-239.
- Doty, L. & Bromley, S., 2007. Cranial nerve I: Olfactory nerve. In: C. G. Goetz, ed. *Textbook of Clinical Neurology*. s.l.:Elsevier, pp. 99-112.
- d'Ydewalle, G. & Van Damme, I., 2007. Memory and the Korsakoff syndrome: Not remembering what is remembered. *Neuropsychologia*, Zväzok 45, pp. 905-920.
- Eichenbaum, H., 1997. Declarative memory: Insights from cognitive neurobiology. *Annual Review of Psychology*, Zväzok 48, pp. 547-572.
- Fellnerová, I. & Bezdíček, J., 2014. *Fyziologie živočichů názorně a v souvislostech*. Olomouc: Vydavatelství Univerzity Palackého v Olomouci.
- Fletcher, J., 1985. Memory for verbal and nonverbal stimuli in learning disability subgroups: Analysis by selective reminding. *Journal of Experimental Child Psychology*, 40(2), pp. 244-259.
- Förstl, H. & Kurz, A., 1999. Clinical features of Alzheimer's disease. *European Archives of Psychiatry and Clinical Neuroscience*, Zväzok 249, pp. 288-290.
- Frank, M. & Hettinger, T., 1992. The Sense of Taste: Neurobiology, Aging, and Medication Effects. *Critical Reviews in Oral Biology and Medicine*, 3(4), pp. 371-393.
- Fuderková, M., 2010. *Využitie optických a kompenzačných pomôcok pre slabozrakých a nevidiacich, náplň činnosti centier pre zrakovo postihnutých a nevidiacich*. s.l.:s.n.
- Gallace, A. & Spence, C., 2010. Touch and the body: The role of the somatosensory cortex in tactile awareness. *Psyche*, 16(1), pp. 30-60.



- Gathercole, S., Alloway, T., Willis, C. & Adams, A., 2006. Working memory in children with reading disabilities. *Journal of Experimental Child Psychology*, Zväzok 93, pp. 265-281.
- Gersztenkorn, D. & Lee, A., 2015. Palinopsia revamped: A systematic review of literature. *Survey of Ophthalmology*, 60(1), pp. 1-35.
- Gottfried, J., Smith, A., Rugg, M. & Dolan, R., 2004. Remembrance of odors past: human olfactory cortex in cross-modal recognition memory. *Neuron*, 42(4), pp. 687-695.
- Gow, D., 2012. The cortical organization of lexical knowledge: A dual lexicon model of spoken language processing. *Brain and Language*, 121(3), pp. 273-288.
- Greshko, M., 2019. Human memory: How we make, remember and forget memories. *National Geographic*.
- Grossi, D., Modafferi, A., Pelosi, L. & L., T., 1989. On the different roles of the cerebral hemispheres in mental imagery: The "o'Clock Test" in two clinical cases. *Brain and Cognition*, 10(1), pp. 18-27.
- Gulpinar, M. & Yegen, B., 2004. The Physiology of Learning and Memory: Role of Peptides and Stress. *Current Protein and Peptide Science*, Zväzok 5, pp. 457-473.
- Gwyther, L., 1997. The perspective of the person with Alzheimer disease: Which outcomes matter in early to middle stages of dementia. *Alzheimer Disease and Associated Disorders*, Zväzok 11, pp. 18-24.
- Healy, J., 1982. The enigma of hyperlexia. *Reading Research Quarterly*, 17(3), pp. 319-338.
- Hendry, C., Farley, A. & McLafferty, E., 2012. Anatomy and physiology of the senses. *Nursing Standard*, Zväzok 27, pp. 35-42.
- Hickok, G. & Poeppel, D., 2007. The cortical organization of speech processing. *Nature Reviews Neuroscience*, 8(5), pp. 393-402.
- Hirai, R. a iní, 2012. Patients with phantogeusia show increased expression of T2R taste receptor genes in their tongues. *Annals of Otolaryngology, Rhinology & Laryngology*, 121(2), pp. 113-118.
- Hovan, A. a iní, 2010. A systematic review of dysgeusia induced by cancer therapies. *Supportive Care in Cancer*, 18(8), pp. 1081-1087.

- Hudspeth, A. & Logothetis, N., 2000. Sensory systems. *Current Opinion in Neurobiology*, Zväzok 10, pp. 631-641.
- Hummel, T., Landis, B. & Hüttenbrink, K., 2011. Smell and taste disorders. *GMS Current Topics in Otorhinolaryngology - Head and Neck Surgery*, Zväzok 10, pp. 1-15.
- Chouinard, B. a iní, 2012. A functional neuroimaging case study of Meares-Irlen syndrome/visual stress (MISViS). *Brain Topography*, 25(3), pp. 293-307.
- Joukal, M., 2017. Anatomy of the human visual pathway. In: *Homonymous Visual Field Defects*. Cham: Springer, pp. 1-16.
- Keast, R. & Costanzo, A., 2015. Is fat the sixth taste primary? Evidence and implications. *Flavour*, Zväzok 4, pp. 1-7.
- Kinnamon, S. & Finger, T., 2013. A taste for ATP: neurotransmission ina taste buds. *Frontiers in Cellular Neuroscience*, Zväzok 7, pp. 1-7.
- Kohli, P. a iní, 2016. The association between olfaction and depression: A systematic review. *Chemical senses*, Zväzok 41, pp. 479-486.
- Kostopoulos, P. & Petrides, M., 2016. Selective memory retrieval of auditory what and auditory where involves the ventrolateral prefrontal cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(7), pp. 1919-1924.
- Kramer, J., Knee, K. & Delis, D., 2000. Memory impairments in dyslexia. *Archives of Clinical Neuropsychology*, 15(1), pp. 83-93.
- Kumar, A., Singh, A. & Ekavali, 2015. A review on Alzheimer's disease pathophysiology and its management: an update. *Pharmacological Reports*, 67(2), pp. 195-203.
- Larsen, J., Baynes, K. & Swick, D., 2004. Right hemisphere reading mechanisms in a global alexic patient. *Neuropsychologia*, Zväzok 42, pp. 1459-1476.
- LeBoutillier, N. & Marks, D., 2003. Mental imagery and creativity: A meta-analytic review study. *British Journal of Psychology*, 94(1), pp. 29-44.
- Leibovitz, M. P., London, P., Cooper, L. M. & Hart, J. T., 1972. Dominance in mental imagery. *Educational and Psychological Measurement*, Zväzok 32, pp. 679-703.
- Leong, S., Waits, W. & Diebold, C., 2006. Dissociative amnesia and DSM-IV-TR cluster C personality traits. *Psychiatry*, 3(1), pp. 51-55.

- Leopold, D., 2002. Distortion of olfactory perception: diagnosis and treatment. *Chemical Senses*, Zväzok 27, pp. 611-615.
- Lewis, S., 1998. Aetiology of transient global amnesia. *The Lancet*, 352(9125), pp. 397-399.
- MacInnis, D. & Price, L., 1987. The Role of Imagery in Information Processing: Review and Extensions. *Journal of Consumer Research*, 13(4), pp. 473-491.
- Maheswaran, T. a iní, 2014. Gustatory dysfunction. *Journal of Pharmacy & Bioallied Sciences*, Zväzok 6, pp. S30-S33.
- Maksimovic, S., Baba, Y. & Lumpkin, E., 2013. Neurotransmitters and synaptic components in the Merkel cell-neurite complex, a gentle touch receptor. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1279(1), pp. 13-21.
- Martins, M. a iní, 2014. Factual image perception provides novel insights into hierarchical cognition. *Neuroimage*, Zväzok 96, pp. 300-308.
- Meadows, J. & Munro, S., 1977. Palinopsia. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, Zväzok 40, pp. 5-8.
- Menashe, I. a iní, 2007. Genetic elucidation of human hyperosmia to isovaleric acid. *PLOS Biology*, 5(11), pp. 2462-2468.
- Miller, E., Li, L. & Desimone, R., 1991. A neural mechanism for working and recognition memory in inferior temporal cortex. *Science*, 254(5036), pp. 1377-1379.
- Miller, G., 1956. The Magical Number Seven, Plus or Minus Two: Some Limits on our Capacity for Processing Information. *Psychological Review*, Zväzok 63, pp. 81-97.
- Miyasaka, J. a iní, 2019. Irlen syndrome: systematic review and level of evidence analysis. *Arquivos de Neuro-Psiquiatria*, 77(3), pp. 194-207.
- Musiek, F. a iní, 2010. Guidelines for the diagnosis, treatment and management of children and adults with central auditory processing disorder. *Academy of Audiology Clinical Practice Guidelines*, 24 8, pp. 3-51.
- Nadel, L. & Zola-Morgan, S., 1984. Infantile amnesia: A neurobiological perspective. In: M. Moscovitch, ed. *Infant Memory*. New York: Plenum Press, pp. 145-172.
- Nakazato, Y. a iní, 2006. Unpleasant sweet taste: A symptom of SIADH caused by lung cancer. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, Zväzok 77, pp. 405-406.

- Nyberg, L., Habib, R., McIntosh, A. & Tulving, E., 2000. Reactivation of encoding-related brain activity during memory retrieval. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(20), pp. 11120-11124.
- Olivetti Belardinelli, M. a iní, 2004. Commonalities between visual imagery and imagery in other modalities: An investigation by means of fMRI. In: A. Carsetti, ed. *Seeing, Thinking and Knowing*. s.l.:Kluwer Academic Publishers, pp. 203-218.
- Olivetti Belardinelli, M. a iní, 2004. Intermodal sensory image generation: an fMRI analysis. *European Journal of Cognitive psychology*, Zväzok 16, pp. 729-752.
- Perry, R. & Hodges, J., 1999. Attention and executive deficits in Alzheimer's disease: A critical review. *Brain*, Zväzok 122, pp. 383-404.
- Pickles, J., 2015. Auditory pathways: Anatomy and physiology. *Handbook of Clinical Neurology*, 129(3), pp. 3-25.
- Reed, C., Caselli, R. & Farah, M., 1996. Tactile agnosia: Underlying impairment and implications for normal tactile object recognition. *Brain*, Zväzok 119, pp. 875-888.
- Reisert, J. & Bradley, J., 2005. Activation of olfactory cyclic-nucleotide gated channels revisited. *The Journal of Physiology*, 569(1), pp. 4-5.
- Roper, S. & Chaudhari, N., 2017. Taste buds: cells, signals and synapses. *Nature Reviews Neuroscience*, 18(8), pp. 485-497.
- Roudaut, Y. a iní, 2012. Touch sense - Functional organization and molecular determinants of mechanosensitive receptors. *Channels*, 6(4), pp. 234-245.
- Saive, A. a iní, 2014. A unique memory process modulated by emotion underpins successful odor recognition and episodic retrieval in humans. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, Zväzok 8, pp. 1-11.
- Sheenan, P., 1967. A shortened form of Bett's questionnaire upon mental imagery. *Journal of Clinical Psychology*, Zväzok 23, pp. 386-389.
- Sherrington, R. a iní, 1995. Cloning of a gene bearing missense mutations in early-onset familial Alzheimer's disease. *Nature*, Zväzok 375, pp. 754-760.
- Sherwood, L., 2015. *Human Physiology: From Cells to Systems*. s.l.:Cengage Learning.

- Schacter, D., Chiu, P. & Ochsner, K., 1993. Implicit memory: A selective review. *Annual Review of Neuroscience*, Zväzok 16, pp. 159-182.
- Schiffenstein, H., 2008. Comparing mental imagery across sensory modalities. *Imagination, cognition and personality*, Zväzok 28, pp. 371-388.
- Siegel, L., 2006. Perspectives on dyslexia. *Pediatrics & Child Health*, 11(9), pp. 581-587.
- Smečková, G., 2009. *Student se specifickými poruchami učení na vysoké škole*. Olomouc: Univerzita Palackého v Olomouci.
- Spiegel, D. a iní, 2017. Transient global amnesia: Current Perspectives. *Neuropsychiatric Disease and Treatment*, Zväzok 13, pp. 2691-2703.
- Squire, L. & Alvarez, P., 1995. Retrograde amnesia and memory consolidation: a neurobiological perspective. *Current Opinion in Neurobiology*, Zväzok 5, pp. 169-177.
- Su, C., Menuz, K. & Carlson, J., 2009. Olfactory Perception: Receptors, Cells and Circuits. *Cell*, 139(1), pp. 45-59.
- Todd, J. & Marois, R., 2004. Capacity limit of visual short-term memory in human posterior parietal cortex. *Nature*, Zväzok 428, pp. 751-754.
- Tokuda, K., Izumi, Y. & Zorumski, C., 2011. Ethanol enhances neurosteroidogenesis in hippocampal pyramidal neurons by paradoxical NMDA receptor activation. *Journal of neuroscience*, 31(27), pp. 9905-9909.
- Tulving, E., 1972. *Organization of memory*. London: Academic Press, INC..
- Valenza, N. a iní, 2001. Dissociated active and passive tactile shape recognition: A case study of pure tactile apraxia. *Brain*, Zväzok 124, pp. 2287-2298.
- Vallabhajosula, S., Solnes, L. & Vallabhajosula, B., 2011. A broad overview of positron emission tomography radiopharmaceuticals and clinical applications: What is new?. *Seminars in Nuclear Medicine*, 41(4), pp. 246-264.
- Vitásková, K., 2010. Aktuální náhled na dyslexii a související poruchy čtení v dětství a dospělosti. *Neurologie pro praxi*, 11(6), pp. 382-385.
- Vodička, M., 2015. Wernickeova encefalopatie. *Neurologie pro praxi*, 16(6), pp. 360-364.

- Vowles, R., Bleach, N. & Rowe-Jones, J., 1997. Congenital anosmia. *International Journal of Pediatric Otorhinolaryngology*, 41(2), pp. 207-214.
- Welge-Lussen, A. a iní, 2011. A study about the frequency of taste disorders. *Journal of Neurology*, Zväzok 258, pp. 386-392.
- Wheeler, M., Petersen, S. & Buckner, R., 2000. Memory's echo: Vivid remembering reactivates sensory-specific cortex. *Proceedings of the National Academy Sciences*, 97(20), pp. 11125-11129.
- Wilson, J., Teasdale, G., Wiedmann, K. & Lang, D., 1993. Post-traumatic amnesia: Still a valuable yardstick. *Journal of Neurology, Neurosurgery & Psychiatry*, Zväzok 56, pp. 198-201.
- Zach, P., Zimmelová, P., Mrzlíková, J. & Kutová, M., 2018. Difference in subjective accessibility of on demand recall of visual, taste, and olfactory memories. *BioMed Research International*, Zväzok 2018.