

Psihologija i anatomija učenja i pamćenja

Učenje i pamćenje su temelj ljudske osobnosti

Moćno razvijen mozak čovjeka čini vjerojatno najprilagodljivijim živim bićem, koje većinu svojih znanja i navika stječe doživotnim procesom učenja i upamćivanja. Stoga je jedinstvena i neponovljiva osobnost svakog čovjeka izravna posljedica jedinstvenog i neponovljivog procesa učenja i prikupljanja (upamćivanja) osobnog iskustva pohranjenog u svjesnom i podsvjesnom pamćenju. Upoznavanje bioloških temelja učenja i pamćenja stoga ključno pridonosi razumijevanju normalnog i poremećenog ponašanja ljudi. Naime, dobro je poznato da učenje pridonosi i nastanku nekih duševnih i tjelesnih (psihosomatskih) bolesti i poremećaja. S druge strane, neka načela učenja, otkrivena pokusima na laboratorijskim životinjama, već se uspješno primjenjuju u psihoterapiji takvih bolesnika. Štoviše, te se metode vrlo uspješno primjenjuju i u neurobiološkim i kliničkim istraživanjima posljedica moždanih ozljeda ili djelovanja različitih lijekova i droga.

Dvije glavne vrste učenja su neasocijacijsko i asocijacijsko učenje

Razlikujemo dvije glavne vrste učenja: neasocijacijsko i asocijacijsko. **Neasocijacijsko učenje** javlja se kad je organizam jednom ili ponavljano izložen jednoj vrsti podražaja, pa tako uči svojstva tog podražaja i upamćuje ih. U **asocijacijskom učenju**, organizam uči ili o međusobnom odnosu više različitih podražaja (**klasično kondicioniranje** Pavlovljevog tipa) ili o odnosu podražaja i vlastitog djelovanja (**instrumentalno ili operantno kondicioniranje** Thorndike-Skinnerovog tipa).

Habitucija i senzitivizacija su glavne vrste neasocijacijskog učenja

Glavne vrste neasocijacijskog učenja su habitucija i senzitivizacija. **Habitucija** je slabljenje reakcije organizma na ponavljani, a neštetni ili beznačajni podražaj (kad iznenada zabruji bušilica tijekom radova na cesti, obično se trgnemo, no ubrzo potom na tu buku ne obraćamo pozornost).

Senzitivizacija (= pseudokondicioniranje) je jačanje reakcije organizma na raznolike podražaje što se javi odmah nakon jednog snažnog i/ili štetnog podražaja (kad nas netko bocne iglom, a potom tek blago dodirne, trzamo se i na taj blagi dodir).

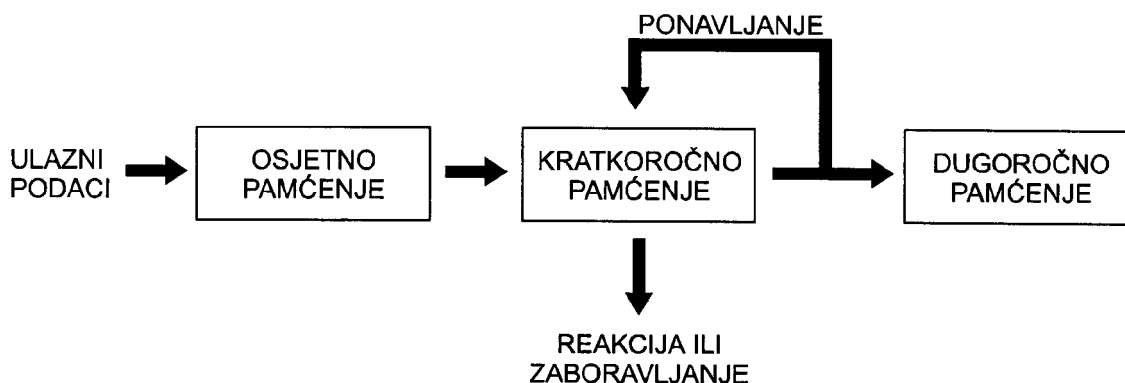
Jednostavni oblici asocijacijskog učenja su klasično i instrumentalno kondicioniranje

Mehanizmom **klasičnog kondicioniranja** učimo predviđati odnose između dva događaja (podražaja) u okolnom svijetu. Već taj mehanizam je načelno dovoljan da se objasni učenje jednostavnih odnosa, poput «kad kiša pada, ulice su mokre». S druge strane, mehanizmom **operantnog kondicioniranja** učimo predviđati odnose između određene vrste vlastitog ponašanja i posljedica do kojih to ponašanje dovodi. Već taj mehanizam načelno je dovoljan da se objasni učenje jednostavnih pravila, poput «kad izađeš na kišu bez kišobrana, pokisneš».

Proces pamćenja ima tri stadija

Slikovito govoreći, proces upamćivanja je nalik divovskoj operaciji skladištenja. Informacija se unosi u skladište pamćenja, odlaze na odgovarajuću «policu», a potom prema potrebi ponovo pronalazi u skladištu i iznosi iz njega, da bi poslužila tekućoj uporabi. Ukratko, proces dugoročnog pamćenja se odvija kroz tri stadija:

1. **Upamćivanje**: unošenje u skladište, tj. stjecanje, oblikovanje, kodiranje engrama (**engram** = memorijski zapis). Stručno se to kaže **akvizicija**.
2. **Pamćenje**: čuvanje u skladištu, tj. održavanje engrama. Stručno se to kaže **retencija**.
3. **Prisjećanje**: ponovno iznošenje iz mračnog skladišta na svjetlo svijesti, tj. aktivacija ili dekodiranje engrama. Stručno se to kaže **priziv**. No, kad je ranije upamćena informacija (npr. lice poznanika) izravno pred nama, onda nećemo kazati da se poznanikovog lica prisjećamo, nego da ga prepoznajemo. Dakle, poznanikovo lice možemo prizvati u sjećanje kad on nije tu ili ga



Slika 43-1. Prema modelu što su ga 1968. predložili Atkinson i Shiffrin, pamćenje ima tri zasebne cjeline: osjetno pamćenje, kratkoročno pamćenje i dugoročno pamćenje. Kratkoročno pamćenje je posrednik između osjetnog i dugoročnog, a u dugoročnom pamćenju pohranit će se oni podaci što se ponavljanjem neko vrijeme zadrže u skladištu kratkoročnog pamćenja.

možemo prepoznati kad pokuca na vrata. Stoga se postavljaju sljedeća pitanja: koji moždani mehanizmi omogućuju kodiranje engrama? Što je uopće fizička podloga engrama? Gdje su engrami u mozgu pohranjeni i kako se održavaju i čuvaju od propadanja? Kako svijest uspijeva aktivirati davno pohranjene engrame? Zbog čega neke engrame ne možemo prizvati u svijest iako su nam «na vrhu jezika» i baš su nam sad prijeko potrebni? Zbog čega se (je li se?) neki engrami trajno izgube, pa kažemo da smo zaboravili što smo ranije znali?

Atkinson i Shiffrin su podijelili skladište pamćenja u tri manja skladišta: osjetno, kratkoročno i dugoročno

Dobro poznat i široko prihvaćen odgovor na spomenuta pitanja su ponudili Richard Atkinson i Richard Shiffrin 1968. godine. Prema njihovom modelu, tri su glavna sustava pamćenja: osjetno pamćenje, kratkoročno pamćenje i dugoročno pamćenje (sl. 43-1). Prema tom shvaćanju, osjetilne informacije iz okoline prvo prispijevaju u odgovarajuća skladišta osjetnog pamćenja (vidnog – **ikoničkog**, slušnog – **eho-pamćenja**, te dodirnog – **haptičkog pamćenja**). Kapacitet osjetnih skladišta je *ograničen* i ona primljenu informaciju zadržavaju tek nekoliko trenutaka (dovoljnih da se na nju izravno reagira ili da se uoči njezino moguće značenje i važnost). Potom se ta informacija ili gubi ili se (ako je vrijedna upamćivanja) na neki način prenosi u kratkoročno pamćenje. I to pamćenje ima ograničeni kapacitet (obično zadržava informacije tek nekoliko sekundi ili nekoliko minuta), omogućuje privremeno zadržavanje primljene informacije ponavljanjem, dok je potrebna za kratkoročno djelovanje, a potom se informacija ili opet gubi ili se prenosi u dugoročno skladište i tamo pretvara u **trajni memorijski zapis** (engram).

Ukratko, kratkoročno pamćenje ima vrlo ograničen kapacitet i u njemu se informacija nakratko održava stalnim ponavljanjem (telefonski brojevi!), a dugoročno pamćenje ima golem kapacitet i sadrži trajne memorijske zapise (ispitno gradivo). Bitna pretpostavka tog modela je da informacije u dugoročno pamćenje prelaze tek nakon određenog broja ponavljanja u kratkoročnom pamćenju. Drugim riječima, kratkoročno pamćenje je prijeko potrebna postaja između osjetnog i dugoročnog pamćenja. Taj model pamćenja je i danas široko prihvaćen, no neka novija istraživanja potiču sumnje u njegovu ispravnost. Primjerice, Craik i Lockhart su 1972. pokazali da ponavljanje poboljšava upamćivanje samo onda kad se informacije ponavljaju na «dubinski» i smisleni način – pasivno ponavljanje ne dovodi do boljeg upamćivanja. Stoga je ta teorija nazvana **teorijom dubinske obrade podataka**. Vjerojatno najjasniji primjer nedostatka uzročne povezanosti između ponavljanja i dugoročnog pamćenja je opisao Neisser 1982. godine. Izvjesni profesor Stanford, prema vlastitom priznanju, tijekom 25 godina je najmanje 5.000 puta čitao istu molitvu prije obiteljskog objeda. No, tijekom psihološkog testiranja pamćenja, pokazalo se da profesor uopće tu molitvu nije upamtio i da se prisjeća tek nekoliko redaka!

Osим što takvi pokusi jasno ukazuju na slabosti Atkinson-Shiffrinovog modela i što podupiru shvaćanje Craika i Lockharta, to bi trebalo biti i jasna pouka studentima: ustrajno i automatsko ponavljanje čitanog teksta, bez aktivnog nastojanja da se zbilja shvati o čemu je riječ, neće

dovesti do stjecanja stvarnog znanja. Naravno, ponavljanje pridonosi upamćivanju – no, bitno je o kakvoj se vrsti ponavljanja radi. Korisne načine ponavljanja psiholog Baddeley je slikovito nazvao **robovskim sustavima ponavljanja**.

Osjetno pamćenje zadržava primljene informacije 1 do 4 sekunde

Pretpostavite da ste u potpuno zamračenom kazalištu i da iznenada i vrlo kratko zabljesnu reflektori, pa na pozornici spazite neki složeni prizor. Bar neki će kazati da osjećaju kako su vidjeli cijeli prizor, no ipak se ne mogu prisjetiti svih pojedinosti. Stoga se postavlja zanimljivo pitanje: vide li ljudi (pri takvom kratkotrajnom izlaganju vidnom podražaju) veliku količinu informacija, ali mnoge od njih naglo «blijede», ili pak ljudi vide tek ograničenu količinu informacija, ali većinu njih upamte?

Na to je pitanje poznatim pokusom pokušao još 1960. odgovoriti George Sperling, koji je ispitanicima pokazivao 3 reda sa po 4 slova. No, taj se prizor na zaslonu video-uređaja pojavljivao kratkotrajno, poput bljeska u trajanju od svega 50 msec. Kad je Sperling potom od ispitanika zatražio da se prisjete što više opaženih slova, oni su se obično prisjetili svega 4 do 5 slova od 12 mogućih. No, kad je tražio da se prisjete samo nekih slova (npr. gornjeg, srednjeg ili donjeg reda slova), a pritom je zvučnim signalom različite visine naznačio koji red slova valja upamtiti (npr. visoki ton za gornji red), dobio je drugačije rezultate. Pritom je bitno da se zvučni signal javljao odmah nakon što je slika nestala – ispitanici su prvo spazili sva tri reda slova, a tek potom su doznali koji su red trebali upamtiti. Iznenađujući rezultat je bio da su ispitanici gotovo uvijek upamtili barem 3 slova odgovarajućeg reda, a ponekad i sva četiri.

Na temelju toga je Sperling zaključio da su ispitanici zapravo pamtili 9 do 10 slova (3x3), tj. da su se mogli prisjetiti 3 od 4 slova u bilo kojem nizu stoga što su tik nakon nestanka prizora još uvijek imali živu mentalnu sliku viđenog prizora. Ta je mentalna slika nazvana **ikona** (engl. icon – Neisser, 1967.), pa je stoga i to vidno osjetno pamćenje nazvano **ikoničkim pamćenjem**. Važno je istaknuti još jedan nalaz opisanog pokusa: ako se zvučni signal javio tek 1 sekundu nakon nestanka slike, ispitanici su znatno slabije rješavali test! To je pokazalo da je ikoničko pamćenje vrlo kratkotrajno i da se gubi za manje od jedne sekunde. Iako se isprva pomišljalo da je ta ikona zapravo tek naknadna slika na mrežnici (zaostatak aktivacije fotoreceptora), danas se općenito vjeruje da je ona ipak izraz kratkotrajne neuralne aktivnosti u samom mozgu. Kasnije se pokazalo da do slične pojave dolazi u slušnom sustavu. No, slušno (eho) pamćenje je nešto otpornije i traje gotovo 4 sekunde.

Kratkoročno pamćenje: čarobni broj 7 i robovski sustavi ponavljanja

Psiholog George Miller je 1956. objavio rad pod naslovom «Čarobni broj 7, plus ili minus dva: neka ograničenja naše sposobnosti obrade informacija» (The magical number 7, plus or minus two: some limits on our capacity for processing information). U tom radu, Miller je pokazao da je kapacitet kratkoročnog pamćenja ograničen na 5 do 9 pojedinačnih podataka. Pritom ti pojedinačni podaci mogu biti brojke, slova, besmisleni slogovi ili cijele riječi. Štoviše, pojedinačne podatke se može grupirati u nove pojedinačne podatke, pa se tako ukupna količina upamćenog (do

određene granice) može povećati. Razmotrite sljedeći

primjer:

I-B-M-N-A-T-O-E-U-I-F-O-R-H-A-Z-U

Teško da ćete nakon kratkog promatranja upamtiti svih 17 slova. No, ako uočite da je zapravo riječ o ovom nizu:

IBM-NATO-EU-IFOR-HAZU

vrlo je vjerojatno da ćete brzo i uspješno upamtiti svih pet skraćenica.

Na temelju takvih pokusa se uglavnom i vjerovalo u ispravnost Atkinson-Shiffrinovog modela, da je kratkoročno pamćenje radno pamćenje što u svijesti zadržava novopristigle informacije (poglavito verbalne ili vidne) za tekuću uporabu. Pritom je to skladište pamćenja vrlo ograničenog kapaciteta (najviše 5 do 9 pojedinačnih podataka), a kad novi podaci pristižu u skladište, stari se izbacuju iz njega (ako prije toga nisu prebačeni u dugoročno pamćenje). Što se duže pojedinačna informacija zadrži u kratkoročnom pamćenju (što je više puta ponovimo u sebi), to je veća vjerojatnost da će biti pohranjena u dugoročno pamćenje. Drugim riječima, vrijeme što ga određena informacija provede u kratkoročnom skladištu (inače vrlo kratko!) može se produljiti postupkom ponavljanja. No, ako zbog nečega dođe do interferencije (netko nas omete u nijemom ponavljanju telefonskog broja), informacija se gubi. Istaknimo razliku dvije vrste ponavljanja:

1. **Održavajuće ponavljanje:** ponavlja se konačni rezultat spoznajne aktivnosti (npr. upravo pročitani telefonski broj). Baš to je oblik ponavljanja na koji su u svom modelu mislili Atkinson i Shiffrin.
2. **Razrađujuće ponavljanje:** uključuje dublju i temeljitiju analizu informacije (npr. uočim da telefonski broj započinje s iste tri brojke kao i moj telefonski broj, te da su posljednje četiri brojke zapravo godina mog rođenja). Na taj oblik ponavljanja su ukazali Craik i Lockhart, a on omogućuje učinkovitije i smisljeno učenje.

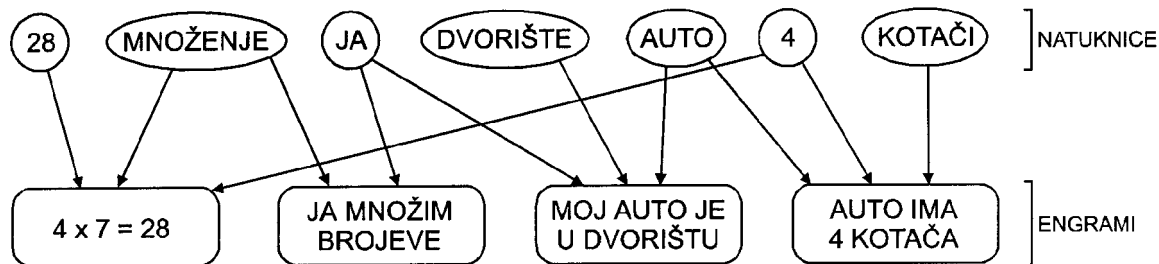
Razmotrimo još jednom kako pamtimo pročitani telefonski broj. Vjerojatno ga nijemo ponavljamo u sebi. Pritom vjerojatno skladište svog eho-pamćenja punimo osjetnim zapisom vlastitog govora. Ako to neprekidno ponavljamo, broj ostaje upamćen u eho-pamćenju. Ponavljanjem smo slušno eho-pamćenje pretvorili u sustav za zadržavanje vidne informacije (pročitano broj). Vlastito tijelo možemo i na druge načine rabiti kao sustav za zadržavanje informacija. Primjerice, broj 4 mogu pamti držeci ispruženim 4 prsta jedne ruke, a duljinu ulovljene ribe pamtim prislonivši ruke uz glavu i rep i potom hodajući do prijatelja s metrom. Ljudi su iznimno kreativni u izmišljanju različitih načina privremenog čuvanja informacija uporabom

vlastitog tijela. Pritom je posebno značajan govorni sustav, pa su taj psiholozi najbolje i istražili.

Baddeley je uporabu govornog sustava kao prolaznog skladišta pamćenja nazvao **sustavom fonološke petlje**. Taj sustav fonološke petlje ima dvije komponente: skladište sposobno da pohrani govorom izraženu informaciju te sposobnost govorenja u sebi (subvokalni govor). Pritom nije potrebno doista izgovarati riječi (ponavljamo u sebi) – prema tome, nema slušnog signala, pa fonološka petlja očito nije posve isto što i eho-pamćenje. Stoga je Baddeley to skladište nazvao **unutarnjim uhom**, a sposobnost govorenja u sebi **unutarnjim glasom**. No, očigledno su i unutarnje uho i unutarnji glas tijesno vezani uz vanjsko uho i izgovoreni glas. Različitim je pokusima pokazano da je taj sustav u stanju uskladištiti onu količinu informacije koja se može u sebi izgovoriti unutar 2 sekunde. Drugim riječima, taj sustav lakše upamti pet kratkih nego pet vrlo dugih riječi. Od onog što pročitaju ili čuju, *ispitanici mogu upamtiti ono što mogu ponoviti unutar 2 sekunde*.

Što je razlika fonološke petlje i Atkinson-Shiffrinove kratkoročne memorije? Oba sustava informacije usklađuju privremeno i temelje se na ponavljanju verbalnih informacija. Međutim, fonološka petlja nije postaja između osjetnog i dugoročnog pamćenja. Odnos između fonološke petlje i trajnog pamćenja nalik je odnosu lista bilježnice i trajnog pamćenja. List papira može biti vrijedno sredstvo za pohranu informacije (kao i fonološka petlja). No, to je privremeno skladište i gubitak papira znači gubitak informacije.

Opisan je i sličan sustav za privremeno skladištenje vidno-prostornih informacija (**vidno-prostorna crtanka**, engl. visuo-spatial sketch pad). Ukratko, Baddeley je opisao nekoliko takvih sustava i sve ih slikovito nazvao **robotovskim sustavima ponavljanja**, pretpostavivši također da njihovu međusobnu aktivnost usklađuje **središnji izvršitelj**. Taj izvršitelj je zasebni sustav, što također mora imati vlastito privremeno skladište informacija, jer prebacuje i prevodi informacije iz jednog robotovskog sustava ponavljanja u drugi ili ih iz tih sustava priziva. Razjasnimo to na jednostavnom primjeru množenja 37 x 28. Pokušajte to pomnožiti napamet i pratite vlastitu mentalnu djelatnost. Možda u sebi verbalno ponavljate brojeve da bi ih upamtili; možda zamišljate sliku papira na kojem množite ta dva broja (dakle, rabite ili fonološku petlju ili vidno-prostornu crtanku). No, to nije dovoljno. Uz to morate pamti da je vaša trenutna zadaća množenje ta dva broja, dokle ste u množenju dospjeli, te manje dijelove operacije (npr. 7 x 8 = 56). Sve te informacije privremeno u svom skladištu pamćenja pridržava središnji izvršitelj i na temelju toga određuje tijek rješavanja problema i uporabu robotovskih sustava



Slika 43-2. Engrami uskladišteni u dugoročnom pamćenju povezani su s različitim »natuknicama«, pa se mogu aktivirati pri specifičnim potrebama organizma. Ovisno o »natuknici« što ga aktivira, isti engram može se rabiti u različitim kontekstima.

ponavljanja.

Ključno je ovo: neke od potrebnih informacija nisu niti u osjetnom pamćenju niti u robovskim sustavima ponavljanja (npr. spomenuto predznanje množenja, da je $7 \times 8 = 56$). Te su informacije pohranjene u vašem trajnom pamćenju. Stoga je glavni problem kognitivne psihologije da otkrije mehanizme što takve informacije, koje nisu niti u osjetnom niti u kratkoročnom pamćenju, čine dostupnima u obavljaju tekućih djelatnosti organizma. Danas je prošireno uvjerenje da su takve informacije pohranjene u trajnom pamćenju, ali da pod određenim okolnostima dospijevaju u privremeno stanje «visoke aktivacije» i tako postaju dostupne središnjem izvršitelju. Time smo došli do glavnog pitanja: Kako su pojedinačni engrami pohranjeni u trajnom pamćenju i kako se mogu svrhovito međusobno povezati kad to ureba?

Narav dugoročnog pamćenja i uloga radnog pamćenja

Trajno pamćenje možemo zamisliti kao skup niza pojedinačnih engrama, a kapacitet tog pamćenja (bar teorijski) je neograničen. Svaki engram povezan je s različitim drugim elementima što ih možemo opaziti ili u okolini ili što su trenutačno smješteni u robovskim sustavima ponavljanja (sl. 43-2). Svaki element, što je povezan uz engrame, naziva se slikovito **naznaka**, **natuknica** (engl. cue). Kad pozornost usmjerimo na neku takvu naznaku, bilo u okolini, bilo u sustavu ponavljanja, dolazi do aktivacije pridruženih (asociranih) engrama u trajnom pamćenju. Drugim riječima, pristup engramima našeg trajnog pamćenja moguć nam je u mjeri u kojoj su dotični engrami aktivirani. Aktivirani engrami tako zapravo privremeno postaju dio kratkotrajnog pamćenja što služi ispunjenju neke trenutne zadaće ili funkcije. Stoga se danas umjesto starijih naziva «osjetno pamćenje, kratkoročno pamćenje, sustavi ponavljanja» često rabi novi izraz: **radno pamćenje** – da se naglasi kako je riječ o jedinstvenom sustavu s posebnom ulogom. Štoviše, pokusi na majmunima su pokazali da se to radno pamćenje po svemu sudeći temelji na funkcijama prefrontalne asocijacijske moždane kore. Dorzolateralni prefrontalni korteks bi mogao biti Baddeleyev središnji izvršitelj.

To je također jedan od razloga što je danas Craik-Lockhartov model jednog jedinstvenog procesa prihvatljiviji od Atkinson-Shiffrinovog modela dvojnog procesa (kratkoročnog i dugoročnog pamćenja). Craik i Lockhart su istaknuli da i snaga pamćenja i brzina zaboravljanja upamćenog ovise o dubini, tj. stupnju smislene obrade informacija tijekom učenja, te da tu obradu informacija obavlja jedan jedinstveni centralni sustav (nalik središnjem izvršitelju, tj. radnom pamćenju). Taj središnji sustav može informacije obrađivati bilo «plitko, površno» bilo «dubinski» (kad je pozornost usmjerena na značenje i smisao, a ne tek na izvanjska obilježja opaženog). Što je obrada informacija dublja i aktivnija, to je pamćenje vrsnije i dugotrajnije, jer se temelji na razumijevanju, a ne na «bubanju». To je, uostalom, potvrđeno brojnim novijim pokusima (koje ovdje ne možemo potanko opisivati).

Složeno asocijacijsko pamćenje u čovjeka može biti eksplicitno (deklarativno) ili implicitno (proceduralno)

Dosad smo spomenuli glavne vrste jednostavnog učenja. No, čovjeku su najzanimljiviji oni složeni oblici učenja što

su simboličke, tj. **značenjske** (semantičke) naravi – učenje govora, logičkih pravila, pravila dobrog vladanja, učenje ispitnog gradiva. Noviji pokusi na majmunima i klinički sindrom amnezije su nam pokazali da je te složene oblike učenja i pamćenja pogodno podijeliti u dvije temeljne skupine: eksplicitno (deklarativno) i implicitno (proceduralno) pamćenje. Ta se podjela u funkcionalnom pogledu temelji na razlikama u načinu pohrane i kasnijeg prisjećanja naučenog, a u strukturnom pogledu na činjenici da obostrane ozljede medijalnog dijela temporalnog režnja (hipokampus i okolne strukture) i nekih dijelova diencefalona uzrokuju teške poremećaje eksplicitnog ali ne i implicitnog pamćenja.

Eksplicitno pamćenje stječemo svjesnim naporom, a tako se i prisjećamo onog što smo procesom eksplicitnog učenja upamtili. Stoga takvo znanje možemo iskazati (deklarirati – otuda naziv deklarativno pamćenje, jer stečeno znanje možemo iskazati riječju, pismom ili nekim drugim simboličkim sredstvom). Onaj dio eksplicitnog pamćenja, u kojem su pohranjena životopisna zbivanja i uz njih vezane uspomene, nazvan je **pamćenjem epizoda (epizodno pamćenje)**. No, velik dio eksplicitnog pamćenja tiče se pojmova, simbola, značenja – to je **značenjsko (semantičko) pamćenje**, što ga neki psiholozi slikovito nazivaju mentalnim leksikonom. Tako ste upamtili značenje pojedinih riječi, stručne nazive i pojmove, kemijske formule itd.

S druge strane, mnogo toga smo postupno naučili i upamtili, a da zapravo ne znamo kako je do toga došlo. Trebale su godine da naučimo jesti žlicom i vilicom, zavezati vezice na obući, voziti bicikl, plivati. Ponavljanjem niza više ili manje uspješnih pokušaja (metodom pokušaja i pogreške) postupno smo stekli niz navika i ovladali nizom umijeća, što sad imaju podsvjesna i automatska obilježja, a ne znamo kazati kada i kako smo ih točno stekli. No, naša djela i postupci jasno pokazuju da tim znanjima i umjećima vrlo uspješno (ponekad zadivljujuće uspješno) vladamo. Podsvjesno (implicitno) smo naučili postupak (proceduru). Stoga psiholozi tu vrstu pamćenja nazivaju **implicitnim (proceduralnim) pamćenjem**.

Neuroanatomija pamćenja

Na području neurobioloških istraživanja pamćenja tijekom posljednjeg desetljeća je došlo do tri značajna napretka:

1. Spoznalo se da postoje dvije vrste pamćenja: eksplicitno i implicitno, te da te dvije vrste pamćenja počivaju na različitim moždanim mehanizmima.
2. Uspostavljen je životinjski model (na majmunu) amnezije (kliničkog poremećaja pamćenja u ljudi). I klinički nalazi i pokusi na majmunskom modelu pokazuju da je pamćenje zasebna moždana funkcija, vezana uz medijalni i prednji dio sljepoočnog režnja, a ozljede medijalnog dijela sljepoočnog režnja, diencefalona i mediobazalnog telencefalona poglavito pogađaju eksplicitno pamćenje. Te su spoznaje omogućile potanko istraživanje neuronskih veza i fizioloških svojstava neurona i neuronskih sustava značajnih za eksplicitno pamćenje.
3. Razvijene su nove tehnologije za proučavanje anatomske i funkcionalne svojstava ljudskog mozga *in vivo*: metode strukturne i funkcionalne

magnetske rezonancije (MRI i fMRI) te metoda pozitronske emisijske tomografije (PET).

Anterogradna amnezija: bolesnik H.M.

U rujnu 1953. kanadski neurokirurg W.B. Scoville (Montreal) je operativno odstranio prednji dio oba sljepoočna režnja mladom muškarcu (H.M.) koji je trpio od teške i neizlječive epilepsije. Tim su zahvatom odstranjene sljedeće strukture: vrh temporalnog režnja, *uncus* i *amygdala*, *formatio hippocampi* i susjedni dio parahipokampalne vijuge. Mladić se doista izliječio od epilepsije. No, javila se nova vrsta moždanog poremećaja: **anterogradna amnezija**. Svojstva tog poremećaja na ovom slavnom pacijentu su potanko proučena tijekom 30 godina sustavnog psihološkog testiranja (testove su pretežno obavile Brenda Milner, Susan Corkin i njihovi brojni suradnici).

Prvih dana nakon operacije, H.M. nije mogao prepoznati bolničko osoblje niti doći do kupaonice. Činilo se da nije u stanju orijentirati se unutar bolničke zgrade. Štoviše, činilo se da je poremećeno i njegovo pamćenje događaja što su prethodili operaciji (**retrogradna amnezija**). H.M. je posve zaboravio da je njegov omiljeni ujak umro pred 3 godine, a i kako je on sam dospio u bolnicu. No, nekih davnijih događaja se sjećao vrlo živo i točno. Nakon operacije, epileptični napadi su se pojavili još samo ponekad, ali mnogo rjeđe nego prije operacije i uz to su bili mnogo blaži (dakle, u tom pogledu je zahvat bio uspješan). Scoville je 1968. zabilježio da H.M. od operacije nema spolnih kontakata te da po svemu sudeći niti ne osjeća potrebu za tim. Njegovo je socijalno ponašanje izgledalo normalno, osim što se neprekidno ispričavao što je zaboravio imena ljudi s kojima se nakon operacije upoznao. Uredno se odijevao i jedino ga je trebalo podsjećati da se obrije. Govorio je normalno, vladao natprosječnim brojem riječi i razumio je smisao šala i viceva – čak i onih koji se temelje na igri riječi. Imao je i dalje natprosječnu inteligenciju, a nije bilo znakova promjena osobnosti. Njegov glavni problem je bio naučiti i upamtiti nove podatke, što se najbolje vidi iz sljedećeg opisa njegovog svakidašnjeg života tijekom prve godine nakon operacije (prvo neuropsihološko testiranje su obavili Scoville i Brenda Milner 1957. i utvrdili da se anterogradna amnezija nije nimalo ublažila).

Bolesnikova se obitelj preselila u novi stan, no ni 10 mjeseci nakon selidbe H.M. nije bio u stanju vratiti se kući sam (ali, pamtió je adresu starog stana!). Brenda Milner je 1966. ustanovila da H.M. nikako ne prepoznaje susjede koji njegovu obitelj redovito posjećuju već 9 godina (od 1957. nadalje), te da H.M. svakog dana iznova čita iste stare časopise. Pola sata nakon objeda H.M. više ne zna što se jelo. Nije ga se moglo samog ostaviti kod kuće, jer je svakog stranca puštao u kuću vjerujući da su to poznanici i prijatelji obitelji kojih se on ne može sjetiti.

Prvom neuropsihološkom testu H.M. je podvrgnut u travnju 1955. Kad je upitan koliko ima godina, odgovorio je 27 (umjesto 29) i kazao da je rođen u ožujku 1953. Činilo se da se gotovo uopće ne sjeća operacije. No, vrlo je uspješno riješio test inteligencije (IQ = 112), testove apstraktnog razmišljanja i osjetno-motoričke testove. Ali, posve je zakazao na testovima pamćenja. Ukratko, na testovima eksplicitnog pamćenja H.M. je bio posve neuspješan; no, sasvim je uspješno rješavao testove implicitnog pamćenja i mogao je naučiti nova motorička umijeća (iako nije mogao upamtiti da je to naučio!). Uz anterogradnu amneziju, imao

je i retrogradnu amneziju za zbivanja 3-4 godine prije operacije. Davnijih se događaja dobro sjećao. Kako nije bio u stanju naučiti ništa novo, izgleda da se mnogo življe sjećao davnih stvari i prepričavao ih je s osobitim zadovoljstvom. Primjerice, uživao je pričati duge zgode iz djetinjstva, prepričavati uspomene sa školskih blagdana, opisivati svoj prvi epileptički napad i kako je popušio prvu cigaretu. Nadalje, tijekom 1966. i 1967. H.M. je primljen u bostonsku kliniku i podvrgnut je nizu testova. Nakon prijema i smještanja u bolesničku sobu, H.M. je zvoncem pozvao dežurnu sestru i pitao gdje je, zbog čega je hospitaliziran, što ga je očigledno jako uzбудilo. Da je u bolnici, shvatio je gledajući oko sebe, a ne zbog toga što je zapamtio da ide u bolnicu!

Otac mu je umro u prosincu 1967. H.M. je u to doba bio razdražljiv i nemiran, a jedne večeri je jednostavno nestao iz kuće. No, potom se pokazalo da je zapravo bio izgubio jedan pištolj iz svoje zbirke, na koji je bio vrlo ponosan, pa ga je neutješno tražio sve dok nije otkrio da ga je odnio jedan rođak smatrajući ga svojim nasljedstvom. Čim je pištolj vraćen u zbirku, H.M. se smirio i mirno živio. Kad su ga dva mjeseca kasnije ispitivali o roditeljima, činilo se da ima tek neko vrlo mutno sjećanje o tome da mu je otac zapravo umro.

Kao i drugi bolesnici s anterogradnom amnezijom, H.M. je ipak mogao upamtiti neke događaje što su imali poseban emocionalni naboj. Primjerice, H.M. je znao da je umro papa Ivan XXIII i da je J.F. Kennedy ubijen, a također je znao kazati da je astronaut čovjek koji hoda po mjesecu (sva tri događaja nakon njegove operacije!).

Nakon očeve smrti, H.M. je zaposlen u rehabilitacijskom centru, gdje je upaljače za cigarete ulagao u kartonske okvire s rupicama. No, nije pamtió pojedinosti svog posla, a jednog dana dok su ga vozili kući, uputio je vozača na adresu starog stana (gdje je živio prije operacije).

U međuvremenu je H.M. ostario. Testovi tijekom 1970-tih i 1980-tih (Susan Corkin) su pokazali sljedeće. Kad su mu pokazivali slike slavnih ljudi, uspješno je prepoznao one od prije 1950., a uopće nije prepoznavao one iz 1960-1980-tih godina. Na pitanje koliko je star, odgovara 10 do 26 godina manje nego što stvarno ima. Ne prepoznaje vlastito sliku iz 1956. godine, niti sliku svoje majke iz 1976. godine (snimljenu na proslavi njegovog 50. rođendana). Isto tako, ne prepoznaje fotografiju žene koja se za njega brinula od 1953. do 1970. Pa ipak, opet pokazuje «otočice» novog znanja – primjerice, zna da je rock nova vrsta glazbe!

Uloga medijalnog temporalnog režnja

U medijalnom prednjem dijelu sljepoočnog režnja smještene su sljedeće strukture bitne za eksplicitno pamćenje:

hippocampus (= *cornu ammonis* + *gyrus dentatus* + *subiculum*) i susjedna mezokortikalna područja – *cortex entorhinalis* (polje 28), *cortex perirhinalis* (polje 35) te ostatak parahipokampalne vijuge i vrh sljepoočnog režnja.

Nakon pokusnih i specifičnih ozljeda neke od tih struktura, majmune testiramo posebnim inačicama psiholoških testova što inače služe dokazivanju amnezije u ljudi. To su primjerice testovi upamćivanja jednostavnih razlika predmeta (engl. retention of simple object discriminations) i istodobno učenje višestrukih parova objekata. Najpoznatiji takav test je «odgođeno nesparivanje s uzorkom jedinstveno za jedan pokušaj rješavanja» (engl. trial-unique delayed non-matching to sample). U tom testu prepoznavajućeg

pamćenja, majmunu prvo pokažemo predmet-uzorak. Nakon kratke odgode (nekoliko sekundi – stoga delayed), majmunu istodobno pokažemo predmet-uzorak i još jedan novi predmet. Zadaća majmuna je da premjesti novi predmet ako želi dobiti nagradu (narančin sok ili kikiriki). Dakle, majmun treba znati da novi predmet nije par s predmetom-uzorkom i da ga treba odstraniti (stoga non-matching to sample). U svakom novom pokušaju rabimo novi par predmeta (stoga trial-unique). Takvim testovima je jasno pokazano da majmuni s razorenim strukturama medijalnog temporalnog režnja zadatak ne uspiju riješiti ako je razdoblje odgode dugo, ali ga uspiju riješiti nakon kratkih odgoda. Slični su i rezultati testova bolesnika s amnezijom, pa se vjeruje da je taj test vrlo pogodan za proučavanje moždanih struktura bitnih za prepoznavajuće pamćenje (engl. recognition memory). Takvi pokusi su isprva oponašali kirurški zahvat na pacijentu H.M., pa su odstranjeni veliki dijelovi medijalnog sljepoočnog režnja – i hipokampalna formacija (H) i amigdala (A) i susjedni dio moždane kore: entorinalni, peririnalni, temporalni pol (+), pa je takva lezija nazvana H⁺A⁺ lezijom. Lezija H⁺A⁺ uzrokuje teški poremećaj pamćenja.

No, nešto blaži poremećaji pamćenja se jave i nakon manje, H⁺ lezije (odstranjeni su: *cornu ammonis*, *gyrus dentatus*, *subiculum*, *area entorhinalis* i susjedni dio parahipokampalne vijuge). Štoviše, pokazano je da H⁺A⁺ lezija uzrokuje teže poremećaje pamćenja ne zbog toga što su odstranjena amigdala, nego zbog toga što je odstranjen veći dio moždane kore. Kad su razorena samo amigdala (A lezija), a okolni korteks je ostao očuvan, majmuni su četiri različita testa pamćenja rješavali jednako uspješno kao i normalni majmuni, uključujući i gore opisani test. Nadalje, kad se kod majmuna s H⁺ lezijom razore još i amigdala (H⁺A lezija), poremećaj pamćenja ne bude teži nego što je kod majmuna s H⁺ lezijom.

Na temelju takvih nalaza, pozornost je usmjerena na moždanu koru u susjedstvu amigdala, tj. na *cortex perirhinalis* (polje 35) i *cortex entorhinalis* (polje 28). Peririnalno polje i susjedni kaudalni dio parahipokampalne vijuge su izvor gotovo 2/3 neuronskih veza za entorinalno polje, a entorinalno polje je glavni izvor projekcija za hipokampus. Pokazalo se da je peririnalno polje također bitno za procese pamćenja: kad H⁺ leziji pridodamo razaranje peririnalnog polja (H⁺⁺ lezija), poremećaj pamćenja je teži nego kod H⁺ ili H⁺A lezije, a također je dugotrajan.

Ukratko, svi ti pokusi jasno su pokazali da hipokampus i okolni peririnalni, entorinalni i parahipokampalni korteks imaju ključnu ulogu u pamćenju i učenju. Pritom njihova uloga nije tek prijenos informacija iz ostatka moždane kore u hipokampus, nego ta područja sadrže i neuronske krugove važne za pamćenje. Drugim riječima, da bi došlo do upamćivanja nečeg novog, nije uvijek nužno da informacije prođu kroz hipokampus – bar dio procesa upamćivanja odvija se u peririnalnom i entorinalnom korteksu.

Uloga hipokampusa u pamćenju

Stuart Zola-Morgan i Larry Squire su 1986. opisali bolesnika R.B., koji je dobio izraženi i dugotrajni poremećaj pamćenja (amneziju) nakon globalne ishemije mozga. Pacijent je kasnije umro, a obdukcija je pokazala da su moždana oštećenja pogodila jedino polje CA1 u oba hipokampusa. To je jedan od rijetkih izravnih dokaza u ljudi da već mala

ozljeda hipokampusa može uzrokovati amneziju i da hipokampus ima posebno važnu ulogu u procesima učenja i pamćenja. I neki noviji radovi, uz primjenu MRI metode, pokazali su da je hipokampus smanjen u bolesnika s ograničenim poremećajima pamćenja. S druge strane, PET studije u zdravih dobrovoljaca pokazale su da tijekom rješavanja psiholoških testova pamćenja (dopuniti ostatak riječi ako su napisana prva tri slova, prisjetiti se riječi s nedavno čitanog popisa ako su pokazana prva tri slova te riječi i sl.) do najvećeg porasta metabolizma (aktivacije) dolazi upravo u području hipokampusa i parahipokampalne vijuge. Pritom je značajno da nema porasta metabolizma u amigdalama. Odgovarajući pokusi su potom obavljani na majmunima i dobiveni su slični rezultati.

Ukratko, pokazano je da vrlo selektivna lezija (obostrano propadanje piramidnih neurona u poljima CA1 i CA2 hipokampusa, uz izraženo obostrano propadanje neurona što sintetiziraju neuropeptid somatostatin u polju CA4, tj. *hylus fasciae dentatae*) dovodi do specifičnog poremećaja pamćenja u majmuna – majmun zakazuje na testu nesparivanja s uzorkom (vidi ranije), ali uspješno rješava neke druge testove pamćenja. Ti nalazi navode na dva važna zaključka:

1. Hipokampus je važan za pamćenje – već djelomična ozljeda hipokampusa uzrokuje izražene poremećaje eksplicitnog pamćenja.
2. Potpuno razaranje amigdala neće uzrokovati poremećaje eksplicitnog pamćenja. No, amigdala su važna za druge vrste učenja i pamćenja. Primjerice, razvoj uvjetovanog straha i drugih oblika afektivnog pamćenja, tijekom čega se prethodno neutralni podražaji zbog ponavljanog negativnog iskustva trajno povezuju s neugodnim emocijama (odbojnošću, strahom, strepnjom ili tjeskobom).

Uloga amigdala u učenju i pamćenju

Jedna od značajnih funkcija amigdala je obrada vidnih podražaja što iskazuju emocionalno značenje u socijalnom kontekstu. Tipični takvi vidni podražaji su izrazi lica, mimika i geste. Primjerice, ljudi s obostranim ozljedama amigdala na licu drugih teško prepoznaju izraze straha. Danas se vjeruje da amigdala sudjeluju u neuralnoj obradi podataka vezanih uz osjećaj straha, pa ćemo stoga prvo ukratko opisati dokaze o vidnim i emocionalnim funkcijama amigdala. Posredstvom inferotemporalne moždane kore i moždane kore vrha sljepoočnog režnja, u amigdala pristižu složeno obrađene vidne informacije. Inferotemporalni korteks sadrži neurone što odabirno reagiraju na prizor lica ili izraze lica. Obostrane ozljede inferotemporalnog korteksa u ljudi dovode do pojave **prozopagnozije** (poremećaj prepoznavanja lica). No, jednostrane takve ozljede mogu poremetiti prepoznavanje emocionalnih izraza lica. U prilog shvaćanju da su amigdala tijesno uključena u emocije govori tijesna povezanost amigdala s autonomnim živčanim sustavom, te velika gustoća receptora za psihotropne lijekove ili neurotransmitere što mijenjaju osjećaj straha ili agresivnost (npr. benzodiazepine ili serotonin). Neki neuroni amigdala majmuna reagiraju na afektivno značenje osjetnih podražaja (nagrada ili kazna), a majmuni s ozljedom amigdala su neosjetljivi na podražaje što inače izazivaju snažan osjećaj straha. Štoviše, u pokusima kondicioniranja takve majmune više ne možemo naučiti da se nakon pojave nekih podražaja uplaše.

U nedavnoj studiji je usporednom primjenom MRI metode i psiholoških testova kod bolesnika s vrlo selektivnim jednostranim ili obostranim ozljedama amigdala utvrđeno sljedeće:

1. Obostrana ozljeda amigdala poremeti prosudbu intenziteta straha iskazanog izrazom lica, poremeti prepoznavanje izraza straha na licu kao takvog, poremeti sposobnost prepoznavanja straha na licu što pretežno izražava neki drugi osjećaj, npr. iznenađenost pomiješanu sa strahom. Sposobnost prepoznavanja osobnosti dotičnog lica ostaje očuvana. Nema poremećaja brojnih vidova pojma "strah", što se mogu riječima opisati – dakle, lezija pogađa poglavito neverbalne, teško izrecive vidove osjećaja straha.
2. Jednostrane ozljede amigdala ne uzrokuju opisane poremećaje.

Dosad je uloga amigdala dobro proučena na primjeru straha. No, logično je očekivati da ozljede amigdala poremete i prepoznavanje drugih oblika izražavanja emocija, značajnih za uspostavu i odvijanje socijalnih kontakata i međuljudskih odnosa. Inače, funkcije ljudskih amigdala ranije su opisivane na temelju posljedica kirurških lezija ili električne stimulacije (tijekom neurokirurških zahvata). Takva su klinička iskustva jasno ukazala na ulogu amigdala u strahu, agresivnosti i društvenom ponašanju.

Na temelju svih tih nalaza je zaključeno da amigdala djeluju kao asocijacijska zona konvergencije što omogućuje prepoznavanje značenja složenih podražaja (kao što su emocionalni izrazi lica) što su bitni za održavanje odnosa s drugim ljudima – npr. prepoznavanje ljubaznog osmjeha ili izraza prijetećeg bijesa, izraza prijekora ili tuge, održavanje homeostaze, te preživljavanje organizma (npr. prepoznavanje prijetećeg stava tijela lava spremnog za napad).

Prema tom shvaćanju, da se uoči kako je netko preplašen, amigdala prvo moraju primiti vidne informacije o izrazu lica dotične osobe, a potom svojim eferentnim vezama aktivirati opsežnu mrežu raznolikih moždanih struktura i tako u našoj svijesti oživjeti pojam straha i preplašenosti kojim potom protumačimo psihičko stanje promatrane osobe. Dakle, uloga amigdala bila bi da u odgovoru na određene osjetne podražaje istodobno aktivira mrežu neuralnih struktura u kojima je pohranjeno pamćenje svojstava nekog emocionalnog stanja. Stoga je razumno pretpostaviti da amigdala također imaju bitnu ulogu i u prvotnom učenju takvih podataka i formiranju koncepta straha, tuge, srdžbe itd.

Koliko je za ljudski život značajna ta uloga amigdala, najbolje pokazuju klasični pokusi s obostranim razaranjem amigdala u majmuna (Klüver-Bucy sindrom). Kad takve majmune vratimo natrag u kavez među druge majmune, oni pokazuju tako teške poremećaje socijalnog ponašanja, da im ubrzo bude dodijeljen ne samo najniži društveni status nego i ugrožen sam opstanak. Ti majmuni više ne prepoznaju socijalno značenje izraza lica i držanja tijela drugih majmuna, pa se ponašaju posve neprimjereno situaciji. Ne prepoznaju izraze namjera, socijalnog statusa, prijatne, upozorenja – pokušaju uzeti bananu od najsnažnijeg majmuna u skupini, ne prepoznajući jasni izraz prijatne na njegovom licu. Slikovito govoreći, ponašaju se socijalno neprilagođeno, poput slona u trgovini kineskim porculanom, pa stoga brzo propadaju niz ljestvicu hijerarhijskih odnosa majmunske zajednice, tonući na samo dno kao majmunski Lumpenproletariat. Implikacije takvih

nalaza za razumijevanje međuljudskih odnosa i agresivnosti su jasne, kao i važnost za upoznavanje mogućeg mehanizma učenja "pogrešnih obrazaca ponašanja".

Primjerice, jedna bolesnica (iz prethodno spomenute MRI i psihološke studije) je imala jasnu "povijest" donošenja socijalno neprimjerenih odluka, neprimjerenog ponašanja, neuspjeha u zadržavanju posla, nekoliko razvoda za sobom, te ovisnost o sustavu socijalne skrbi. No, ona nije bila društveni otpadnik. Osim po postojanju sustava socijalne skrbi i etičkih i humanističkih načela, ljudska zajednica se od majmunske razlikuje i po ovome: zahvaljujući jezičkim i spoznajnim sposobnostima, ljudi velik dio znanja o emocionalnim stanjima pohrane u skladište eksplicitnog pamćenja i mogu to riječima izraziti i u razgovoru s drugima analizirati, spoznati stvarni tijek i mehanizme odvijanja emocionalnih reakcija, pa time na njih utjecati. Ljudi imaju posebno razvijenu sposobnost da svoja amigdala uporbene samo za podsvjesno izazivanje stresa i emocionalno neprimjerenih reakcija, nego i za učenje novih, adaptivnijih obrazaca emocionalnog i socijalnog ponašanja. Posve je sigurno da jezik i spoznaja imaju golemu ulogu u složenim socijalnim i estetskim prosudbama i stavovima. No, cilj je ovog odlomka bio ukazati na temeljnu ulogu amigdala u tim procesima, posebice kad je riječ o razini nesvjesnog ili podsvjesnog.

Uloga diencefalona

Ozljede medijalnog dijela diencefalona mogu dovesti do teške amnezije. Sustavno proučavanje neuropatologije poremećaja pamćenja u **Korsakovljevom sindromu** je dovelo do proširenog shvaćanja da su za pamćenje bitne dvije strukture medijalnog diencefalona: mediodorzalna (MD) jezgra talamusa i *corpus mamillare*. No, neka novija istraživanja su pokazala da je zapravo riječ ne samo o leziji MD jezgre, nego i o razaranju ventralnog dijela lamine medularis interne i donjeg pedunkula talamusa, što prekine veze prednje (limbičke) jezgre talamusa i mediodorzalne jezgre talamusa s drugim moždanim strukturama. Pritom su svakako razorene i intralaminarne (IL) jezgre talamusa, a vjerojatno i veze talamusa i mediobazalnog telencefalona. Štoviše, ozljeda ventralnog područja talamusa skoro uvijek prekida i moćne projekcije što u talamus dolaze iz amigdala i moždane kore vrha temporalnog režnja te peririnalne moždane kore. Stoga, unatoč brojnim istraživanjima, nije razlučena uloga MD jezgre, IL jezgara i prednje jezgre talamusa u pamćenju. Ozljede mamilarnih tijela svakako ne uzrokuju teže poremećaje pamćenja. Ukratko, medijalno i intralaminarno područje talamusa očito ima neku ulogu u procesima pamćenja, no još smo daleko od točnog razumijevanja te uloge.

Strukture medijalnog temporalnog režnja su bitne za uspostavu dugoročnog eksplicitnog pamćenja, ali nisu skladište tog pamćenja

Strukture medijalnog temporalnog režnja (i vjerojatno medijalnog talamusa) su komponente neuralnog sustava pamćenja bitne za oblikovanje, ali ne i za uskladištenje dugoročnog eksplicitnog pamćenja. Pamćenje o tom sustavu ovisi tek neko vrijeme nakon učenja. Primjerice, bolesnici s amnezijom često se vrlo dobro sjećaju davnih događaja, a tome u prilog govore i pokusi na majmunima. Strukture medijalnog temporalnog režnja prijeko su potrebne za

učenje i postupno upamćivanje naučenog (u sferi eksplicitnog pamćenja!). No, jednom učvršćeno trajno pamćenje pohranjeno je negdje drugdje, po svojoj prilici u neokortikalnim područjima moždane kore.

Štoviše, kratkoročno pamćenje i radno pamćenje ne ovise o funkcijama medijalnog temporalnog režnja. Jednako tako, razaranje medijalnih temporalnih struktura neće pogoditi razne oblike implicitnog učenja i pamćenja. Naime, čini se da uspostava eksplicitnog pamćenja ovisi o interakciji neokorteksa i struktura medijalnog temporalnog režnja, dok uspostava implicitnog pamćenja ovisi o interakcijama neokorteksa i strijatuma (kaudatus i putamen). Nadalje, klasično kondicioniranje osjetno-motoričkih navika i umijeća poglavito ovisi o funkcijama malog mozga, a učenje emocionalnih i motivacijskih sadržaja te klasično kondicioniranje autonomnih reakcija poglavito ovise o funkcijama amigdala i njihovim opsežnim vezama s frontalnim, parijetalnim i cingularnim korteksom.